



## AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN

Quien suscribe, (CAMILA JESÚS LATAPIAT ÁLVAREZ DE ARAYA, 18.807.173-2), alumna de la carrera de Biología Marina, de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción, declara ser autor del (Seminario de Título “Variabilidad ambiental de corto periodo en la temperatura y oxígeno del agua de fondo en localidades de la costa de Chile Central”) y concedo el derecho de publicación, comunicación al público y reproducción de esta obra, en forma total o parcial en cualquier medio y bajo cualquier forma del mismo, a la Universidad de Concepción y del Repositorio UDEC. Esta autorización es de forma libre y gratuita, y considera la reproducción de la obra con fines académicos y de difusión tanto nacional como internacionalmente.

Asimismo, quien suscribe declara que dicha obra no infringe derechos de autor de terceros.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Camila', is written over a horizontal line. The signature is stylized and cursive.

(Firma)



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS  
NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS**



**“Variabilidad ambiental de corto periodo en la temperatura y oxígeno del  
agua de fondo en localidades de la costa de Chile Central”**

Camila Jesús Latapiat Álvarez de Araya

Seminario de Título presentado al  
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA  
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

Para optar al Título de  
BIÓLOGA MARINA

Concepción – Chile

2023

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN  
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA

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

Profesor Guía

Dr. Fabián Tapia Jorquera

Ha sido aprobada por la  
Siguiete Comisión Evaluadora

Dr. Cristian Gallardo Escárate

Dr. Diego Narváez Rodríguez

Jefe de Carrera

Dr. Ariel Valenzuela Saldías

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi familia por darme contención y abrigo en los días grises, en especial a mi madre Angélica, que siempre me ha apoyado incondicionalmente y aún más cuando me equivoco. A mis hermanas, Gabriela, por sostenerme siempre y a Natalia, por incentivarme a soñar grande. A todas las mujeres con las que crecí, que desde la cuna me enseñaron el amor más bonito, especialmente a mi eterna abuela María Angélica, por ser mi ejemplo de perseverancia y fortaleza.

A mi profesor guía, Fabián Tapia, por entregarme los conocimientos necesarios para el desarrollo de este trabajo. Agradezco también al subdirector del Centro INCAR, el Dr. Cristian Gallardo por permitirme entrar al Laboratorio de Biotecnología y Genómica Acuícola (LBGA) y a los miembros de este laboratorio. Agradezco también a Álvaro Gallardo, quien me apoyó durante todo el proceso experimental.

A mis compañeras de laboratorio, Celeste, Jimena y María Ignacia quienes le dan sentido a la palabra colaboración. Por último, agradezco a mis amigas y amigos que me acompañaron en este intenso proceso.

## INDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE FIGURAS .....	5
ÍNDICE DE TABLAS .....	7
RESUMEN .....	8
ABSTRACT .....	10
INTRODUCCIÓN .....	11
MATERIALES Y MÉTODOS	
Área de estudio.....	21
Metodología por objetivo específico .....	22
RESULTADOS	
Caracterización de patrones dominantes .....	24
Evaluación de la importancia relativa de diferentes periodos de los sitios de estudio .....	29
Comparación de la variabilidad del oxígeno disuelto entre los Chome y los demás sitios de muestreo .....	34
DISCUSIÓN .....	40
CONCLUSIONES .....	43
BIBLIOGRAFÍA .....	44

## INDICE DE FIGURAS

Fig N°1: Mapa de zona de estudio con los sitios de muestreo.....	21
Fig N°2: Climatología anual y diurna de las series de tiempo de temperatura y oxígeno disuelto en los sitios de estudio .....	26
Fig N°3: Mapa de la zona de estudio y diagramas de dispersión de las componentes del viento zonal y meridional para cada uno de estos sitios .....	27
Fig N°4: Gráfico de correlación cruzada entre el viento meridional y el oxígeno de fondo en los sitios de estudio .....	29
Fig N°5: Diagramas espectrales obtenidos para las series de tiempo de temperatura y oxígeno disuelto para las cinco localidades de estudio .....	30
Fig N°6: Porcentaje de densidad espectral total de la variabilidad sinóptica, diurna, semidiurna y de alta frecuencia en las series de tiempo de temperatura y oxígeno en el agua de fondo de cada localidad de estudio .....	31
Fig N°7: Razones entre porcentajes de variabilidad total correspondientes a la variabilidad de alta frecuencia y sinóptica, y entre la suma de la variabilidad diurna, semidiurna y alta frecuencia, y la frecuencia sinóptica para las series de tiempo de oxígeno y temperatura en el agua de fondo de los cinco sitios de estudio .....	33
Fig N°8: Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Chome y distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Chome .....	34
Fig N°9: Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Mela y distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Mela .....	35

Fig N°10: Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Coliumo y distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Coliumo ..... 36

Fig N°11: Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Arauco y distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Arauco ..... 38

Fig N°12: Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Yani y distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Yani ..... 39

## INDICE DE TABLAS

Tabla N°1: Media y sus intervalos de confianza y desviación estándar de las series de tiempo de Temperatura y Oxígeno para cada uno de los sitios de estudio.....	24
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----



## RESUMEN

Los ecosistemas intermareales y submareales están caracterizados por una serie de perturbaciones naturales y de origen antrópico. Los cambios en el clima global están alterando las condiciones fisicoquímicas del océano, especialmente en los sistemas costeros, lo que conlleva una amenaza a las especies que viven en estas regiones. Dentro de las principales amenazas para los ecosistemas marinos está la disminución del oxígeno a escala global y la ocurrencia más frecuente de eventos de hipoxia costera en regiones de surgencia. Esto último puede generar grandes cambios en la estructura comunitaria, y en particular en el bentos costero, favoreciendo la dominancia de especies menos sensibles a la hipoxia costera. En Chile central, el cangrejo porcelánido *Allopetrolisthes punctatus*, conocido comúnmente como “changai”, es un ejemplo de este tipo de especie. Este crustáceo anomuro domina el bentos submareal de Caleta Chome, donde la temperatura y concentración de oxígeno en el agua de fondo son altamente variables, pero parece no tener el mismo éxito en localidades cercanas. Para identificar los aspectos de la variabilidad ambiental que podrían determinar el éxito del changai en Caleta Chome, se caracterizó y comparó el régimen de variabilidad de la temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo entre Chome y cuatro localidades cercanas: Mela, Coliumo, Arauco y Yani. Los análisis, basados en registros continuos de 2-3 años de duración y resolución horaria, revelaron un patrón estacional marcado en la temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo en todas las localidades, y un 5.3-36.2% de la variabilidad no estacional correspondiente a fluctuaciones de escala sinóptica (i.e., debido principalmente a surgencia costera). En periodos más cortos, la variabilidad diurna fue dominante en los registros de temperatura de Arauco y Mela, mientras que en Chome las fluctuaciones de frecuencia diurna y superior fueron dominantes en el registro de oxígeno. Aunque la variabilidad sinóptica fue claramente dominante en todos los registros de oxígeno y temperatura, la importancia relativa de las fluctuaciones con periodos  $\leq 1$  día fue claramente mayor en Chome. Este incremento local en la frecuencia con que ocurren los

eventos de hipoxia en Caleta Chome podría estar dentro del rango de tolerancia del changai a stress oxidativo, pero representar una barrera para otras especies de invertebrados o peces que compiten o depredan sobre el changai en otras localidades de la región. Esta hipótesis debe verificarse a través de estudios que permitan comparar el nivel de stress fisiológico a que estaría sometido el changai y otras especies bajo diferentes regímenes de hipoxia.

## ABSTRACT

Intertidal and subtidal ecosystems are characterized by a number of natural and anthropogenic disturbances. Changes in global climate are altering the physicochemical conditions of the ocean, especially in coastal systems, which poses a threat to the species living in these regions. Among the main threats to marine ecosystems is a drop in the oxygen content of the global ocean, and increasingly frequent events of coastal hypoxia, especially in upwelling regions. This can generate significant changes in community structure, and particularly in the coastal benthos, favoring the dominance of species that are less sensitive to coastal hypoxia. In Central Chile, the porcelain crab *Allopetrolisthes punctatus*, commonly known as “changai,” is an example of such a species. This anomuran crustacean dominates the subtidal benthos of Caleta Chome, where the temperature and oxygen concentration in bottom waters are highly variable. However, it does not seem to be as successful in nearby sites with a similar oceanographic regime. To identify aspects of environmental variability that could determine the success of *A. punctatus* at Caleta Chome, the environmental variability regime of this locality was characterized and compared with four neighboring sites: Mela, Coliumo, Arauco, and Yani. The analysis, based on *in situ* hourly records that spanned 2-3 years, revealed a distinct seasonal pattern in temperature and dissolved oxygen at all sites, and a 5.3-36.2% of non-seasonal variability corresponding to synoptic-scale fluctuations (i.e., driven mostly by coastal upwelling). As for higher frequencies, diurnal variability was dominant in the temperature records from Arauco and Mela, whereas fluctuations with frequencies diurnal and higher dominated the oxygen record gathered from Chome. Although synoptic-scale variability was clearly dominant in all temperature and oxygen records, the relative importance of fluctuations with periods  $\leq 1$  day was clearly greater at Chome. This local increase in the frequency of hypoxic conditions at Caleta Chome could be within the changai’s tolerance to oxidative stress but constitute a barrier for other species of invertebrates and fish that compete with or prey upon changai at other sites in the region. This

hypothesis must be tested through studies that compare the levels of physiological stress that changai and other species would experience under different regimes of hypoxia.

## INTRODUCCIÓN

El aumento del dióxido de carbono atmosférico, debido principalmente a la quema de combustibles fósiles desde la revolución industrial, es uno de los problemas ambientales más importantes en la actualidad. Dentro de los principales efectos directos en los océanos están el incremento en la acidez (Doney et al. 2009), el aumento de la temperatura y la disminución en la solubilidad del oxígeno (Bindoff et al. 2007).

El océano ha absorbido cerca del 30% del exceso de dióxido de carbono atmosférico, contribuyendo así a reducir los impactos del CO<sub>2</sub> antropogénico en la atmósfera (Dupont & Pörtner 2013). Sin embargo, esta absorción también contribuye a la disminución en el pH del agua de mar, efecto conocido como Acidificación del Océano (AO). Desde el período preindustrial hasta la actualidad, el pH promedio del mar ha disminuido en 0.1 unidades, lo que equivale a un 26% de incremento en su acidez (Gattuso et al., 2015; Hönisch et al., 2012). Si se mantiene la tendencia actual en el incremento de CO<sub>2</sub> atmosférico, para el año 2100 se proyecta que la acidez incremente un 170%, niveles altamente peligrosos para los ecosistemas marinos (Noone, 2013). El aumento en la acidez afecta el equilibrio del sistema de carbonatos del agua de mar, aumentando la concentración de iones bicarbonato (HCO<sup>-3</sup>) y disminuyendo la disponibilidad de iones carbonato (CO<sub>3</sub><sup>-2</sup>) y de minerales como la calcita y la aragonita (Doney et al. 2009). Muchos organismos que utilizan carbonato de calcio en la formación de estructuras o esqueletos como los corales, moluscos, equinodermos, algunos crustáceos y especies de fitoplancton podrían verse o ya están siendo afectados por la acidificación de los océanos.

El océano actúa como regulador del clima del planeta, absorbiendo calor, controlando la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera y manteniendo el ciclo hidrológico. Hasta ahora, los océanos han absorbido cerca del 90% del exceso de calor de la Tierra, y el promedio mundial de la temperatura

superficial del mar ha aumentado desde principios del siglo XX en 0.88 °C (IPCC, 2022). Esto ha traído como consecuencia el aumento de la temperatura en las capas superiores de la columna de agua, lo que produce una mayor estratificación y reduce la ventilación por mezcla.

Otra de las consecuencias que produce el cambio climático son las alteraciones en las condiciones hidrográficas. En las últimas décadas, se han registrado tendencias asociadas a la expansión e intensificación del Anticiclón del Pacífico Sur (APS) (Ancapichún & Garcés-Vargas, 2015; Aguirre et al., 2018). Esto tiene como consecuencia la intensificación y expansión hacia el polo de los vientos favorables a la surgencia costera. Además, la variabilidad de los vientos también podría verse afectada por el fenómeno de Bakun, generado por gradientes de presión producidos por el calentamiento diferencial de la tierra y el mar debido al aumento de temperatura global (Weidberg et al., 2020). La intensificación de estos vientos produce un enfriamiento y aumento de la salinidad de las aguas superficiales (Schneider et al. 2017) lo que indica que aguas ricas en nutrientes, pero pobres en oxígeno, están siendo bombeadas con mayor frecuencia o intensidad hacia la superficie.

Por otro lado, la reducción en las precipitaciones y en las descargas de ríos produce impactos en la salinidad y estratificación de la columna de agua en zonas costeras, así como en las concentraciones de nutrientes. Estos cambios pueden modificar la composición y productividad del fitoplancton costero (Jacob et al. 2018) y afectar la sobrevivencia y reclutamiento de especies que componen el plancton y necton costero (e.g. Zunguza et al., 2022).

La desoxigenación es el resultado de una caída en la solubilidad del oxígeno, producto del calentamiento de los océanos, combinada con una reducción en la ventilación debida a una mayor estratificación, y a un mayor consumo de oxígeno por parte de organismos heterótrofos (Keeling et al. 2010). Se estima que, desde mediados del siglo XX, los océanos han perdido 1-2% de su contenido de oxígeno (Limburg et al. 2020). La disminución de oxígeno disuelto en el océano está

ocurriendo a nivel global en aguas costeras, mares semi-cerrados y mar abierto debido a diferentes factores. En aguas costeras, el incremento en aportes antropogénicos de nutrientes y materia orgánica ha aumentado el alcance, la duración y la intensidad de los eventos de hipoxia costera en todo el mundo (Diaz & Rosenberg, 2008; Breitburg et al., 2018). En el océano abierto, existen áreas que de manera natural presentan condiciones de bajo oxígeno y alto CO<sub>2</sub>, denominadas zonas de mínimo oxígeno (ZMO). La ZMO más extensa del mundo, que abarca el Pacífico Ecuatorial y costa occidental de Sudamérica, tiene influencia sobre las costas de Chile y Perú. Históricamente, las ZMO han aportado a la riqueza de los océanos y son las responsables de que las costas de Perú y Chile sean altamente productivas. Sin embargo, estudios como el de Breitburg et al. (2018) indican que las ZMO se han expandido en varios millones de kilómetros cuadrados y que cientos de localidades costeras ahora tienen concentraciones de oxígeno lo suficientemente bajas como para limitar la distribución de algunas especies marinas y alterar el balance de nutrientes (Levin 2018).

La surgencia costera es el proceso que desplaza aguas de sub-superficie a la superficie por el efecto conjunto entre el esfuerzo del viento y la rotación de la Tierra (Smith, 1968). Este afloramiento de agua típicamente genera un enfriamiento en superficie y, en regiones como la costa de Chile central, una caída en las concentraciones de oxígeno disuelto, junto con un aumento en la concentración de nutrientes que favorece la productividad primaria (Glantz, 1996). A lo largo de la costa chilena, es usual la ocurrencia de surgencia costera entre las latitudes 18-38° S debido a la orientación de la costa y al régimen predominante de vientos del Sur y Suroeste (Bakun & Nelson 1991). Los procesos de surgencia ocurren de manera natural en regiones como la costa de California – Oregon (Strub et al., 1998), la región de Benguela (Copenhagen 1954), la costa oriental de India (Banse 1959) y en la costa de Perú-Chile (Dugdale et al. 1977). Sin embargo, el desplazamiento hacia los polos de los anticiclones subtropicales (Previdi & Liepert, 2007; Nguyen et al., 2013), resulta

en una reciente intensificación de los vientos favorables a la surgencia. En el Pacífico Sur, esta tendencia es particularmente evidente a lo largo del Sistema de Corriente de Humboldt, donde el movimiento hacia el polo del APS ha desplazado el cinturón de vientos del oeste más cerca de la Antártida (Fan et al., 2014; Ancapichún & Garcés-Vargas, 2015), lo que ha impulsado un cambio en las condiciones atmosféricas a lo largo de una amplia región de la costa central de Chile (Aguirre et al. 2018) y, además, ha generado discontinuidades en los regímenes de surgencia (Strub et al., 1998; Hormazabal et al., 2001; Navarrete et al., 2005; Tapia et al., 2014). Este aumento en la intensidad de la surgencia costera resultaría, entre otros cambios, en aguas superficiales más frías cerca de la costa y en una mayor incidencia de bajas concentraciones de oxígeno en aguas de fondo de la plataforma interior, como se ha observado en la costa oeste de Estados Unidos (Grantham et al., 2004, Walter et al., 2014).

La escasez de oxígeno disuelto se conoce como hipoxia, cuyo umbral suele fijarse en 2 mg de oxígeno por litro de agua (Díaz & Rosenberg, 2008). Las disminuciones en el oxígeno disuelto en aguas costeras pueden afectar el comportamiento, la fisiología y el metabolismo de los organismos (De la Haye et al. 2012), llegando a producir mortandades masivas de organismos en casos de hipoxia severa (e.g. Grantham et al., 2004, Hernández-Miranda et al., 2012). Incluso la hipoxia leve puede tener efectos importantes sobre la fisiología y los niveles de actividad de organismos marinos, afectando su alimentación, crecimiento, reproducción y supervivencia, con respuestas muy variables entre las especies (Doney et al. 2012). La exposición a condiciones hipóxicas en organismos heterótrofos con metabolismo aeróbico genera estrés fisiológico y respuestas conductuales como cambios en la tasa de filtración en organismos sésiles (e.g. Artigaud et al., 2014), modificación del rango de migración vertical en especies de zooplancton (Ekau et al., 2010; Escribano et al., 2012), desplazamientos horizontales en el caso de organismos móviles (Levin et al. 2009), e incluso la muerte cuando la exposición es prolongada (Diaz & Rosenberg, 1995; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008). En condiciones donde el



suministro de oxígeno es bajo en relación con la demanda de oxígeno, la respiración aeróbica puede no ser viable. Como resultado, el zooplancton y los peces que residen en aguas hipóxicas deben implementar adaptaciones específicas para mantener la tasa de consumo de oxígeno, compensar el déficit de energía a través de la respiración anaeróbica o reducir su demanda de energía y los requisitos de oxígeno mediante, por ejemplo, la reducción de la tasa metabólica (Childress & Seibel, 1998; Friedman et al., 2012).

La expansión de zonas hipóxicas, o el incremento en la frecuencia o intensidad de eventos de hipoxia costera, afecta mayormente a los organismos bentónicos cuya capacidad de desplazamiento es limitada o nula (Roman et al. 2019). Algunos crustáceos como la jaiba peluda, *Cancer setosus*, se ven afectados en su conducta de alimentación cuando son expuestos a condiciones hipóxicas (Cisterna et al. 2008). Otras especies, como la centolla, *Lithodes santolla*, reducen su metabolismo como medida de ahorro energético (Vera, 2015). La hipoxia también desencadena respuestas moleculares mediante la regulación de la expresión de genes implicados en la supervivencia bajo condiciones de limitación o ausencia de oxígeno. El principal factor proteico que es inducido por la hipoxia para regular los genes dependientes de oxígeno es el llamado HIF o factor inducible por hipoxia (Semenza 1998).

En las costas de Chile central, la disminución de oxígeno disuelto (OD) responde al estrés del viento favorable a la surgencia, y se ha detectado luego de 12 horas de iniciada la intensificación del viento (Aguirre et al. 2021). El trabajo de De La Maza & Farías (2023) muestra que en la plataforma continental frente a Chile central, los eventos de surgencia costera influyen la distribución vertical de las propiedades físicas del agua de mar, donde la distribución de OD en la columna de agua presenta concentraciones sobre los 4 mg/L en los primeros 20 m, sin embargo, las capas más profundas exhiben una fuerte variación estacional debido a la influencia de aguas ecuatoriales subsuperficiales (AESS) producto de la surgencia costera. En promedio, los niveles de OD inferiores al umbral de hipoxia se encuentran bajo los 30 metros de profundidad y no sobrepasan el 68%

de la columna de agua, sin embargo, durante la temporada de surgencia costera, este porcentaje incrementa al 87% y las aguas hipóxicas se pueden encontrar cercanas a la superficie (12 m).

La intensidad y periodicidad de la hipoxia en aguas de fondo cercanas a la costa también están asociadas a la complejidad de la línea de costa y accidentes batimétricos como cañones submarinos, a las variaciones espaciales y temporales en la estratificación de la columna de agua, y a otros forzantes como mareas y viento (Walter et al., 2014; Sobarzo et al., 2016). Por lo tanto, se espera que los organismos que viven a lo largo de una costa compleja y en una región de surgencia, en especial el bentos, se vean expuestos a esta variabilidad en condiciones de oxígeno. En consecuencia, las características de la comunidad bentónica local podrían ser modificadas.

Dentro del sistema de surgencia costera en Chile central, la estructura funcional de las comunidades bentónicas está determinada por factores físicos como la exposición a la costa, temperatura superficial del mar y concentración de Chl-a (Hernández et al. 2021), por lo cual distintos ambientes bentónicos podrían albergar diferentes tipos de comunidades. En áreas con sustrato rocoso como Caleta Chome, en la Península de Hualpén, donde las condiciones de temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo exhiben una intensa variabilidad de alta frecuencia, las especies bentónicas dominantes son diferentes a las observadas en sitios cercanos con características similares, como la Bahía de Coliumo, donde la distribución del oxígeno y la duración de los eventos de hipoxia son similares (Hernández & Tapia 2021).

Una especie dominante en el macrobentos del submareal rocoso de Chome es el cangrejo porcelánido *Allopetrolisthes punctatus* (Guérin, 1835), conocido comúnmente como “changai”. Pese a su gran abundancia en Chome, esta especie no aparece en sectores aledaños que, pese a estar sometidos a un régimen similar de variabilidad física debido a la surgencia costera, a escala local

exhiben características batimétricas y de variabilidad ambiental que parecen influenciar la estructura de la comunidad bentónica (Hernández & Tapia 2021).

La especie *A. punctatus*, perteneciente al infraorden Anomura, se encuentra en un amplio rango geográfico a lo largo de Perú y Chile, pero presenta una distribución espacial muy localizada. En Chile, hasta ahora ha sido detectado en sectores específicos de la costa de Coquimbo (Viviani et al. 2010), la bahía de Cartagena, Región de Valparaíso (S. Navarrete, com. pers.) y en Caleta Chome (Retamal & Santa Cruz 2018) en la Región del Biobío. Aunque el conocimiento sobre la dinámica poblacional y rol comunitario del changai es escaso, la información disponible indica un comportamiento altamente gregario y una estrategia de asentamiento única dentro de los porcelánidos (Viviani et al., 2010; Santa Cruz & Retamal, 2018). Este tipo de comportamiento frecuentemente se interpreta como un mecanismo de protección ante la presencia de depredadores. Por otro lado, la observación de asentamiento de megalopas sobre o debajo de especímenes adultos (Santa Cruz & Retamal 2018) sugiere un tipo de cuidado parental en *A. punctatus* que podría ser muy relevante para entender la historia de vida y dinámica poblacional de esta especie y de otros cangrejos porcelánidos. Asimismo, vivir en condiciones de hacinamiento también se podría interpretar como una estrategia que contribuye al éxito reproductivo.

La ausencia del changai en zonas cercanas que presentan fondos rocosos y que están sometidas a un régimen de surgencia similar podría deberse a que, aunque la variabilidad de la costa del Biobío está dominada por la surgencia, los eventos de hipoxia tienen una periodicidad diferente entre localidades, debido a la influencia de factores locales, que en Chome correspondería principalmente al cañón submarino del río Biobío, generando un ambiente diferente donde el changai podría verse beneficiado.

Las condiciones ambientales en Caleta Chome, y específicamente la temperatura y concentración de oxígeno en el agua de fondo, son altamente variables, en buena parte debido a la influencia conjunta de la surgencia costera y del cañón

submarino del río Biobío (Sobarzo et al., 2016; Hernández & Tapia, 2021). Chome se encuentra en el extremo norte del Golfo de Arauco, donde la complejidad de la línea de costa y de la batimetría costera, junto a la influencia de las descargas del río Biobío, interactúan con las fluctuaciones en el viento costero para generar alta variabilidad temporal y espacial en las condiciones hidrográficas tanto en la superficie como en aguas de fondo (Wong et al. 2021). Dadas estas condiciones, es pertinente preguntarse si la presencia y alta abundancia de *A. punctatus* en el bentos submareal de Chome se deben a peculiaridades en las condiciones ambientales de dicha localidad, y a adaptaciones fisiológicas del changai que le otorgarían ventajas comparativas por sobre sus competidores y/o depredadores.

## **Hipótesis**

La localidad de Chome, en la costa de surgencia de Chile Central, posee un régimen de variabilidad en condiciones de agua de fondo (temperatura y niveles de oxígeno disuelto) que se diferencia en aspectos clave de la variabilidad ambiental registrada en localidades cercanas. Estas diferencias, detectadas principalmente a través de cambios espaciales en la periodicidad de la hipoxia costera, generaría condiciones más favorables para el changai (*A. punctatus*) y menos favorables para sus competidores y depredadores.

Sobre esta base, se plantea que, aunque la periodicidad de la hipoxia en localidades costeras ubicadas a lo largo de la costa del Biobío refleja principalmente la periodicidad de la surgencia costera, las fluctuaciones de periodos más cortos (horas) en Chome tiene una mayor importancia relativa que en localidades cercanas.

## **Objetivo general**

Identificar aspectos de la variabilidad ambiental que explican la presencia y dominancia de *A. punctatus* en el submareal de Caleta Chome, y su ausencia en localidades cercanas a lo largo de la costa del Biobío.

## **Objetivos específicos**

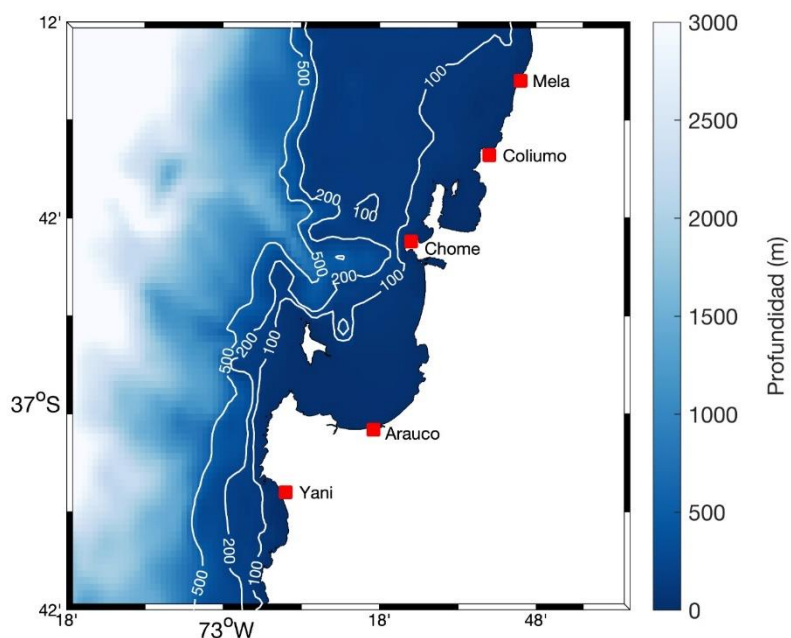
1. Caracterizar los patrones dominantes de variabilidad en las condiciones de temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo en cinco localidades de la costa del Biobío.
2. Evaluar la importancia relativa de diferentes escalas de variabilidad temporal en temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo.
3. Identificar los aspectos de la variabilidad ambiental que diferencian al submareal de Chome de otras localidades.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

Los datos sobre las variables oceanográficas se obtuvieron a partir de mediciones realizadas en cinco localidades que abarcan aproximadamente 150 km de costa de Chile central, entre las latitudes 36.35°S y 37.45°S (Fig. 1) en el marco del proyecto FONDECYT 1161512.

En cada uno de los sitios, se obtuvieron registros continuos de temperatura y oxígeno disuelto por medio de sensores miniDOT (PME, California, Estados Unidos), anclados a unos 2 m sobre el fondo, a una profundidad nominal de 20 m. El registro se realizó cada 10 minutos entre noviembre de 2016 hasta marzo de 2019 y los datos fueron descargados cada 2-3 meses. Por otro lado, se obtuvieron datos de viento a partir de la base de datos de reanálisis ERA5, que combina un modelo meteorológico con datos de observación de satélites y sensores terrestres para crear un registro constante a largo plazo del clima.



**Figura 1.-** Mapa de la zona de estudio con los sitios de muestreo (en cuadrados rojos). Isolinéas corresponden a la profundidad en metros.

Estos datos fueron procesados y analizados en ambiente Matlab, y caracterizados en términos de sus valores medios y rango de variabilidad tanto por mes del año como por hora del día.

### **Metodología por objetivo específico (OE)**

#### **OE1. Caracterización de patrones de variabilidad dominantes**

Para caracterizar los patrones dominantes de todos los sitios se calcularon estadígrafos básicos para cada serie de tiempo y variable (media e índices de confianza y desviación estándar), para todos los datos y luego por mes y día del año. A partir de esto, se realizaron climatologías (mes y día promedio) para cada variable en cada uno de los sitios.

Por otro lado, se calculó la correlación cruzada entre la componente meridional del viento y la concentración de oxígeno disuelto en aguas de fondo con el fin de verificar si hubo una conexión entre los patrones de variabilidad detectados en cada sitio y el patrón temporal de forzamiento atmosférico. Para esto se utilizó información de campos de velocidad del viento a 10 m sobre el nivel del mar, descargada del reanálisis ERA5 (Hersbach et al. 2020) para el área de interés entre los años 2016 y 2019. Estos datos tienen una resolución temporal y espacial de 1 hora y 25 km (0.25 grados), respectivamente. Luego, se extrajeron datos del nodo más cercano a cada sitio desde la grilla ERA5. Para evaluar la validez de los datos de reanálisis, se compararon los datos de viento extraídos del nodo de ERA5 más cercano a la localidad de Chome con datos *in situ* de viento registrados en Punta Hualpén. Más específicamente, se comparó entre componentes dominantes del viento, que en ambos casos corresponden a una dirección paralela a la costa. Para rellenar las brechas en el registro de oxígeno disuelto, se utilizó una interpolación lineal cuando las brechas no superaron las 24 horas. En casos de brechas más largas, el análisis se limitó al fragmento más largo de la serie de tiempo sin brechas.

## **OE2. Evaluación de importancia relativa de diferentes periodos de variabilidad**

Para caracterizar y comparar las frecuencias dominantes de oxígeno disuelto y temperatura de las localidades se realizó un análisis espectral de las series de tiempo horarias mediante el método de Welch, con un ancho de ventana de  $2^{10}$  observaciones, equivalente a 43 días de registro. Se utilizó una superposición de 50% para las ventanas, y se convirtió las frecuencias a unidades de ciclos por día (cpd). A partir de este análisis se calcularon fracciones de variabilidad total correspondientes a las bandas de frecuencia sinóptica (0.1-0.5 ciclos por día, cpd), diurna (0.8-1.2 cpd), semidiurna (1.8-2.2 cpd) y de alta frecuencia ( $> 2.2$  cpd), mediante el porcentaje de densidad espectral total. Esta aproximación se basó en el análisis de variabilidad en temperatura costera detallado por Ladah & Tapia (2021).

## **OE3. Comparación de la variabilidad del oxígeno entre los sitios de estudio**

A partir de los resultados de los análisis espectrales, y de los cálculos de fracción de variabilidad total atribuible a cada banda de frecuencias, se evaluó la importancia relativa de la variabilidad diurna, semi-diurna y de alta frecuencia versus la variabilidad sinóptica. Para esto se calculó la razón entre las fracciones de variabilidad total correspondientes a cada una de estas bandas. La misma aproximación se utilizó para calcular la importancia de la variabilidad de alta frecuencia en relación con la variabilidad sinóptica.

Para comparar la variabilidad del oxígeno disuelto entre las cinco localidades, se realizó un análisis visual de gráficas de distribución de datos por mes del año. Estas representaciones se realizaron mediante histogramas y diagramas de caja, y se determinaron las diferencias en la importancia relativa de diferentes periodos entre Chome y las demás localidades.



## RESULTADOS

### 1. Caracterización de patrones dominantes

A partir del cálculo de estadígrafos básicos de la serie de tiempo de temperatura se puede señalar que, en promedio, las aguas de fondo más cálidas correspondieron a Coliumo ( $12.20 \pm 0.021$ ) y las más frías a Chome ( $11.76 \pm 0.021$ ). En relación con la serie de tiempo de oxígeno, se determinó que Arauco y Chome presentaron la menor concentración promedio de oxígeno disuelto, donde ambas localidades obtuvieron medias similares, y las aguas más oxigenadas se encontraron en Yani, alcanzando una media sobre los  $6.06 \pm 0.043$  mg/L (Tabla 1).

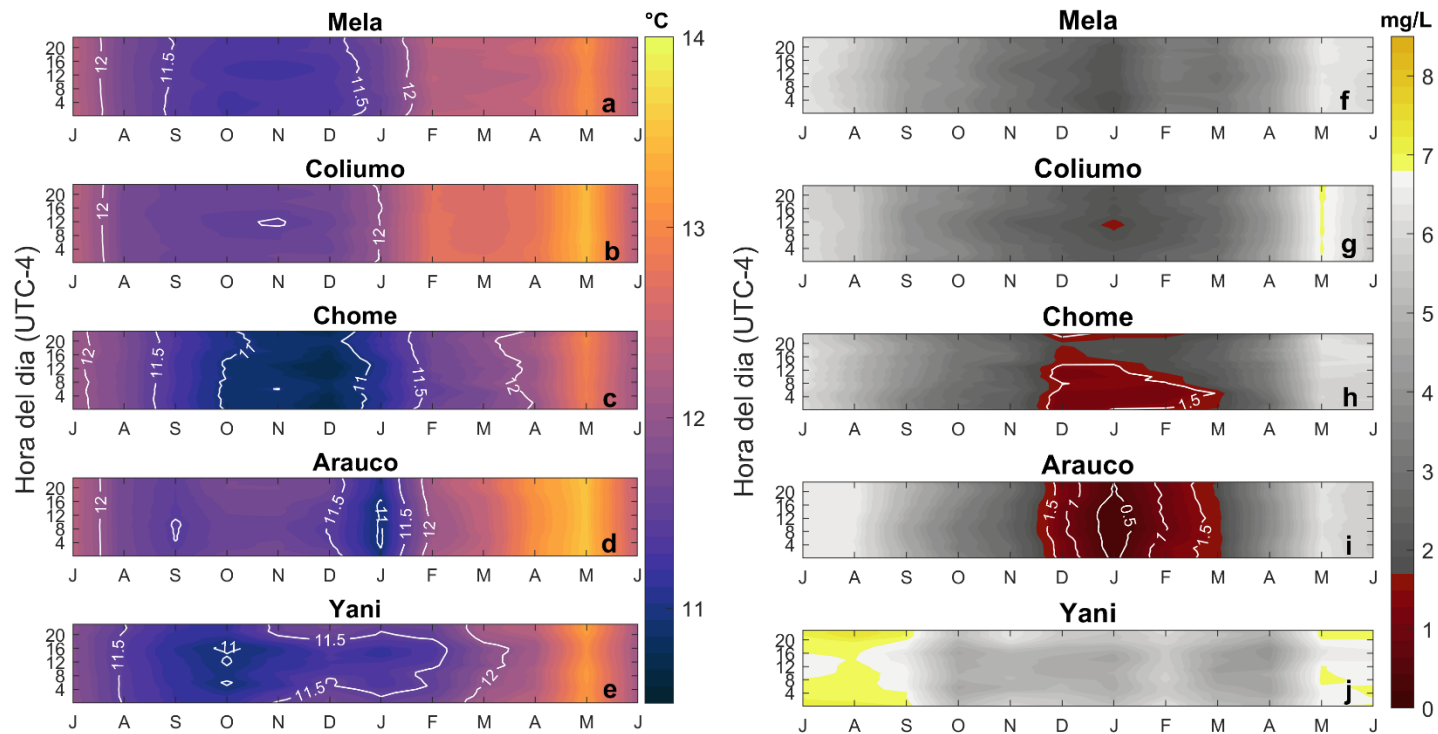
Tabla 1.- Media y sus intervalos de confianza y desviación estándar de las series de tiempo de Temperatura y Oxígeno para cada uno de los sitios de estudio

Sitios	Temperatura (°C)		Oxígeno (mg/L)	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
Mela	$12.02 \pm 0.021$	1.06	$4.49 \pm 0.059$	3.00
Coliumo	$12.20 \pm 0.021$	1.07	$4.35 \pm 0.058$	2.94
Chome	$11.76 \pm 0.021$	1.04	$3.96 \pm 0.056$	2.81
Arauco	$12.02 \pm 0.027$	1.35	$3.97 \pm 0.060$	3.01
Yani	$11.83 \pm 0.022$	1.12	$6.06 \pm 0.043$	2.17

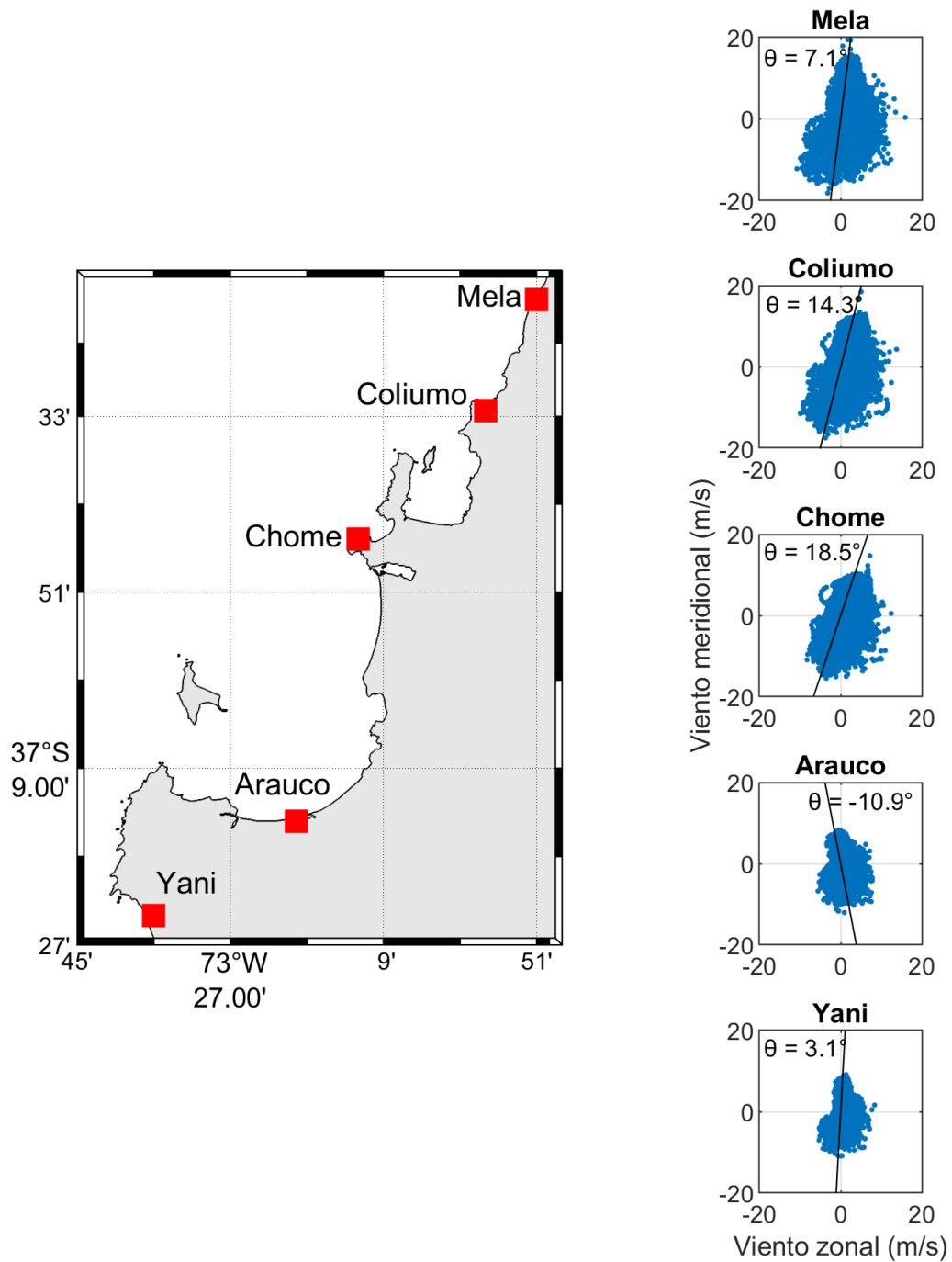
Los promedios para los distintos meses del año y hora del día de la temperatura y oxígeno en el agua de fondo se muestran en las figuras 2 y 3, respectivamente. En términos de temperatura, la climatología mostró una clara señal estacional, siendo mayo el mes más cálido en todos los sitios. Por otro lado, el o los meses

más fríos del año fueron diferentes entre sitios. Coliumo y Mela presentaron un patrón estacional similar para la temperatura en el agua de fondo, alcanzando valores mínimos en octubre-noviembre, aunque en esos meses Coliumo exhibe aguas en promedio un poco más cálidas que Mela (Fig. 2a, 2b). Más al sur, en Chome, el rango de meses en que la temperatura está por debajo de los 11 grados fue mayor en comparación con las demás localidades. El mes más frío en este sitio fue diciembre y en esta época la variabilidad diurna se incrementó, mostrando periodos más fríos entre las 9:00 y las 18:00 (Fig. 2c). En Arauco, el mes más frío correspondió a enero, y desde febrero la temperatura media comenzó a aumentar progresivamente desde los 12 grados hasta un máximo en mayo, sobrepasando los 13 grados (Fig. 2d).

Con respecto al oxígeno disuelto en aguas de fondo, todas las localidades presentaron diferencias. En Mela, las concentraciones promedio de oxígeno permanecieron sobre los 2 mg/L durante todo el año, aumentando en los meses de otoño e invierno (Fig. 2f). En Coliumo, el patrón estacional del oxígeno disuelto fue similar, aunque fue posible identificar una leve variabilidad diurna en meses de primavera-verano, con una disminución del oxígeno cerca del mediodía (Fig. 2g). Junto con Yani, Coliumo fue una de las dos localidades donde las aguas de fondo están sobresaturadas en algún momento del año (Fig. 2g, 2j).



**Figura 2.-** Climatología anual y diurna de la temperatura (izquierda) y oxígeno disuelto (derecha) en el agua de fondo para cada localidad, con promedios por mes del año (eje x) y hora del día (eje y). Los contornos en blanco corresponden a isotermas (izquierda) e isolíneas de concentración de oxígeno (derecha). Los tonos amarillos y café oscuro en los paneles de la derecha indican condiciones de sobresaturación e hipoxia, respectivamente.

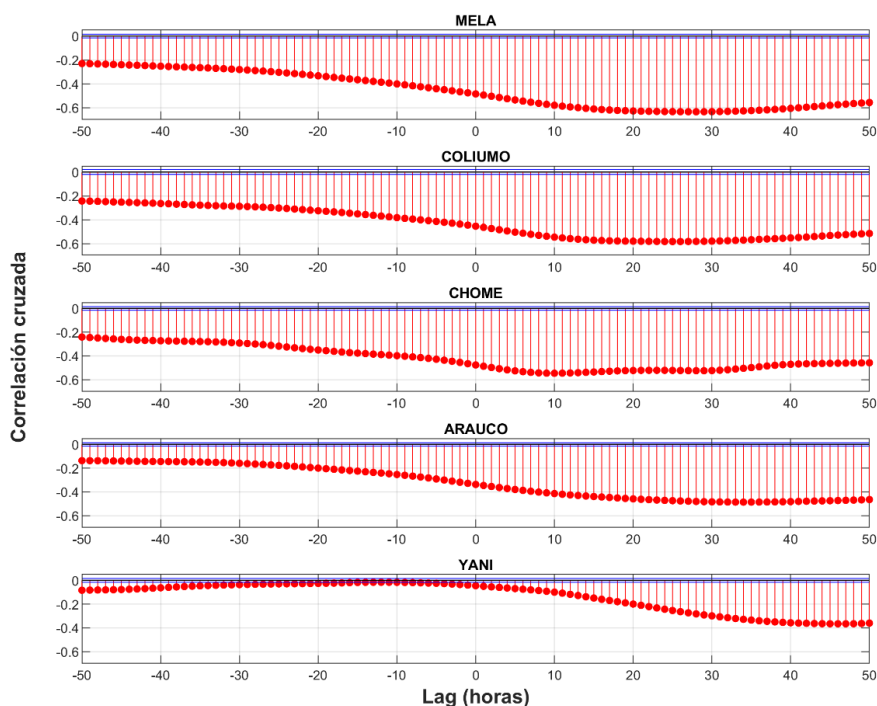


**Figura 3.-** Mapa de los sitios de estudio (a la izquierda) y diagramas de dispersión de las componentes zonal y meridional del viento para cada uno de estos sitios. La línea en negro representa el ángulo del eje principal de variabilidad del viento.

En Chome y Arauco, las condiciones de hipoxia estuvieron presentes durante todo el verano, siendo menos intenso al atardecer que en el resto del día. La hipoxia en Arauco fue más intensa que en Chome en diciembre y enero, con concentraciones medias de hasta 0,5 mg/L (Fig. 2h, 2i). En Yani, ubicado en el extremo sur de la región de estudio, se encontraron aguas de fondo ricas en oxígeno durante meses de invierno, especialmente en las últimas y primeras horas del día (Fig. 2j).

Los gráficos de dispersión de las componentes norte-sur y este-oeste mostraron la orientación dominante del viento. En todos los sitios predominó la componente meridional y solo en Arauco se observó una orientación noroeste del viento. El ángulo del eje principal de variabilidad del viento, asociado a las componentes perpendicular y a lo largo de la costa, fue mayor en Chome (18.5°) y negativo en Arauco (-10.9°) (Fig. 3).

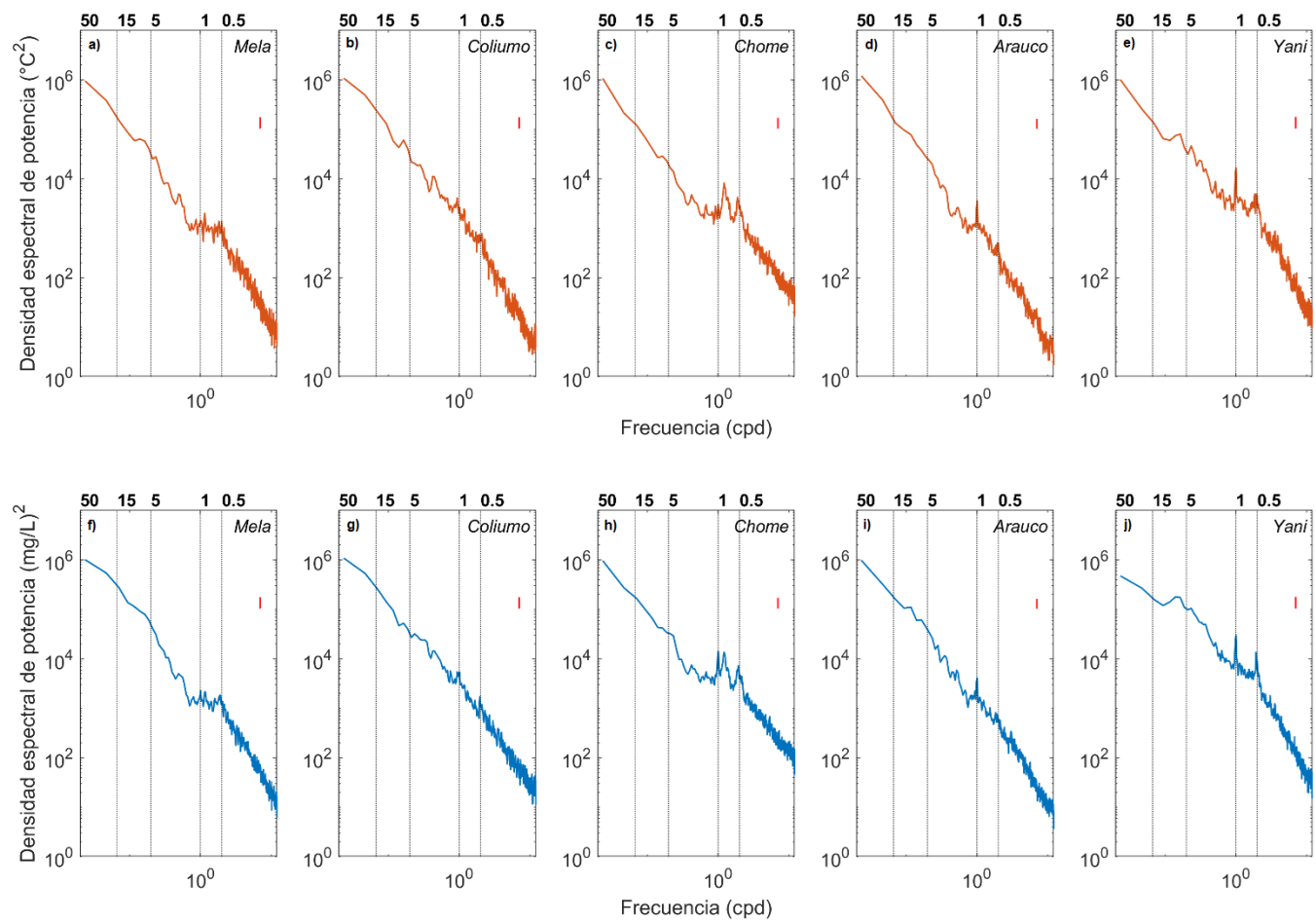
Los resultados del análisis de correlación cruzada indicaron que el viento favorable a la surgencia tiene un efecto inverso sobre la concentración de oxígeno disuelto en las aguas de fondo en las cinco localidades. En Mela y Coliumo la correlación es máxima ( $r = -0.6347$  y  $-0.5826$ ) con un rezago de 28 y 26 horas respectivamente, lo que significa que las concentraciones de oxígeno en las aguas de fondo de estos sectores muestran una respuesta máxima – a la forma de una disminución – a las 25 horas después de que se intensifica el viento favorable a la surgencia (Fig. 4a, 4b). En Chome, la correlación es máxima ( $r = -0.5461$ ) a un rezago de 10 horas, siendo la localidad donde la respuesta del oxígeno al viento es más rápida (Fig. 4c). En Arauco y Yani, el efecto del viento sobre el oxígeno de fondo se ve retrasado con respecto a las otras localidades, con rezagos de 34 y 47 horas, respectivamente (Fig. 4d, 4e).



**Figura 4.-** Gráfico de correlación cruzada entre las series horarias de viento meridional (obtenidas desde el reanálisis ERA5) y el oxígeno de fondo medido en los sitios de estudio. Rezagos (lag) positivos indican una respuesta del oxígeno a cambios en la intensidad del viento.

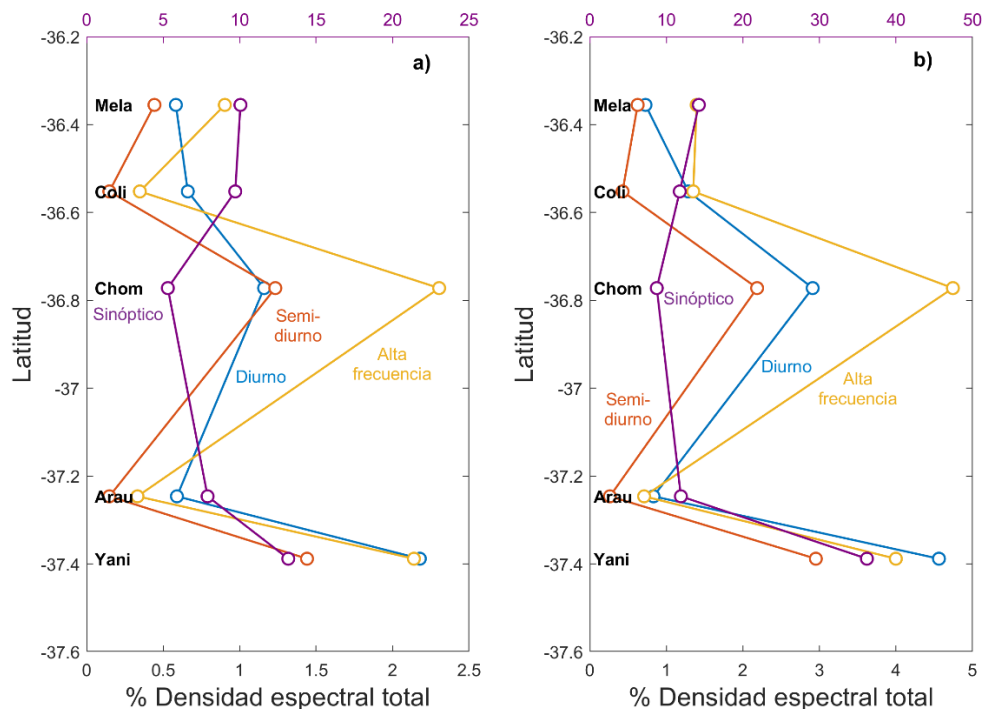
## 2. Importancia relativa de diferentes periodos de variabilidad

Los diagramas espectrales obtenidos del análisis de las series de tiempo de temperatura y oxígeno disuelto revelaron la ausencia de una señal diurna y semi-diurna importante en Mela y Coliumo, tanto para temperatura como oxígeno disuelto (Fig. 5-b, 5f-g). En los espectros calculados para Chome se observaron dos peaks significativos para la temperatura, uno claramente relacionado con la variabilidad semidiurna y otro centrado en un periodo cercano a las 20 horas (en lugar de 24 horas), y tres peaks para el oxígeno: los dos ya mencionados y un tercer peak centrado en 24 horas (Fig. 5c, 5h). En Arauco se observó una dominancia de la variabilidad diurna para ambas variables (Fig. 5d, 5i), mientras que en Yani las señales diurna y semi-diurna parecen tener una importancia similar (Fig. 5e, 5j).



**Figura 5.-** Diagramas espectrales obtenidos para las series de tiempo de temperatura (paneles superiores) y oxígeno disuelto (paneles inferiores) para las cinco localidades de estudio. La línea roja al lado derecho de cada gráfico representa el intervalo de 95% de confianza, por lo que un peak que sea mayor o igual al tamaño de esa línea es significativo. Los números en la parte superior de cada panel indican periodos en días (líneas verticales punteadas).

Al calcular el porcentaje de densidad espectral total correspondiente a las bandas de frecuencia sinóptica (0.1-0.5 cpd), diurna (0.8-1.2 cpd), semi-diurna (1.8-2.2 cpd) y de alta frecuencia (>2.2 cpd) para cada variable y localidad, se observó un claro dominio de la variabilidad sinóptica tanto para la temperatura como para el oxígeno disuelto (Fig. 6). Entre los cinco sitios, Yani fue el que presentó el mayor porcentaje de densidad espectral en las frecuencias diurna, semidiurna y sinóptica, correspondiente al 16.8% y 43.7% del total de las señales de temperatura y oxígeno, respectivamente. En términos de la temperatura, la variabilidad diurna, semidiurna y de alta frecuencia en Mela, Coliumo y Arauco fue de 1.9, 1.2 y 1.1% de la densidad espectral total, respectivamente (Fig. 6a). Chome obtuvo el mayor porcentaje de densidad espectral de alta frecuencia de todas las localidades (2.3% y 4.7%) y el menor en escala sinóptica (5.3% y 8.8%) en las señales de temperatura y oxígeno, respectivamente.

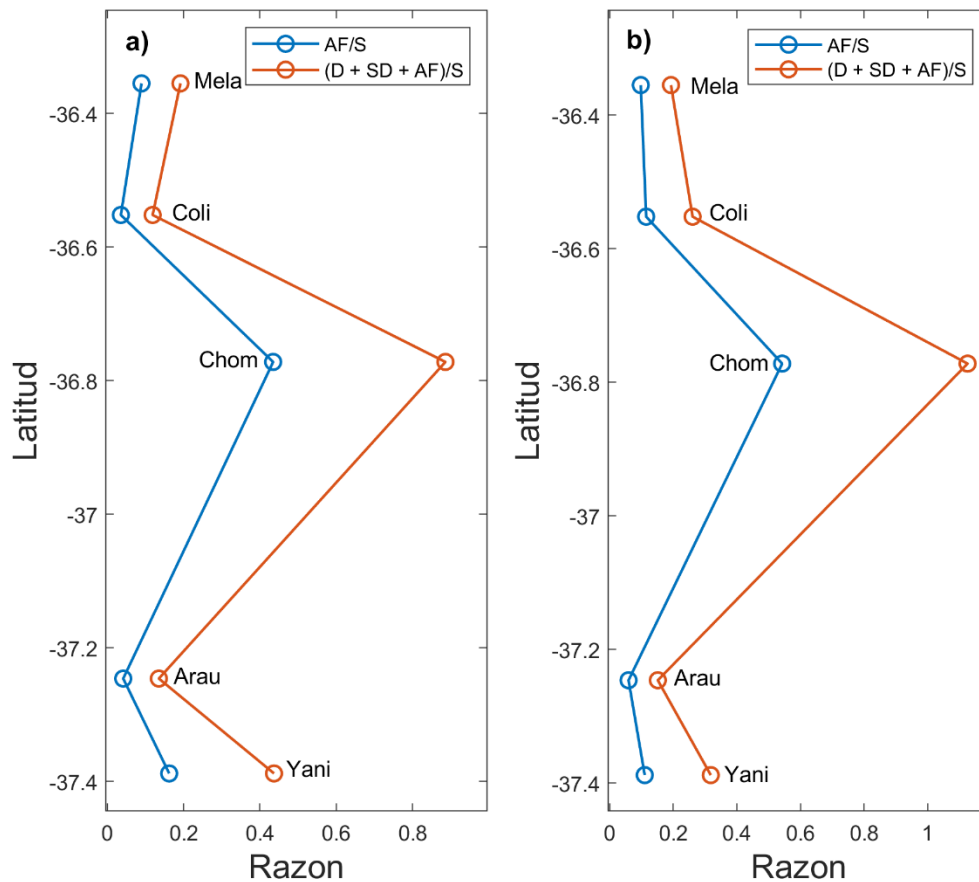


**Figura 6.-** Porcentajes de la densidad espectral total correspondientes a variabilidad sinóptica, diurna, semidiurna y de alta frecuencia en las series de tiempo de a) temperatura y b) oxígeno disuelto en el agua de fondo de cada localidad de estudio. Nótese que la escala utilizada para la variabilidad sinóptica (eje superior) es diez veces mayor que la utilizada para las otras bandas de frecuencia (eje inferior).



Con respecto a la señal de oxígeno, la variabilidad sinóptica, diurna, semidiurna y de alta frecuencia representaron en conjunto un 17% y 14.8% de la densidad espectral total en Mela y Coliumo, respectivamente (Fig. 6b). Similar al caso de la temperatura, Arauco fue la localidad donde las bandas semidiurna y de alta frecuencia alcanzaron el menor porcentaje de variabilidad total (0.26% y 0.71%, respectivamente).

La razón entre el porcentaje de variabilidad de alta frecuencia y variabilidad sinóptica en cada sitio alcanzó valores claramente mayores en Chome, tanto para la temperatura (0.43) como para el oxígeno (0.54) (Fig. 7). En los otros sitios esta razón varió entre 0.06-0.12 en la señal de oxígeno y 0.04-0.09 en la de temperatura. Al comparar la variabilidad explicada en conjunto por las bandas diurna, semi-diurna y de alta frecuencia con la variabilidad sinóptica, nuevamente se observó un valor sustancialmente mayor en Chome tanto para la temperatura (0.89) como para el oxígeno (1.1). En los otros sitios esta razón varió entre 0.12 y 0.44 para la señal de temperatura y entre 0.13 y 0.32 para el oxígeno.



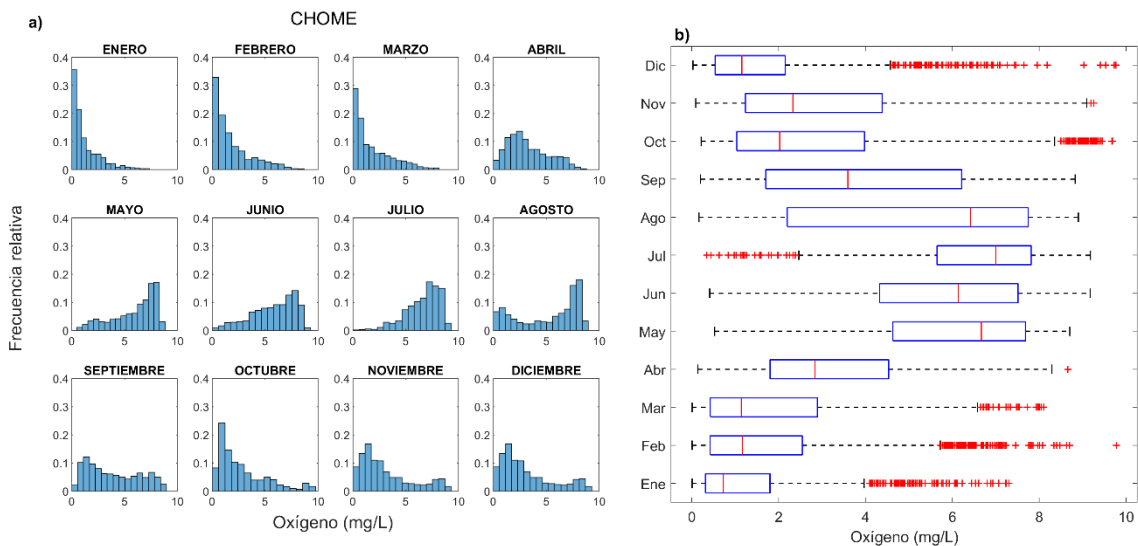
**Figura 7.-** Razones entre porcentajes de variabilidad total correspondientes a la variabilidad de alta frecuencia y la variabilidad sinóptica (en azul), y entre la suma de la variabilidad diaria, semidiurna y de alta frecuencia y la frecuencia sinóptica (en naranja), para las series de tiempo de a) temperatura y b) oxígeno en el agua de fondo de los cinco sitios de estudio.

En todos los sitios de estudio la variabilidad sinóptica predominó sobre la de alta frecuencia, tanto en la señal de temperatura como en la de oxígeno. Sin embargo, al realizar el segundo análisis, donde se comparó la suma de las frecuencias diaria, semidiurna y alta frecuencia con la sinóptica, Chome fue la única localidad en donde predominó la suma de las tres primeras por sobre la variabilidad sinóptica en términos de la señal de oxígeno (Fig. 7b).

### 3. Comparación de la variabilidad del oxígeno disuelto entre los sitios de estudio.

#### 3.1. Chome

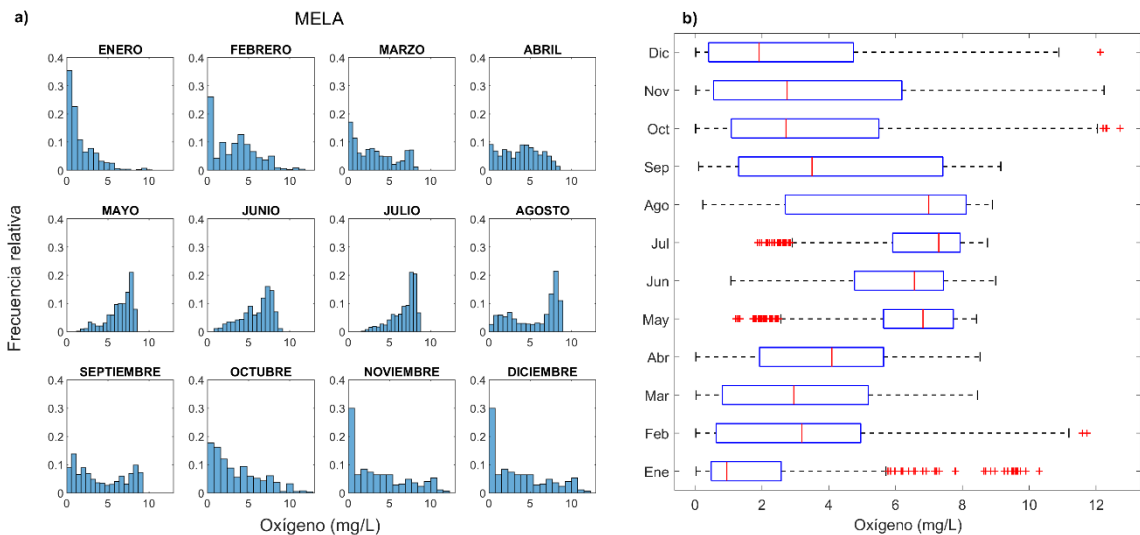
La distribución de los datos horarios del oxígeno disuelto en Chome (Fig. 8) mostró que los meses de enero, febrero y marzo presentan mayor frecuencia relativa entre los 0-0.5 mg/L. En estos meses la probabilidad de encontrar condiciones de hipoxia es del 76.6%, 67.1% y 63.5%, respectivamente. La distribución de valores para abril indica que el agua comienza a oxigenarse durante este mes, aunque siguen predominando bajas concentraciones (< 3 mg/L) (Fig. 8b). Desde mayo hasta julio, el agua de fondo parece estar más oxigenada, presentando mayores frecuencias entre los 7-8 mg/L y una baja probabilidad de ocurrencia de agua hipóxica (6%, 6.3 y 1.4%, respectivamente). En agosto se incrementa la probabilidad de encontrar agua hipóxica (23.3%) aunque sigue siendo más frecuente una condición de sobresaturación. A partir de septiembre las distribuciones reflejan un incremento en la probabilidad de condiciones de hipoxia, donde las mayores frecuencias corresponden a concentraciones bajo 2 mg/L.



**Figura 8.-** a) Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Chome. b) Distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Chome. Los datos utilizados corresponden a la serie de tiempo horaria de la variable de oxígeno a 2m del fondo.

### 3.2. Mela

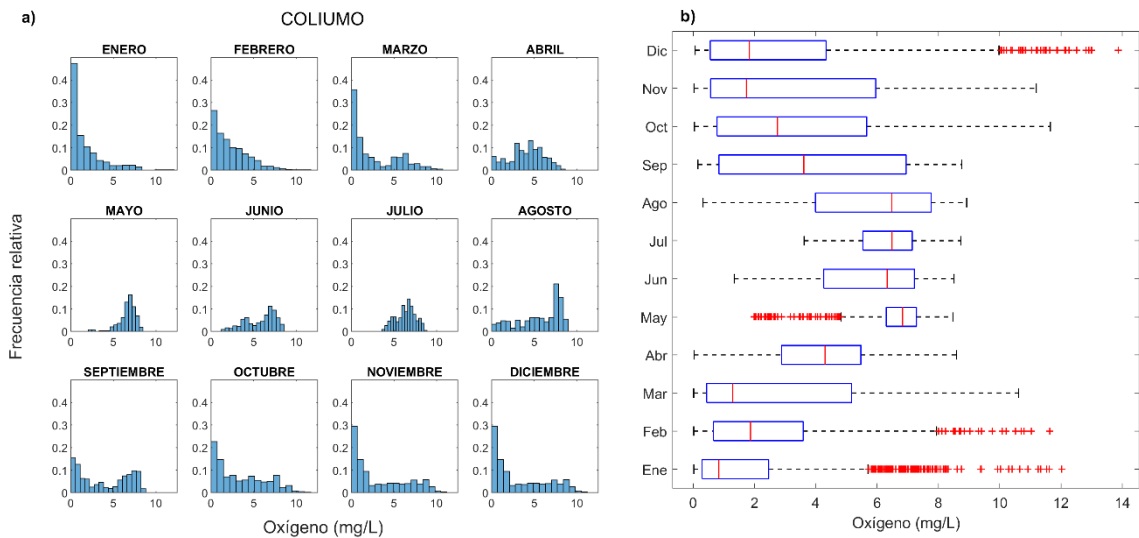
Las distribuciones de datos de oxígeno observadas en la Figura 9 indicaron que en Mela predominaron las frecuencias asociadas a condiciones de hipoxia entre septiembre y marzo. En febrero y marzo, la probabilidad de observar condiciones de normoxia estuvo sobre el 60%, mientras que en Chome no superó el 37%. En abril la distribución del oxígeno en Mela fue notablemente más simétrica que en meses previos y que en Chome durante el mismo mes, con probabilidades de encontrar condiciones de hipoxia y normoxia de 25.9% y 74.1%, respectivamente. Para el periodo mayo-agosto, la distribución de oxígeno fue muy similar a lo observado en Chome. En septiembre se observó una distribución bimodal con una probabilidad de 33.6% de encontrar condiciones de hipoxia (< 2mg/L) y de 36% de encontrar concentraciones de oxígeno > 6mg/L. En octubre, la distribución del oxígeno en Mela mostró un predominio de valores bajos, al igual que Chome. Sin embargo, en Chome las concentraciones de oxígeno bajo los 2 mg/L alcanzaron un 50% del registro, mientras que en Mela sólo alcanzó un 40.3%. En los meses de noviembre y diciembre, se observó un incremento en la probabilidad de encontrar concentraciones de oxígeno < 2mg/L (39.8% del total).



**Figura 9.-** a) Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Mela. b) Distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Mela. Los datos utilizados corresponden a la serie de tiempo horaria de la variable de oxígeno a 2m del fondo.

### 3.3. Coliumo

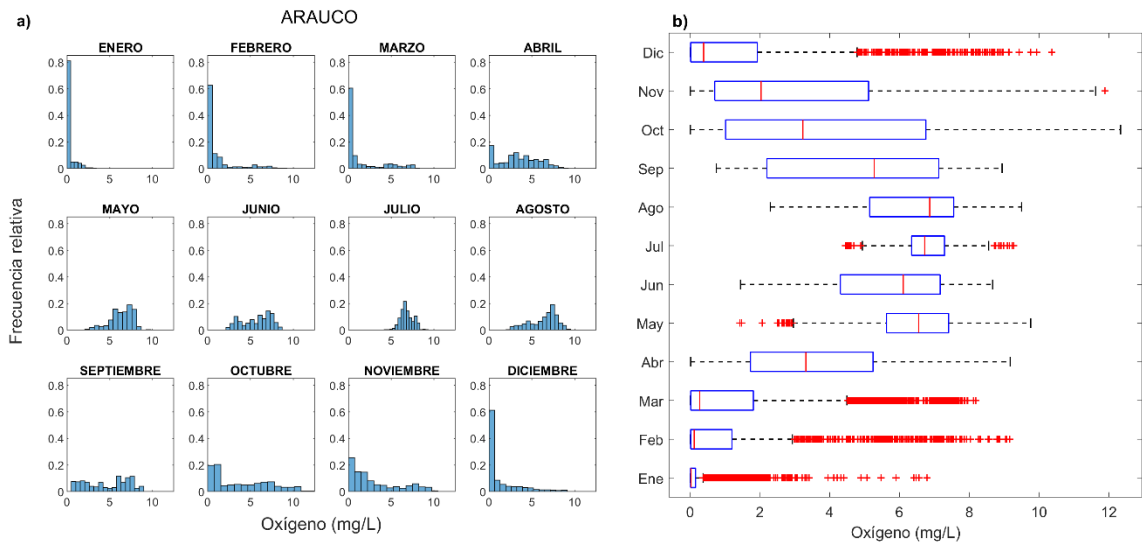
Entre noviembre y marzo la probabilidad de encontrar concentraciones de oxígeno bajo los 2 mg/L en Coliumo fue cercana al 55%, excepto en enero, ya que este valor fue de 69.7%. En Chome esta cifra fue de 43.9%. en noviembre, 73.1% en diciembre, 67.1% en febrero y 63.5% en marzo. A partir de abril, la distribución de oxígeno disuelto en Coliumo mostró un incremento en la frecuencia relativa de los valores entre los 4.3-4.9 mg/L (ca. 13%). En los meses de mayo y junio, la distribución de datos tendió a valores altos de oxígeno y las mayores frecuencias relativas se ubicaron cerca de los 7-8.3 mg/L en Chome y 6.3-7.6 mg/L en Coliumo. Durante julio, en la localidad de Coliumo se observó una distribución casi simétrica, donde los valores extremos tuvieron las frecuencias relativas más bajas y los valores centrales, entre 6-7 mg/L correspondieron a la frecuencia mayor, representando cerca del 30% del total. En septiembre, la mayor frecuencia relativa estuvo relacionada a la hipoxia (Fig. 10).



**Figura 10.-** a) Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Coliumo. b) Distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Coliumo. Los datos utilizados corresponden a la serie de tiempo horario de la variable de oxígeno a 2m del fondo.

### 3.4. Arauco

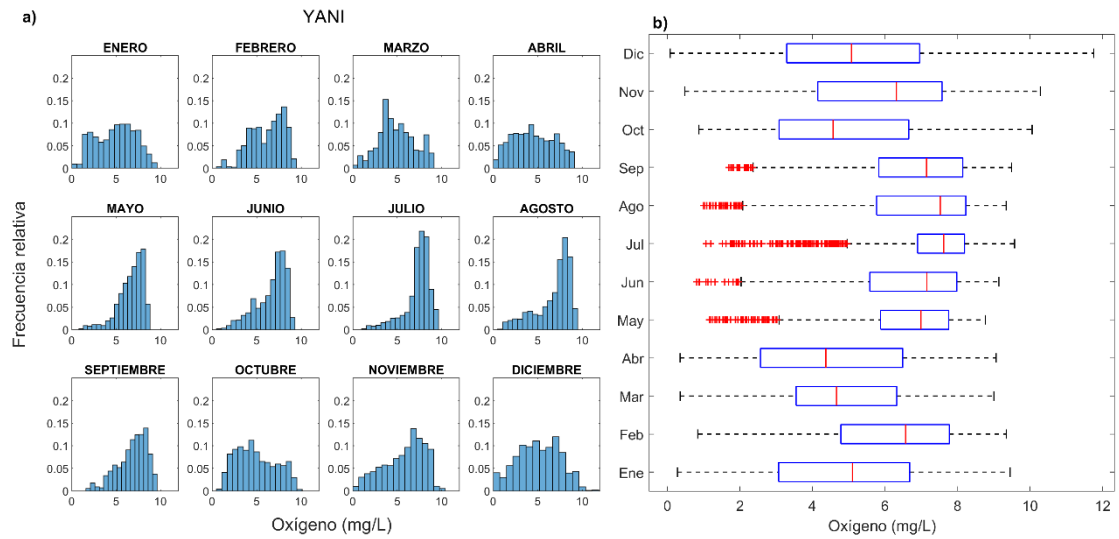
En Arauco, los datos representados por histogramas en la Figura 11 mostraron que durante el mes de enero los datos se distribuyeron casi en su totalidad dentro del rango de 0-0.43 mg/L (sobre el 80%), con un 94% de los datos representado por concentraciones inferiores a 2 mg/L y valores extremos sobre los 4 mg/L (Fig. 11b). Para los meses de febrero y marzo, la distribución fue similar a la observada para enero, pero con un porcentaje de las observaciones correspondiente a concentraciones por debajo de 2 mg/L del 83.7% y 76.1%, respectivamente. Para el mes de abril el patrón de distribución fue diferente al de los meses anteriores, mostrando un aumento en las frecuencias relativas de los rangos de oxígeno > 2 mg/L, pero manteniendo la dominancia de condiciones hipóxicas, a diferencia de lo observado para Chome. En mayo, las concentraciones de oxígeno aumentaron considerablemente, predominando los valores > 5 mg/L. Durante el mes de junio los datos están distribuidos de forma variada, con las mayores frecuencias entre 3 y 8 mg/L. En julio, la distribución del oxígeno de fondo en Arauco fue casi simétrica, con una frecuencia máxima correspondiente al 22% de las observaciones en el rango de 6.4-6.8 mg/L. En agosto, y al igual que en Chome, se observó un incremento en las frecuencias asociadas a concentraciones de oxígeno sobre 6 mg/L. Esta situación se mantuvo en el mes de septiembre, pero al mismo tiempo se registró un aumento en las frecuencias correspondientes a hipoxia. Durante los meses de octubre, noviembre y diciembre, se mantuvo la tendencia al incremento en la frecuencia de condiciones hipóxicas. Esta misma tendencia se observó en Chome, aunque en dicho sitio las mayores frecuencias estuvieron asociadas a hipoxia leve, mientras que en Arauco se asociaron a hipoxia severa.



**Figura 11.-** a) Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Arauco. b) Distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Arauco. Los datos utilizados corresponden a la serie de tiempo horario de la variable de oxígeno a 2m del fondo.

### 3.5. Yani

La distribución de los datos de oxígeno entre enero y abril en esta localidad mostró un predominio de condiciones de normoxia, con muy bajas frecuencias de concentraciones inferiores a 2 mg/L (< 2%). Entre mayo y agosto la distribución de los datos mostró un predominio de condiciones de mayor oxigenación. La distribución durante agosto contrasta con la analizada en Chome, donde se observó un mayor porcentaje de datos (ca. 20%) por debajo de los 2 mg/L. En septiembre, noviembre y diciembre, la distribución de los datos en Yani presentó una tendencia a niveles altos de oxígeno, contrastando con lo que se percibió en Chome, donde las bajas concentraciones de oxígeno predominaron durante todos esos meses. En octubre, Yani presentó una distribución similar a lo que se observó en abril (Fig. 12).



**Figura 12.-** a) Histogramas de la frecuencia relativa para cada mes del año de datos de oxígeno disuelto para la localidad de Yani. b) Distribución de los datos de oxígeno disuelto por mes del año en la zona de Yani. Los datos utilizados corresponden a la serie de tiempo horario de la variable de oxígeno a 2m del fondo.



## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio revelaron una evidente señal estacional en la temperatura y oxígeno disuelto en el agua de fondo en todos los sitios, siendo mayo el mes más cálido. Con respecto al oxígeno, las climatologías mostraron que las concentraciones más bajas están asociadas a los meses de verano y las más altas a los de invierno. Descontando la señal estacional, la variabilidad de escala sinóptica fue dominante en todos los sitios, dando cuenta de la importancia del fenómeno de surgencia como forzante de la variabilidad en condiciones fisicoquímicas en aguas costeras. Si bien el viento favorable a surgencia tuvo un efecto negativo sobre la concentración de oxígeno disuelto en todos los sitios estudiados, la respuesta más rápida se observó en Chome, con un rezago de 10 horas, mientras que en los demás sitios varió entre 26 y 47 horas. A mayores frecuencias, Chome fue la localidad con mayor importancia relativa de fluctuaciones de periodos  $\leq 1$  día con respecto a la variabilidad sinóptica en el oxígeno. Por lo tanto, aunque las localidades estudiadas pueden parecer muy similares en términos de promedios mensuales y durante algunos periodos del año, a escalas diurna o más cortas es posible observar diferencias claras que podrían ser relevantes para los niveles de stress fisiológico a que están sometidos el changai y sus potenciales competidores y/o depredadores.

Los resultados de este estudio indican que considerar la variabilidad temporal de mayor frecuencia que lo estacional y sinóptico en las condiciones de temperatura y oxígeno del agua de fondo puede mejorar nuestra comprensión sobre las diferencias entre localidades separadas por solo decenas de kilómetros. Si bien solo se estudió la influencia del patrón temporal de forzamiento atmosférico sobre la concentración de oxígeno de fondo, existen otros procesos que tienen un efecto sobre el oxígeno que sería importante considerar en otros trabajos, como la descarga de nutrientes, actividad humana, consumo de oxígeno por parte de organismos aeróbicos, batimetría, entre otros.

Las condiciones fisicoquímicas de las aguas de fondo contribuyen a la estructuración espacial del bentos costero a través de su efecto sobre el comportamiento, la fisiología y la supervivencia de diferentes especies bentónicas (Bremner et al., 2006). En las regiones de surgencia, estas condiciones presentan alta variabilidad debido a la constante entrada de aguas frías y pobres en oxígeno en los ambientes costeros. Además, se ha observado que las aguas hipóxicas pueden llegar a zonas someras muy cercanas a la costa (Grantham et al. 2004), afectando la fisiología de organismos bentónicos y demersales. Ante estos desafíos, los organismos bentónicos deben soportar eventos de hipoxia a través de respuestas conductuales, metabólicas y/o genéticas. Los modelos climáticos predicen una intensificación en los vientos favorables a surgencia en regiones como la costa de Chile-Perú (Bakun 1990). Dichos cambios pueden tener un efecto sustancial en los niveles de exposición a la hipoxia costera y, por lo tanto, en la estructura de las comunidades submareales.

En este estudio, Arauco se diferencia de las demás localidades en términos de su variabilidad ambiental, donde las temperaturas de fondo resultaron ser más altas y los eventos de hipoxia más prolongados e intensos. Según el trabajo de Hernández & Tapia, (2021) ,la comunidad bentónica en Arauco difiere de las demás localidades (Coliumo, Chome y Yani), lo que sugiere que las especies predominantes en este lugar están mejor adaptadas ante la variabilidad local en las condiciones ambientales. Por otro lado, en localidades como Chome, donde la variabilidad de alta frecuencia en la temperatura y oxígeno del fondo predominó por sobre los otros sitios de estudio, el macrobentos está dominado por el cangrejo porcelánido *Allopetrolisthes punctatus*, el cual se desempeña mejor en ambientes más fríos y fluctuantes, pero con una menor intensidad en las condiciones de hipoxia como las de Arauco, donde no está presente.

El régimen de variabilidad en las condiciones fisicoquímicas del agua de fondo en Chome presenta diferencias con la variabilidad ambiental registrada en las demás localidades. Una mayor intensidad de las fluctuaciones con periodos de 1

día o menos podría generar condiciones ventajosas para el changai si efectivamente tiene una mayor tolerancia al stress oxidativo que sus competidores y depredadores. Por lo tanto, para tener una mejor comprensión sobre los factores determinantes del éxito del changai en Chome es necesario estudiar la respuesta conductual, fisiológica y metabólica de esta y otras especies frente al estrés por hipoxia. Para ello es recomendable combinar experimentos de laboratorio con el estudio de patrones de stress fisiológico a través de técnicas genómicas (e.g. Núñez-Acuña et al., 2012, Tapia & Gallardo-Escárdate, 2015). A raíz de lo anterior, se encuentra en proceso un nuevo experimento que contempla la evaluación de la respuesta metabólica de *A. punctatus* ante diferentes regímenes de variabilidad en oxígeno disuelto mediante la expresión de del factor inducible por hipoxia (HIF1).

## CONCLUSIONES

1. Las localidades de este estudio presentan similitudes en la temperatura y oxígeno disuelto en aguas de fondo en términos de promedios mensuales, siendo mayo el mes más cálido y los meses de verano más pobres en oxígeno.
2. La respuesta del efecto negativo del viento favorable a surgencia sobre la concentración del oxígeno disuelto difiere entre localidades, siendo más rápida en Chome (10 horas).
3. La periodicidad de la hipoxia en periodos cortos (horas) es más importante en Chome que en las localidades cercanas.
4. Se sugiere que las diferencias espaciales en la periodicidad de la hipoxia costera podrían generar condiciones más favorables para el changai y menos favorables para sus competidores y depredadores.
5. Finalmente, estudiar las diferencias en los regímenes de variabilidad ambiental entre localidades que comprenden una escala espacial de decenas de km, nos puede entregar un panorama a futuro sobre las distintas estructuras comunitarias que podrían dominar ambientes altamente variables en contexto de cambio climático. Esto es muy relevante a la hora de elaborar y ejecutar proyectos para la conservación de los ecosistemas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre C, García-Loyola S, Testa G, Silva Di, Farías L (2018) Insight into anthropogenic forcing on coastal upwelling off south-central Chile. *Elementa* 6.
- Aguirre C, Garreaud R, Belmar L, Farías L, Ramajo L, Barrera F (2021) High-Frequency Variability of the Surface Ocean Properties Off Central Chile During the Upwelling Season.
- Ancapichún S, Garcés-Vargas J (2015) Variability of the Southeast Pacific Subtropical Anticyclone and its impact on sea surface temperature off north-central Chile. *Cienc Mar* 41:1–20.
- Artigaud, S., Lacroix, C., Pichereau, V., & Flye-Sainte-Marie, J. (2014). Respiratory response to combined heat and hypoxia in the marine bivalves *Pecten maximus* and *Mytilus* spp. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A : Molecular and Integrative Physiology*, 175(1), 135–140.
- Bakun A (1990) Global Climate Change and Intensification of Coastal Ocean Upwelling. *Science* (1979) 247:198–201.
- Bakun A, Nelson CS (1991) The Seasonal Cycle of Wind-Stress Curl in Subtropical Eastern Boundary Current Regions. *J Phys Oceanogr* 21:1815–1834.
- Banse K (1959) On upwelling and bottom-trawling off the southwest coast of India. *Journal of the Marine Biological Association of India* 1:33–49.
- Bindoff NL;, Willebrand J;, Artale V;, Cazenave A;, Gregory J;, Gulev S;, Hanawa K;, Le Quéré C;, Levitus S;, Nojiri Y;, Shum CK;, Talley LD;, Unnikrishnan A (2007) Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level Coordinating. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis Contribution of Working*

Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change:387–429.

Breitburg D, Levin LA, Oschlies A, Grégoire M, Chavez FP, Conley DJ, Garçon V, Gilbert D, Gutiérrez D, Isensee K, Jacinto GS, Limburg KE, Montes I, Naqvi SWA, Pitcher GC, Rabalais NN, Roman MR, Rose KA, Seibel BA, Telszewski M, Yasuhara M, Zhang J (2018) Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* (1979) 359.

Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2006). Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60(3–4), 302–316.

Childress JJ, Seibel BA (1998) Life at Stable low Oxygen Levels: Adaptations of Animals to Oceanic Oxygen Minimum Layers. *Journal of Experimental Biology* 201:1223–1232.

Cisterna JA, Saldías GS, Cáceres CW (2008) Efecto de la hipoxia en la conducta de forrajeo de *Cancer setosus* (Molina, 1782) (Crustacea: Decapoda) alimentado con *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854). *Rev Biol Mar Oceanogr* 43:419–423.

Copenhagen WJ (1954) The periodic mortality of fish in the Walvis region. *S Afr Med J* 28:381.

De la Haye KL, Spicer JI, Widdicombe S, Briffa M (2012) Reduced pH sea water disrupts chemo-responsive behaviour in an intertidal crustacean. *J Exp Mar Biol Ecol* 412:134–140.

De La Maza L, Farías L (2023) The intensification of coastal hypoxia off central Chile: Long term and high frequency variability. *Front Earth Sci* (Lausanne) 10:1–19.

- Diaz RJ, Rosenberg R (1995) Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* Vol 33:245–303.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* (1979) 321:926–929.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA (2009) Ocean acidification: The other CO<sub>2</sub> problem. *Ann Rev Mar Sci* 1:169–192.
- Doney SC, Ruckelshaus M, Emmett Duffy J, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N, Polovina J, Rabalais NN, Sydeman WJ, Talley LD (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. *Ann Rev Mar Sci* 4:11–37.
- Dugdale RC, Goering JJ, Barber RT, Smith RL, Packard TT (1977) Denitrification and hydrogen sulfide in the Peru upwelling region during 1976. *Deep-Sea Research* 24:601–608.
- Dupont S, Pörtner HO (2013) A snapshot of ocean acidification research. *Mar Biol* 160:1765–1771.
- Ekau W, Auel H, Pörtner HO, Gilbert D (2010) Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7:1669–1699.
- Escribano R, Hidalgo P, Fuentes M, Donoso K (2012) Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Prog Oceanogr* 97–100:174–186.
- Fan Y, Lin SJ, Griffies SM, Hemer MA (2014) Simulated global swell and wind-sea climate and their responses to anthropogenic climate change at the end of the twenty-first century. *J Clim* 27:3516–3536.

- Friedman JR, Condon NE, Drazen JC (2012) Gill surface area and metabolic enzyme activities of demersal fishes associated with the oxygen minimum zone off California. *Limnol Oceanogr* 57:1701–1710.
- Gattuso JP, Magnan A, Billé R, Cheung WWL, Howes EL, Joos F, Allemand D, Bopp L, Cooley SR, Eakin CM, Hoegh-Guldberg O, Kelly RP, Pörtner HO, Rogers AD, Baxter JM, Laffoley D, Osborn D, Rankovic A, Rochette J, Sumaila UR, Treyer S, Turley C (2015) Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO<sub>2</sub> emissions scenarios. *Science* (1979) 349.
- Glantz, M. (1996). *Corrientes de Cambio: El Impacto de “El Niño” sobre el Clima y la Sociedad*. Cambridge University Press, Cambridge, 141 pp.
- Grantham BA, Chan F, Nielsen KJ, Fox DS, Barth JA, Huyer A, Lubchenco J, Menge BA (2004) Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature* 2004 429:6993 429:749–754.
- Hernández A, Tapia FJ (2021) Connecting spatial structure in subtidal benthic communities with temporal variability in bottom temperature and dissolved oxygen along an upwelling coast. *Estuar Coast Shelf Sci* 250.
- Hernández A, Tapia FJ, Saldías GS, Quiñones RA (2021) Coastal geomorphology and oceanographic features shape subtidal benthic communities in management areas of central Chile. *Aquat Conserv* 31:126–138.
- Hernández-Miranda E, Quiñones RA, Aedo G, Díaz-Cabrera E, Cisterna J (2012) The impact of a strong natural hypoxic event on the toadfish *Aphos porosus* in Coliumo Bay, south-central Chile. *Rev Biol Mar Oceanogr* 47:475–487.
- Hersbach H, Bell B, Berrisford P, Hirahara S, Horányi A, Muñoz-Sabater J, Nicolas J, Peubey C, Radu R, Schepers D, Simmons A, Soci C, Abdalla S, Abellan X, Balsamo G, Bechtold P, Biavati G, Bidlot J, Bonavita M, De Chiara



- G, Dahlgren P, Dee D, Diamantakis M, Dragani R, Flemming J, Forbes R, Fuentes M, Geer A, Haimberger L, Healy S, Hogan RJ, Hólm E, Janisková M, Keeley S, Laloyaux P, Lopez P, Lupu C, Radnoti G, de Rosnay P, Rozum I, Vamborg F, Villaume S, Thépaut JN (2020) The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 146:1999–2049.
- Hönisch B, Ridgwell A, Schmidt DN, Thomas E, Gibbs SJ, Sluijs A, Zeebe R, Kump L, Martindale RC, Greene SE, Kiessling W, Ries J, Zachos JC, Royer DL, Barker S, Marchitto TM, Moyer R, Pelejero C, Ziveri P, Foster GL, Williams B (2012) The geological record of ocean acidification. *Science* (1979) 335:1058–1063.
- Hormazabal S, Shaffer G, Letelier J, Ulloa O (2001) Local and remote forcing of sea surface temperature in the coastal upwelling system off Chile. *J Geophys Res Oceans* 106:16657–16671.
- IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.
- Jacob BG, Tapia FJ, Quiñones RA, Montes R, Sobarzo M, Schneider W, Daneri G, Morales CE, Montero P, González HE (2018) Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Prog Oceanogr* 168:196–209.
- Keeling RF, Körtzinger A, Gruber N (2010) Ocean deoxygenation in a warming world. *Ann Rev Mar Sci* 2:199–229.

- Ladah LB, Tapia FJ (2021) Internal wave intensity and angle of propagation modulate small-scale settlement patterns of intertidal barnacles during peak recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 678:81–93.
- Levin LA (2018) Manifestation, Drivers, and Emergence of Open Ocean Deoxygenation. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063359> 10:229–260.
- Levin LA, Ekau W, Gooday AJ, Jorissen F, Middelburg JJ, Naqvi SWA, Neira C, Rabalais NN, Zhang J (2009) Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences* 6:2063–2098.
- Limburg KE, Breitburg D, Swaney DP, Jacinto G (2020) Ocean Deoxygenation: A Primer. *One Earth* 2:24–29.
- Navarrete SA, Wieters EA, Broitman BR, Castilla JC (2005) Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:18046–18051.
- Nguyen H, Evans A, Lucas C, Smith I, Timbal B (2013) The hadley circulation in reanalyses: Climatology, variability, and Change. *J Clim* 26:3357–3376.
- Noone KJ. Managing ocean environments in a changing climate: sustainability and economic perspectives. First edition. Burlington, MA: Elsevier; 2013.
- Núñez-Acuña G, Tapia FJ, Haye PA, Gallardo-Escárate C (2012) Gene expression analysis in *Mytilus chilensis* populations reveals local patterns associated with ocean environmental conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 420–421:56–64.
- Previdi M, Liepert BG (2007) Annular modes and Hadley cell expansion under global warming. *Geophys Res Lett* 34.
- Retamal MA, Santa Cruz F (2018) The larval development from prezoaea to megalopa and juvenile stages of *Allopetrolisthes punctatus* (Guérin, 1835) (decapoda, anomura, porcellanidae). *Lat Am J Aquat Res* 46:820–824.

- Roman MR, Brandt SB, Houde ED, Pierson JJ (2019) Interactive effects of Hypoxia and temperature on coastal pelagic zooplankton and fish. *Front Mar Sci* 6:139.
- Santa Cruz F, Retamal MA (2018) Biology, distribution, and abundance of *Allopetrolisthes punctatus* (Guérin, 1835) (decapoda, anomura, porcellanidae), in the rocky subtidal of chome, central Chile. *Lat Am J Aquat Res* 46:383–391.
- Schneider W, Donoso D, Garcés-Vargas J, Escribano R (2017) Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Prog Oceanogr* 151:38–48.
- Semenza GL (1998) Hypoxia-inducible factor 1: master regulator of O<sub>2</sub> homeostasis. *Curr Opin Genet Dev* 8:588–594.
- Smith, R., 1968. Upwelling. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6: 11-46.
- Sobarzo M, Saldías GS, Tapia FJ, Bravo L, Moffat C, Largier JL (2016) On subsurface cooling associated with the Biobio River Canyon (Chile). *J Geophys Res Oceans* 121:4568–4584.
- Strub, P.T., Mesias, J., Montecino, B.V., Rutllant, J.A., Marchant, S.S., 1998. 1998. Coastal Ocean circulation off western South America. In: Robinson, A.R., Brink, K.H. (Eds.), *The Sea*, Vol. 11. John Wiley, New York, pp. 273–314.
- Tapia FJ, Gallardo-Escárate C (2015) Spatio-temporal transcriptome analysis in the marine snail *Tegula atra* along central-northern Chile (28-31°S). *Mar Genomics* 23:61–65.
- Tapia FJ, Largier JL, Castillo M, Wieters EA, Navarrete SA (2014) Latitudinal Discontinuity in Thermal Conditions along the Nearshore of Central-Northern Chile. *PLoS One* 9:e110841.

- Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:15452–15457.
- Vera (2015). Efecto de la exposición prolongada a bajas concentraciones de oxígeno en el metabolismo de estadios tempranos de *Lithodes santolla* (Molina, 1782). Tesis para optar al título de Ingeniero en Acuicultura. Universidad Austral de Chile. 39pp.
- Viviani CA, Hiller A, Werding B (2010) Swarming in open Space in the Rocky intertidal: A new population-Settlement strategy in the eastern pacific porcellanid crab, *Allopetrolisthes punctatus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Crustaceana* 83:435–442.
- Walter RK, Woodson CB, Leary PR, Monismith SG (2014) Connecting wind-driven upwelling and offshore stratification to nearshore internal bores and oxygen variability. *J Geophys Res Oceans* 119:3517–3534.
- Weidberg, N., Ospina-Alvarez, A., Bonicelli, J., Barahona, M., Aiken, C. M., Broitman, B. R., & Navarrete, S. A. (2020). Spatial shifts in productivity of the coastal ocean over the past two decades induced by migration of the Pacific Anticyclone and Bakun's effect in the Humboldt Upwelling Ecosystem. *Global and Planetary Change*, 193(June), 103259.
- Wong Z, Saldías GS, Largier JL, Strub PT, Sobarzo M (2021) Surface Thermal Structure and Variability of Upwelling Shadows in the Gulf of Arauco, Chile. *J Geophys Res Oceans* 126:e2020JC016194.
- Zunguza A, Montes RM, Cubillos LA, Quiñones RA (2022) River Runoff as a Major Driver of Anchovy (*Engraulis ringens*) Recruitment but Not of Common Sardine (*Strangomera bentincki*) in Central-South Chile. *Front Mar Sci* 9:22.