



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Efectos de la variabilidad diurna-nocturna de pH y oxígeno sobre el metabolismo de *Taliepus dentatus* durante eventos de surgencia en el Golfo de Arauco.

Seminario de Título presentado a la
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Para optar al título de Bióloga

Karen Lucila Garcés Contreras

Concepción, Abril de 2023



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Ciencias ambientales ..(¿), Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.



Prof. Guía

Dr. Cristian Vargas Gálvez

Prof. Evaluadores

Dr. L. Antonio Cuevas

Dr. Mauricio Urbina

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción, abril de 2023

AGRADECIMIENTOS

Existe una lista interminable de personas a quienes agradecer, sin embargo, quienes se llevan gran parte de este logro es, por supuesto mi familia, en especial mi hija Amanda, quien no solo me apoyó en todo sentido en este periodo de tesis, si no, que también me acompañó durante todo mi periodo académico y ha sido mi motivación para llegar a esta instancia y no rendirme en el proceso. A mi profesor guía por permitirme entrar en un campo desconocido y entregarme las herramientas para el aprendizaje. Al equipo presente durante las sesiones de experimentos y a todas esas personas de diferentes disciplinas que dedicaron un tiempo para colaborar con este objetivo. Agradezco además, el financiamiento del Proyecto FONDECYT 1210171 que permitió realizar las actividades experimentales y de terreno de este estudio, y el financiamiento del Instituto Milenio de Socio-Ecología Costera (SECOS) ANID – Código ICN2019_015, el cual me otorgó una beca de pregrado durante la realización de esta tesis.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
INDICE.....	4
INDICE DE FIGURAS	6
INDICE DE TABLAS.....	8
RESUMEN	9
ABSTRACT	11
INTRODUCCION.....	13
<i>Variabilidad de ecosistemas costeros.....</i>	<i>13</i>
<i>Efectos de la variabilidad ambiental en invertebrados marinos.....</i>	<i>15</i>
<i>Modelo de estudio: El cangrejo submareal Taliepus dentatus (Milne Edwards, 1834)</i>	<i>18</i>
HIPÓTESIS	21
<i>Hipótesis de trabajo:</i>	<i>21</i>
<i>Hipótesis I:</i>	<i>21</i>
<i>Hipótesis II:</i>	<i>21</i>
OBJETIVOS.....	22
<i>Objetivo general:</i>	<i>22</i>
<i>Objetivos específicos</i>	<i>22</i>
METODOLOGÍA.....	23
<i>Área de estudio</i>	<i>23</i>
<i>Monitoreo de Variabilidad del pH y Oxígeno disuelto</i>	<i>23</i>
<i>Recolección de muestras</i>	<i>26</i>

<i>Diseño experimental para simular ciclos día - noche</i>	26
<i>Manipulación experimental del agua de mar para cada tratamiento/ciclo</i>	28
<i>Estimación de tasas metabólicas</i>	29
RESULTADOS	31
<i>Variabilidad en ciclos diurnos-nocturnos en condiciones de surgencia y relajación.</i>	31
<i>Tasa metabólica y pH en hemolinfa</i>	39
DISCUSION.....	43
CONCLUSION	47
BIBLIOGRAFIA	48

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Mapa de localización de área de estudio. Se señala el Golfo de Arauco y los sitios: Laraquete; Chome (fuente Arcgis).....	24
Figura 2.	Esquema del set up general del diseño experimental. Incluye: 0. Aclimatación; 1. Preparación del agua de los tratamientos; 2. Exposición de los organismos a los tratamientos; y 3. Mediciones finales (respirometría, extracción de hemolinfa, muestras de DIC, pH total y AT).....	29
Figura 3.	Representación gráfica del Índice de Surgencia (UI). (A) Chome. (B) Laraquete. Desde diciembre, 2021 hasta agosto, 2022. Los valores positivos indican surgencia costera y los valores negativos indican relajación.	31
Figura 4.	Serie de tiempo de todo el periodo de registro en ambas localidades. A) Laraquete, B) Chome. En color verde la temperatura (°C) , en color azul el oxígeno disuelto (mg/L-1) y en color rojo el pH. El periodo abarcó desde diciembre, 2021 hasta septiembre, 2022.....	32
Figura 5.	Serie de tiempo acotada con selección de datos desde enero a marzo del 2022.El panel superior (A) corresponde a Laraquete y el panel inferior (B) corresponde a Chome. Las variables ambientales se muestran en colores: verde temperatura; azul oxígeno disuelto.....	33
Figura 6.	Análisis de serie de tiempo de las variables ambientales: Temperatura (verde), oxígeno disuelto (azul) y pH (rojo) para el sitio Laraquete. Los paneles en la izquierda representan gráficamente los eventos de relajación (A), y evento de surgencia (B), en escala diurna-nocturna. El achurado gris corresponde a las horas de la noche. Los paneles de la derecha representan la frecuencia porcentual de cada variable. c) y d) corresponden a ciclo día y noche (achurado gris) respectivamente de la condición relajación. e) y f) corresponden al evento de surgencia.....	34

Figura 7. Análisis de serie de tiempo de las variables ambientales: Temperatura (verde), oxígeno disuelto (azul) y pH (rojo) para el sitio Chome. Los paneles en la izquierda representan gráficamente los eventos de relajación (A), y evento de surgencia (B). Los paneles de la derecha representan la frecuencia porcentual de cada variable. c) y d) corresponden a ciclo día y noche (achurado gris) respectivamente de la condición relajación. e) y f) corresponden al evento de surgencia. 37

Figura 8. Tasas metabólicas y pH en la hemolinfa con sus respectivas desviación estándar. A) y B) corresponde a Laraquete. C) y D) corresponde a Chome. En color azul la condición de relajación y en color celeste la condición de surgencia, en ciclos día 1, noche (achurado gris) y día 2. Los paneles con pH en hemolinfa incluyen los niveles de oxígeno disuelto (cuadrado verde) y de pH (circulo calipso) en cada tratamiento (ciclo día/noche). 41

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Rango, amplitud y desviación estándar de las variables en estudio: A) Temperatura (°C); B) Oxígeno disuelto(mg L-1); C) pH, en el ciclo día-noche para la condición: 2.1 Relajación y 2.2 Surgencia. Correspondiente a Laraquete	35
Tabla 2. Rango, amplitud y desviación estándar de las variables en estudio: A) Temperatura (°C); B) Oxígeno disuelto(mg L-1); C) pH, en el ciclo día-noche para la condición: 2.1 Relajación y 2.2 Surgencia. Correspondiente a Chome	38
Tabla 3. Valores promedio de las variables: A) Temperatura; B) Oxígeno disuelto y C) pH, en los ciclos día y noche de las condiciones Relajación y Surgencia para cada sitio. 3.1 Laraquete y 3.2 Chome	39
Tabla 4. Promedios y desviación estándar de la tasa metabólica (TM) y pH en la hemolinfa de <i>Taliepues dentatus</i> en los ciclos día, noche y réplica del día 1 de las condiciones relajación y surgencia. A) Laraquete, B) Chome.	42

RESUMEN

Los ecosistemas costeros experimentan una importante variabilidad a distintas escalas espacio-temporales. Se prevé que como resultado del incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero, como el dióxido de carbono (CO_2), se generen cambios en diferentes forzantes climáticas (e.g precipitaciones, viento), las cuales determinan cambios en la frecuencia e intensidad de eventos como la surgencia costera, la cual a su vez podría modificar los regímenes de variabilidad de la temperatura, oxígeno disuelto (O_2), la presión parcial de CO_2 ($p\text{CO}_2$), y esto último en el pH de agua del océano. Dichos cambios constituyen un importante desafío, desde el punto de vista fisiológico, a los organismos que habitan estos sistemas costeros. Se desconoce como algunos organismos invertebrados marinos podrían regular su fisiología frente a esta variabilidad natural de O_2/pH a escalas temporales cortas (horas/días), cuáles son las consecuencias que podría tener la exposición prolongada a estas condiciones de bajo O_2 /bajo pH. Basándose en información oceanográfica obtenida a partir de la instalación de loggers en el Golfo de Arauco, se determinó cual es el régimen de variabilidad diurna/nocturna de O_2 y pH durante eventos de surgencia y relajación; y cómo estos ciclos modulan el metabolismo del cangrejo submareal *Taliepus dentatus*, habitante de la zona submareal del Golfo de Arauco. Basado en la información colectada por estos loggers, en el laboratorio se simularon los ciclos día/noche de O_2/pH durante eventos típicos de “relajación” y surgencia costera en dos sitios del Golfo de Arauco; Laraquete y Chome. Individuos de *T. dentatus* de ambas poblaciones fueron expuestos durante ciclos día/noche cada 6-7 horas, para posteriormente medir su tasa metabólica y el pH en la hemolinfa de cada individuo. Los valores promedio de cada condición, fueron: “relajación” (Día = 8.0 pH; 8.4 $\text{mgO}_2\text{L}^{-1}$ y Noche = 7.8 pH; 5.5 $\text{mgO}_2\text{L}^{-1}$) y “surgencia” (Día = 7.5 pH; 5.0 $\text{mgO}_2\text{L}^{-1}$ y Noche = 7.5 pH; 1.3 $\text{mg O}_2\text{L}^{-1}$). Los resultados mostraron tasas metabólicas de *T. dentatus* que fluctuaron entre 2.5 y 4.6 ($\mu\text{mol O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$) y evidenciando una disminución en promedio, de cerca de un 29% en el ciclo de noche con respecto al día y un 43% durante eventos de surgencia. El pH en la hemolinfa se observa variable en relajación (aumenta por las noches). Mientras que en surgencia esta variación se ve disminuida. Esto

sugiere que el metabolismo de esta especie se ve afectado durante dichas condiciones; sin embargo mecanismos de regulación podrían permitirle regular el pH de sus fluidos corporales frente a la variación ambiental .Se discute el potencial impacto que podría tener la exposición prolongada a dichas condiciones para esta especie.

Palabras claves: Surgencia, *Taliepus dentatus*, Golfo de Arauco.

ABSTRACT

Coastal ecosystems experience significant variability at different space-time scales. It is expected that as a result of the increase in greenhouse gas emissions, such as carbon dioxide (CO₂), changes in different climatic forcing (e.g. precipitation, wind), which determine changes in the frequency and intensity of events such as coastal upwelling, which in turn could modify the variability regimes of temperature, dissolved oxygen (O₂), the partial pressure of CO₂ (pCO₂), and the latter in the pH of ocean water. Such changes constitute an important challenge, from a physiological point of view, to the organisms that inhabit these coastal systems. It is unknown how some marine invertebrate organisms might regulate their physiology in the face of this natural O₂/pH variability on short time scales (hours/days), what the consequences of prolonged exposure to these low O₂/low pH conditions might be. Based on oceanographic information obtained from the installation of loggers in the Gulf of Arauco, we determined the regime of diurnal/nocturnal variability of O₂ and pH during upwelling and relaxation events, and how these cycles modulate the metabolism of the subtidal crab *Taliepus dentatus*, an inhabitant of the subtidal zone of the Gulf of Arauco. Based on the information collected by these loggers, day/night O₂/pH cycles were simulated in the laboratory during typical "relaxation" and coastal upwelling events at two sites in the Gulf of Arauco; Laraquete and Chome. Individuals of *T. dentatus* from both populations were exposed to day/night cycles every 6-7 hours and their metabolic rate and pH in the hemolymph of each individual were measured. The average values for each condition were: "non upwelling" (Day = 8.0 pH; 8.4 mgO₂L⁻¹ and Night = 7.8 pH; 5.5 mgO₂L⁻¹) and "upwelling" (Day = 7.5 pH; 5.0 mgO₂L⁻¹ and Night = 7.5 pH; 1.3 mg O₂L⁻¹). The results showed metabolic rates of *T. dentatus* fluctuating between 2.5 and 4.6 (μmol O₂g⁻¹h⁻¹) and evidencing a decrease, on average, of about 29% in the night cycle with respect to day and 43% during emergence events. The pH in the hemolymph is observed to vary during relaxation (increases at night). While in upwelling, this variation is decreased. This suggests that the metabolism of this species is affected during such conditions; however, regulatory mechanisms may allow it to regulate the pH of its body fluids in the face of environmental

variation. The potential impact that prolonged exposure to such conditions could have on this species is discussed.

Keywords: Upwelling, *Taliepus dentatus*, Gulf of Arauco

INTRODUCCION

Variabilidad de ecosistemas costeros

Los ecosistemas costeros se caracterizan por una alta variabilidad espacial y temporal como resultado de diferentes forzantes, tanto bióticos como abióticos que están interactuando constantemente en él, incluyendo forzantes antropogénicas, como el cambio climático y el cambio global (i.e. cambio de uso de suelo, contaminación, entre otros), que resultan en su conjunto, en diferentes regímenes de variabilidad, que van desde cm/minutos, hasta décadas y cientos de kilómetros. Por ejemplo, existen fluctuaciones que tienen periodicidades que van desde el orden de los segundos (ondas superficiales), a minutos (ondas internas en estratificación), horas (ciclos diurnos, mareas, oscilaciones inerciales), días (variabilidad forzada por tormentas, inestabilidades hidrodinámicas, remolinos de mesoescala), meses (ondas planetarias, ciclo estacional), años (El Niño, variabilidad a escala de giro), décadas (escala de giro, vuelco meridional), e incluso periodos más extensos de tiempo (forzamiento antropogénico – cambio climático) (Cronin *et al.*, 2012).

Dentro de este rango de escalas de variabilidad temporal oceánica, se incluye la variabilidad de alta frecuencia asociada a ciclos diurnos/nocturnos. La escala diurna-nocturna se refiere a procesos físicos, químicos y biológicos que se producen en un ciclo de 24 horas. Esta variabilidad a escala diurna/nocturna está influenciada por diferentes factores, tales como la radiación solar, la temperatura, las corrientes oceánicas, las mareas, pero también por procesos biológicos, como el propio metabolismo de los organismos presentes, cuya actividad puede modificar y generar fluctuaciones en las variables ambientales, tales como la presión parcial de dióxido de carbono (pCO_2), el pH del agua de mar, y contenido de oxígeno disuelto (O_2) a lo largo del día (Sibiger & Sorte, 2018; Wolfe *et al.*, 2020). Un clásico ejemplo, es cómo los procesos de fotosíntesis y respiración de las algas, pueden generar fluctuaciones diurnas-nocturnas en el oxígeno disuelto, la pCO_2 , y en consecuencia el pH. Durante el día, la radiación solar impulsa la fotosíntesis y la producción primaria, dando lugar a un aumento de los niveles de oxígeno y pH en la columna de agua. Por la

noche, predomina el proceso de respiración de los organismos marinos, consumiéndose el oxígeno y acumulándose el CO₂, lo que provoca una descenso de los niveles de O₂ disuelto y pH (Hurd *et al.*, 2011). El mejor modelo para evaluar la influencia biológica en estos ciclos viene de estudios que han monitoreado la dinámica del pH y O₂ dentro de bosques de macroalgas o “huirós”. Algunos estudios han comparado las condiciones a dentro y fuera de bosques de algas, demostrando que la actividad biológica causa una mayor variabilidad en el pH dentro del bosque de algas, lo que provoca un impacto en el pH y O₂ locales, particularmente cerca de la superficie, donde la productividad es más alta (Cornwall *et al.*, 2013; Frieder *et al.*, 2012; Hoshijima & Hofmann, 2019; Koweek *et al.*, 2017; Pfister *et al.*, 2019). En este sentido, la estructura comunitaria define en gran parte la magnitud y dinámica de las fluctuaciones de oxígeno y sistema de carbonato en estos sistemas (Sibiger & Sorte, 2018).

Sin embargo, la regularidad en magnitud, y amplitud de estos ciclos día y noche, puede verse también modificada por procesos de mayor escala espacio-temporal (kilómetros-días), como los eventos de afloramientos o surgencias costeras. La surgencia costera es un proceso natural que se produce por acción de vientos que soplan paralelos a la costa en dirección hacia el norte, generando un arrastre en la capa superficial de agua (Smith, 1968; 1995), esto trae como consecuencia el ascenso de aguas subsuperficiales, bajas en temperatura, bajo pH, con bajo contenido de O₂ disuelto, pero muy ricas en nutrientes, (Glantz, 1996; Voituriez & Jacques, 2000). Este fenómeno constituye así, uno de los procesos oceanográficos dominantes en la generación de variabilidad a la escala de días/semanas en la biogeoquímica de la zona costera, lo que en conjunto con el aporte fluvial, carga de nutrientes, mayor productividad biológica provocan niveles de pCO₂ generalmente más altos y variables (Falciatore, 2000; Helmuth *et al.*, 2010; Koehl & Hadfield, 2010; Litchman, 2000; Powell & Okubo, 1994; Song, 2007), lo que puede afectar negativamente a las comunidades costeras. Paralelo a los cambios químicos (i.e. oxígeno y sistema de carbonato) forzados por estos procesos oceanográficos, otros procesos locales, como la contaminación por nutrientes, pueden llevar también a un aumento de la producción primaria y la respiración microbiana, lo cual puede generar de forma sinérgica procesos de acidificación local (bajo pH/alto pCO₂)

y consumo de oxígeno disuelto, lo que lleva a su disminución en estos hábitats costeros (IPCC, 2007; Wootton *et al.*, 2008).

Efectos de la variabilidad ambiental en invertebrados marinos

La mayoría de las especies marinas pasan toda o parte de su vida en entornos costeros o neríticos (Wing & Patterson, 1993). Particularmente los hábitats costeros experimentan fuertes fluctuaciones de los niveles de temperatura, salinidad, O₂ y pCO₂ a múltiples escalas temporales (Boyd *et al.*, 2016; Pansch & Hiebenthal, 2019). Esta variabilidad puede ser provocada por la actividad biológica, la radiación solar, las mareas, las olas y además los procesos regionales (El Niño, ENSO, Oscilación del Sur) y globales, los cuales añaden variabilidad estacional, interanual e interdecenal a los ecosistemas costeros (Boyd *et al.*, 2016; Chi *et al.*, 2019; Gutiérrez *et al.*, 2011). Además, los procesos como la surgencia costera, son generadores a su vez de una gran variabilidad en los niveles de temperatura, O₂ y pH en escalas de tiempo cortas y tiene un gran impacto en los organismos que habitan estos ecosistemas y que son vulnerables a estos cambios (Lagos *et al.*, 2008; Ramajo *et al.*, 2019). Si bien los organismos costeros están adaptados a vivir en estos entornos dinámicos y variables, y pueden ser capaces de tolerar una amplia gama de condiciones, los cambios bruscos en las condiciones ambientales puede tener un impacto significativo en su fisiología, provocando cambios en sus tasas metabólicas (respiración), tasas de crecimiento, el éxito reproductivo y la supervivencia (Pansch *et al.*, 2022). Es por esto, que los organismos bentónicos asociados a una región de afloramiento están expuestos a una variedad de regímenes contrastantes de hipoxia, bajo pH y bajas temperaturas cercanas al fondo del mar (Hernández & Tapia, 2021). Estos regímenes de variabilidad de pH y oxígeno disuelto pueden conllevar muchos desafíos fisiológicos para los organismos bentónicos, especialmente para las especies sésiles que no pueden escapar rápidamente de la exposición a dichos cambios (Grantham *et al.*, 2004; Hernández-Miranda *et al.*, 2012; Thiel *et al.*, 2007;). En el caso de la hipoxia, esta puede tener efectos directos e indirectos en el funcionamiento y la supervivencia de los organismos, aunque la vulnerabilidad a la falta de

oxígeno varía mucho entre los organismos marinos (Díaz & Rosenberg, 1995; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008).

En la mayoría de los grandes ecosistemas de afloramiento, como el Sistema de la Corriente de Humboldt, la temperatura de la superficie del mar se ha estado enfriando durante las últimas dos décadas como resultado del aumento de la intensidad y la expansión hacia el polo de los vientos asociados al Anticiclón del Pacífico Sur (Schneider *et al.*, 2017; Aguirre *et al.*, 2018). Estos cambios en los vientos favorables a surgencia podrían aumentar la ocurrencia de eventos hipóxicos en la costa (Aiken *et al.*, 2011; Breitburg *et al.*, 2018), desafiando aún más a las especies marinas costeras. Además, la introducción circunstancial de condiciones hipóxicas y anóxicas en aguas costeras poco profundas cerca de la costa (Grantham *et al.*, 2004), puede aumentar como resultado de las forzantes de cambio global, como la eutroficación (Schneider *et al.*, 2017). Por lo tanto, una intensificación de la hipoxia cerca de la costa, en asociación con la intensificación de la surgencia costera (García-Reyes *et al.*, 2015), podría inducir cambios en el comportamiento o la fisiología de algunas especies bentónicas, llegando incluso a ser perjudicial para el crecimiento, reproducción y supervivencia, influenciando en gran medida la estructura local de las comunidades bentónicas (Riedel *et al.*, 2014; Wu, 2002). Sin embargo, las respuestas conductuales y fisiológicas de los individuos se producen principalmente a pequeñas escalas (Koehl & Hadfield, 2010; Wing & Patterson, 1993), tal como ocurre con la regulación del pH del medio interno y el intercambio de gases, que son dos procesos paralelos que permiten abastecer la demanda de oxígeno liberando CO₂ al medio como producto del metabolismo aeróbico. Muchos organismos litorales pueden ser clasificados como oxi-reguladores por mantener un rango constante en la obtención de oxígeno, a pesar de la reducción de este del medio (i.e. obviamente dentro de un rango). En los crustáceos y peces se relaciona la toma de oxígeno con el incremento de la tasa de ventilación y el porcentaje de utilización del oxígeno en la cámara branquial, una alta afinidad de unión entre la sangre y el oxígeno y una mayor capacidad de ventilación y circulación (Childress & Seibel, 1998; Seibel, 2011). A pesar que la habilidad de sobrevivir a periodos de hipoxia extensos es común entre invertebrados marinos que habitan las zonas inter/submareal (Herreid, 1980; DeFur, 1988; McMahon, 1988; Grieshaber *et al.*, 1994; Burnett & Stickle, 2001) se ha registrado que los más sensibles

a las fluctuaciones de oxígeno en el ambiente, respecto a la tolerancia a la hipoxia son los teleósteos y crustáceos (Gray et al. 2002; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2002). Los crustáceos mantienen el metabolismo aeróbico, aumentando la ventilación a medida que disminuye el O₂. A niveles subcríticos de O₂, mejoran ligeramente la producción anaeróbica de ATP. Sin embargo, la tolerancia a la hipoxia está mediada principalmente por una supresión pronunciada del metabolismo aeróbico (~ 70%). Esta supresión metabólica se logra, principalmente, a través de la reducción de la síntesis de proteínas, que es un importante sumidero para la energía metabólica (Seibel *et al.*, 2018). Por lo tanto, una exposición a eventos de hipoxia requiere ajustes metabólicos. Por ejemplo, *Lithodes santolla* al ser expuestos a eventos de 10 días de hipoxia, presentaron una capacidad oxi-reguladora hasta un Pcrit de 4 mgO₂L⁻¹, experimentando a concentraciones menores una reducción de la respuesta inmune, oxihemocianina y proteínas en la hemolinfa (Paschke *et al.*, 2010). En general los crustáceos son sensibles a la hipoxia y/o anoxia (Vaquer-Sunyer y Duarte, 2008). Briffa & Elwood (2000) demostraron que los cangrejos cuando son expuestos a niveles bajo de concentración de oxígeno, se fatigan más rápido que los que están expuestos a concentraciones más altas. McMahon y Wilkens (1975) y McMahon, (2001), proponen que los crustáceos decápodos, en general, son oxi-reguladores capaces de mantener un metabolismo aeróbico constante hasta que se alcanzan los niveles críticos de oxígeno.

Las costas rocosas submareales de Chile dominadas por bosques de algas de *Macrocystis pirifera*, *Lessonia flavicans* y *L. nigrescens* están habitadas por el cangrejo submareal *Taliepus dentatus*, que tiene una extensa distribución, desde el centro de Perú (11,9°S) hasta la Patagonia chilena (51.0°S) (Fagetti & Campodonico, 1971). Estas macroalgas pueden contener un mayor nivel de heterogeneidad espacial en términos del entorno de pH; se pueden formar gradientes verticales en el pH debido a la influencia de la fotosíntesis en la capa fótica. Tales gradientes pueden aumentar el riesgo de baja exposición al pH para las especies bentónicas mientras amortiguan las que se encuentran dentro del dosel superficial (Gretchen *et al.*, 2011). Así, para entender la respuesta de las especies a un entorno cambiante es necesario profundizar en el conocimiento de los efectos combinados de múltiples factores ambientales sobre el rendimiento fisiológico y reproductivo de los individuos (Lange &

Marshall, 2017) y la consiguiente capacidad de amortiguación, aclimatación y adaptación (Angilletta, 2009; Bozinovic & Pörtner, 2015; Somero, 2010).

Modelo de estudio: El cangrejo submareal Taliepus dentatus (Milne Edwards, 1834)

El cangrejo *Taliepus dentatus*, es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Majidae, conocido comúnmente como “panchote”. Se distribuye desde el Callao en Perú, hasta Puerto Bueno en Chile, incluyendo Islas San Félix y Juan Fernández (Retamal, 1969). Su rango batimétrico abarca desde la zona intermareal hasta 22 m (M. Edwards, 1834). Esta especie se encuentra vinculada a los bosques de algas y es capaz de alimentarse de algas laminariales (Manríquez & Cancino, 1991) y de carne (briozoos, mitílidos) (Manríquez & Cancino, 1991) en condiciones naturales. A medida que los ejemplares crecen se profundizan y es así como en sus primeras etapas los encontramos en la zona intermareal sobre *Gymnogongrus furcellatus*, cuando tienen entre tres y once meses de edad, para luego migrar hacia el submareal, porque *G. furcellatus* no les ofrece protección por el tamaño de las jaibas, y migran a partir de octubre a las praderas de *Macrocystis pyrifera*, especialmente abundantes en este tiempo que les ofrece mayor protección y alimento, y aunque *Taliepus dentatus* es omnívora, su principal alimento es el alga café (Retamal *et al.*, 2009). Por la presencia de la especie sobre dos estratos diferentes: inter y submareal debemos señalar que debido a la influencia en la densidad de los bancos de *M. pyrifera* durante el año, la población de *Taliepus dentatus* se ve también afectada y en la zona intermareal estaría regulada, de alguna manera, por el tamaño de *G. furcellatus* (Aracena, 1974). En Chile, es común encontrarlo en los ambientes submareales de la costa (Palma *et al.*, 2011), experimentando regímenes de temperatura muy diferentes (Baldanzi *et al.*, 2018) y exposición a condiciones hipóxicas (Levin *et al.*, 2009). Esta especie presenta un creciente interés comercial, siendo en la actualidad capturada principalmente por pescadores artesanales, por medio de trampas o por buceo, presentando un incremento en su desembarque en los últimos años (Arrizaga, 1992).

Basado en estos antecedentes, es que es relevante poder determinar el potencial de las especies costeras para adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes y los efectos de esta variabilidad en la dinámica de las comunidades costeras, la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Kordas *et al.*, 2011). Para ello es importante comprender cuál es el grado de plasticidad fisiológica que tienen estos crustáceos frente a la gran variabilidad temporal de O₂ y pH que experimentan en su hábitat, producto tanto del metabolismo local, como de forzantes exógenas como la surgencia costera, y cómo diferentes poblaciones difieren en capacidades de aclimatación para modificar sus tolerancias (Somero, 2010). Un enfoque beneficioso es diseñar experimentos controlados de las respuestas fisiológicas y los efectos directos e indirectos en las interacciones de las especies con el medio ambiente a través de la cuantificación de patrones espaciales y temporales de parámetros ambientales que probablemente impulsen patrones de estrés en el campo. En otras palabras, puede ser posible manipular señales ambientales complejas en categorías basadas en respuestas fisiológicas conocidas o sospechadas y utilizarlas como guías para una experimentación más controlada (Pearson & Dawson, 2003). Por lo tanto, medir el medio ambiente a medida que los organismos lo experimentan y responden a sus variaciones dentro de los parámetros basados en laboratorio proporcionará nuevos conocimientos para revelar el papel de la variabilidad ambiental en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Tecon *et al.*, 2019). Por ejemplo, Manríquez *et al* (2021) estudiaron la aclimatación a las condiciones de surgencia (variables v/s estables) del ectotermo marino *Achantopleura echinata* de dos poblaciones chilenas y demostraron que un entorno fluctuante aumenta la tolerancia térmica de *A. echinata*, sin embargo, esto conlleva un alto costo energético. Eaton *et al* (2022), utilizaron fluctuaciones térmicas para investigar el efecto de las olas de calor en *Lagodon rhomboides* y descubrieron que el estrés térmico inducía a plasticidad metabólica como respuesta a las anomalías térmicas. Actualmente, existen escasos registros y análisis posterior de cómo las comunidades marinas costeras se ven influenciadas por estas fluctuaciones de pH y O₂ a una escala diurna-nocturna, y como estas fluctuaciones en el ciclo diurno-nocturno se pueden modificar durante eventos activos de surgencia costera.

Basándose en lo anteriormente expuesto, algunas preguntas relevantes serían ¿Cómo la surgencia costera puede modificar los ciclos de variabilidad día/noche de pH y O₂ en un

sistema costero?, y ¿Cómo estos cambios en el pH y O₂ en escala diurna-nocturna afectan el metabolismo (i.e. respiración) de *Taliepus dentatus*?. En este trabajo de tesis se propone la hipótesis de que los eventos de surgencia costera pueden modificar significativamente la amplitud y rango de las fluctuaciones del ciclo día/noche de pH y O₂ disuelto en un ambiente submareal en el Golfo de Arauco, y en consecuencia, la modificación del ciclo día/noche de pH y O₂ (amplitud y rango) durante eventos de surgencia, puede afectar negativamente la fisiología (respiración, pH hemolinfa) de *T. dentatus*. Este estudio ayudará a proporcionar una base sólida para construir modelos más relevantes para predecir las consecuencias del cambio climático, o el cambio en los regímenes naturales de variabilidad sobre la dinámica poblacional, la biodiversidad, y los servicios que proporcionan.

HIPÓTESIS

Hipótesis de trabajo:

Hasta la fecha existen pocos antecedentes respecto a cómo procesos de mayor escala espacio/temporal, como la surgencia costera, pueden modificar los ciclos de menor escala, como es, la variabilidad diurna/nocturna de pH y O₂, así como la respuesta fisiológica de los organismos que se ven sometidos a dichas fluctuaciones. El “Panchote” (*T. dentatus*) habita la costa submareal del Golfo de Arauco, por lo que se ve enfrentado a los distintos regímenes de variabilidad a diferentes escalas, producidas tanto por la surgencia costera que se intensifica en primavera-verano, así como por los procesos biológicos que ocurren y cambian durante el día y la noche. Cuantificar el metabolismo de estos cangrejos nos ayudará a comprender cuál es la respuesta del animal a estas fluctuaciones y qué tan adaptado se encuentra a esta variabilidad. En el actual contexto al cambio climático, en que se prevé la intensificación de los fenómenos físicos naturales, entender las respuestas fisiológicas de los organismos marinos nos ayuda a enfrentarnos a un futuro escenario en las costas de Chile y el mundo que se ven enfrentados a estos fenómenos naturales y sus consecuencias a las poblaciones marinas. Considerando estos antecedentes se plantean las siguientes hipótesis:

Hipótesis I:

Los eventos de surgencia costera modifican la amplitud y rango de las fluctuaciones del ciclo día/noche de pH y O₂ disuelto en un ambiente submareal del Golfo de Arauco.

Hipótesis II:

La modificación del ciclo día/noche de pH y O₂ (amplitud y rango) durante eventos de surgencia, afecta negativamente la fisiología (e.i respiración, pH interno) de *T. dentatus* de dos diferentes poblaciones del Golfo de Arauco.

OBJETIVOS

Objetivo general:

1. Caracterizar la escala temporal de la variabilidad del pH y el O₂ en dos áreas geográficas a lo largo de un gradiente ambiental dentro del Golfo de Arauco, Chile Central.
2. Determinar experimentalmente el impacto actual del régimen de variabilidad natural de pH y O₂ en escala diurna-nocturna en los rasgos fisiológicos relacionados con la respiración (tasa metabólica y pH hemolinfa) en dos poblaciones del cangrejo submareal *Taliepus dentatus*.

Objetivos específicos

- 1.1 Caracterizar el régimen de variabilidad ambiental de pH y O₂ disuelto, a partir del registro de datos *in situ* obtenidos utilizando sensores oceanográficos localizados en área de estudio.
- 1.2 Analizar series temporales de las variables físicas (temperatura, pH, O₂ disuelto), en escala diurna-nocturna, estimando la influencia de los ciclos de surgencia y relajación, sobre la amplitud y duración de eventos de bajo pH y bajo O₂.
- 2.1 Cuantificar experimentalmente el metabolismo relacionado a la respiración del crustáceo submareal, *Taliepus dentatus* expuestos a ciclos de variabilidad día/noche en temperatura, pH y O₂, y replicando las condiciones de surgencia y relajación en estos ciclos día/noche.
- 2.2 Cuantificar experimentalmente el pH de la hemolinfa del crustáceo submareal, *Taliepus dentatus* expuestos a ciclos de variabilidad día/noche en temperatura, pH y O₂, y replicando las condiciones de surgencia y relajación en estos ciclos día/noche.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Este estudio contempla como área de estudio la zona costera centro-sur de Chile como laboratorio natural (**Figura 1**). El área de estudio comprende la zona submareal del Golfo de Arauco. Laraquete, ubicado en 37°09'S y 73°11'O y Chome, ubicado en 36°43'S y 73°08'O. El área costera frente a el Golfo de Arauco se encuentra bajo la influencia de vientos predominantes del norte en invierno y del sur-suroeste en primavera-verano, que inducen frecuentes e intensos eventos de surgencia costera (Arcos *et al.*, 1987; Peterson *et al.*, 1988; Sobarzo *et al.*, 1993). Estos eventos de surgencia costera son favorecidos por la topografía de la plataforma continental y la línea de la costa. Además, se ha caracterizado un área de “sombra de surgencia” al interior del golfo (Castro *et al.*, 2007; Landaeta & Castro, 2000; Letelier *et al.*, 2009). Por lo tanto, el área de estudio se caracteriza por presentar diferentes regímenes de variabilidad de pH/O₂, siendo reconocidas como zonas de alta significancia ecológica y considerada como una de las zonas costeras más productivas a nivel mundial (Hernández *et al.*, 2011). En Chome la surgencia costera tiene un impacto significativo en la productividad y biodiversidad de la región (Garreaud *et al.*, 2016; Gutierrez *et al.*, 2012)

Monitoreo de Variabilidad del pH y Oxígeno disuelto

Con el objetivo de caracterizar la variabilidad de alta frecuencia (horas) en el pH y O₂ disuelto en el submareal superior del área de estudio ($\pm 3 - 6$ mts), específicamente en Laraquete y Chome, se desplegaron una serie de sensores oceanográficos de medición continua. La temperatura de campo, el pH y régimen de variabilidad natural del O₂ disuelto se registraron con una combinación de un registrador de datos de pH y temperatura HOB0 MX2501 (ONSET®) y un registrador de oxígeno miniDOT (PME ®).



Figura 1. Mapa de localización de área de estudio. Se señala el Golfo de Arauco y los sitios: Laraquete; Chome (fuente Arcgis)

El registrador HOBO ofrece datos de alta resolución con una resolución moderada (0,01 pH) y una precisión $\pm 0,1$ unidades de pH. El miniDOT incorpora un sensor óptico, un sensor de temperatura y es un registrador de alta calidad con una precisión de $\pm 5\%$ y una temperatura de $\pm 0,1$ °C. En Laraquete el despliegue de sensores fue el 12 de diciembre de 2021. La recopilación y obtención de datos, así como la mantención de los sensores se realizó los meses de enero, abril, septiembre, diciembre. En Chome se realizó la instalación el 11 de enero de 2022, y la recopilación de datos y mantención de sensores fue en los meses de marzo, septiembre y diciembre.

Análisis de datos Oceanográficos y Estimación Índice de Surgencia

El análisis de datos se efectuó mediante el software MATLAB. Se obtuvieron series de tiempo para las variables, temperatura, oxígeno disuelto y pH de los datos obtenidos a partir de los registradores ubicados en las estaciones de muestreo. Se contó con total de nueve meses de datos de registro continuo *in situ* con frecuencia cada una hora.

La ocurrencia de eventos de surgencia y/o relajación a lo largo de la serie de tiempo fue determinada a partir de la estimación del Índice de Surgencia (IS). Para la estimación del índice de surgencia durante el período de este estudio, se obtuvo información de dirección y velocidad del viento a través del reanálisis de datos ERA5, accesibles a través de la plataforma Copernicus (DOI:10.24381/cds.f1705d7). Los datos de viento satelital se obtuvieron a 10 m de cada sitio de muestreo con fecha correspondiente a cada serie de tiempo de las variables temperatura, oxígeno disuelto y pH (En Laraquete desde diciembre, 2021 a agosto, 2022 y en Chome desde enero a agosto, 2022). Los análisis se ejecutaron en el software MATALAB. Se calculó el índice de surgencia de cada sitio siguiendo la metodología de Bakún (1973, 1975). Previamente, se calculó la componente norte del viento (U_y):

$$U_y = V \times \text{Cos}(\text{Rad}(\alpha + 180^\circ)) \quad (1)$$

Donde V representa el promedio diario de la velocidad del viento (m s^{-1}) y α es el ángulo que se forma desde el norte hasta la dirección desde donde viene el sentido del viento en sentido horario. El estrés del viento de la componente norte (τ_y) se determina de acuerdo a Silva y Valdenegro (2003) siguiendo:

$$\tau_y = \rho_a \times Cd_{10} \times U_y \times V \quad (2)$$

Donde ρ_a es la densidad del aire (1.22 kg m^{-3}), Cd_{10} corresponde al coeficiente de arrastre adimensional (0.0013), U_y es la componente norte del viento previamente calculada en (1) y V representa el promedio diario de la velocidad del viento. Finalmente, el índice de surgencia (IS) expresado en $\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$ se determina con la ecuación:

$$UI = \left(\frac{\tau_y}{\rho \times f} \right) \times 1000m \quad (3)$$

Donde τ_y (N m^{-2}) es el estrés del viento de la componente norte, ρ representa la densidad del océano (1025 kg m^{-3}) y f es el parámetro de Coriolis correspondiente a la latitud de cada sitio de estudio. Los valores positivos de IS indican vientos provenientes desde el sur hacia el norte (favorables a surgencia) y los valores negativos indican vientos que vienen desde el norte hacia el sur (favorables a hundimiento) (Bakún, 1973; 1975). A partir de estos valores se escogieron de tres a cinco periodos de eventos de relajación, como de surgencia de ambos sitios de estudio (Laraquete y Chome). Las condiciones promedio de temperatura, pH y O_2 disuelto durante cada ciclo día/noche, y los eventos de surgencia/relajación definidos fueron calculadas a partir del análisis de estas series de tiempo de información oceanográfica colectada en cada sitio (**Figura 1**), y fueron utilizadas posteriormente en el diseño experimental.

Recolección de muestras

La recolección de ejemplares de *Taliepus dentatus* (“Panchote”) se realizó en los sitios Laraquete y Chome, lo más cercano a la ubicación de los sensores. La recolección se realizó por buceo autónomo mediante mallas de recolección de jaibas. Se recogieron entre 70 a 100 individuos de cada localidad. Se seleccionaron hembras, por su tamaño pequeño en relación con el macho, para facilitar la manipulación al momento de la experimentación. Cabe mencionar que en ambas localidades los ejemplares venían en su mayoría ovígeras. Los individuos fueron trasladados al laboratorio para su mantención y aclimatación una semana previa a la experimentación.

Diseño experimental para simular ciclos día - noche.

Los individuos de *T. dentatus* recogidos desde cada sitio del área de estudio, se mantuvieron en condiciones de aclimatación durante 7 días en la Estación de Biología Marina de Dichato.

La distribución de los crustáceos se realizó en 2 bateas de 200 x 150 x 50 cm de largo, ancho y alto respectivamente, con 7 acuarios individuales de 10 L en cada batea. El agua de mar con la que se mantuvieron proviene directamente de la Bahía de Coliumo, la cual se extrae mediante una bomba y se almacena en un contenedor de 3000 L y llega mediante cañerías directo al laboratorio (agua de mar filtrada $< 1\mu\text{m}$). La oxigenación del agua se realizó mediante bombas de aire y fue distribuida con mangueras a cada acuario individual y la batea general.

Para el experimento se seleccionaron hembras con características similares en relación en lo que se refiere al tamaño/peso para la exposición a los tratamientos. Los individuos fueron separados, identificados, medidos y fueron mantenidos y aclimatados en acuarios individuales. El resto de los individuos quedaron distribuidos libremente en una batea de mayor tamaño, pero expuestos a las mismas condiciones de aclimatación. Durante la aclimatación de siete días, se alimentaron día por medio con una mezcla de macroalgas (*M. pyrifera*) (Cumillaf, 2010) y 1.5 gramos de *Choromytilus chorus* para cada individuo, realizando post-alimentación cambios de agua de mar para evitar la acumulación de materia orgánica. La última entrega de oferta de alimento se realizó 24 horas previas a la experimentación.

Al momento de la experimentación, se seleccionaron individuos, los cuales fueron traspasados a 16 acuarios de vidrio de 15 litros cada uno, los cuales fueron utilizados para la exposición a cada tratamiento de pH/O₂ considerado en el diseño experimental (**Figura 2**).

El diseño experimental consideró replicar un ciclo “día – noche – día”, durante tanto un evento de surgencia, como de relajación. Para definir los niveles de temperatura, pH y O₂ disuelto a utilizar, se utilizó la misma información registrada por los sensores/loggers oceanográficos (**Tabla 3**). Mediante estos valores se simuló cada condición en su respectivo ciclo para cada localidad.

Los experimentos se llevaron a cabo durante cuatro días por cada localidad. La primera condición a replicar fue la de relajación en el ciclo día, continuando con el ciclo noche, y finalmente un ciclo día nuevamente (Día 2). Se repitió la misma modalidad para la simulación

de la condición de surgencia (Día 3 y 4). La duración de la exposición a la condición de cada ciclo, tendió a simular la misma periodicidad que ocurre en el hábitat de la población, variando entre 6 a 7 horas.

Manipulación experimental del agua de mar para cada tratamiento/ciclo

Con el objeto de poder replicar las condiciones de temperatura, pH y O₂ que experimentan las poblaciones de *T. dentatus* durante un ciclo día/noche, tanto en surgencia como en relajación, se tuvo que manipular la química del agua de mar de forma experimental. Para cada tratamiento de condición y ciclo se dispuso de dos barricas de 200 L cada una con agua de mar filtrada < 1µm, donde fue controlado el pH y oxígeno disuelto. El pH se disminuyó inyectando CO₂ puro a las barricas mediante burbujeo hasta llegar al valor experimental correspondiente, controlado con equipo multiparámetro que mide pH NBS y un electrodo que mide el pH total más específico. Para alcanzar los niveles deseados de oxígeno disuelto, se hizo una inyección de N₂, el cual desplaza las moléculas de O₂ hasta llegar al valor experimental, siendo monitoreado con un sensor Vernier Optical DO Probe. La temperatura experimental se mantuvo controlada con un chiller conectado a las bateas de tratamientos. Una vez llegadas a los parámetros deseados correspondientes al tratamiento en el agua de mar contenida en las barricas, esta se traspasó hacia los acuarios experimentales de forma manual. La química del carbonato del agua se mantuvo controlada en cada condición/ciclo. Para ello, se recogió muestras de agua para estimar la alcalinidad total (AT) y el carbono inorgánico disuelto (DIC). Los resultados de las estimaciones de estos parámetros no fueron incluidos en los resultados de este estudio.

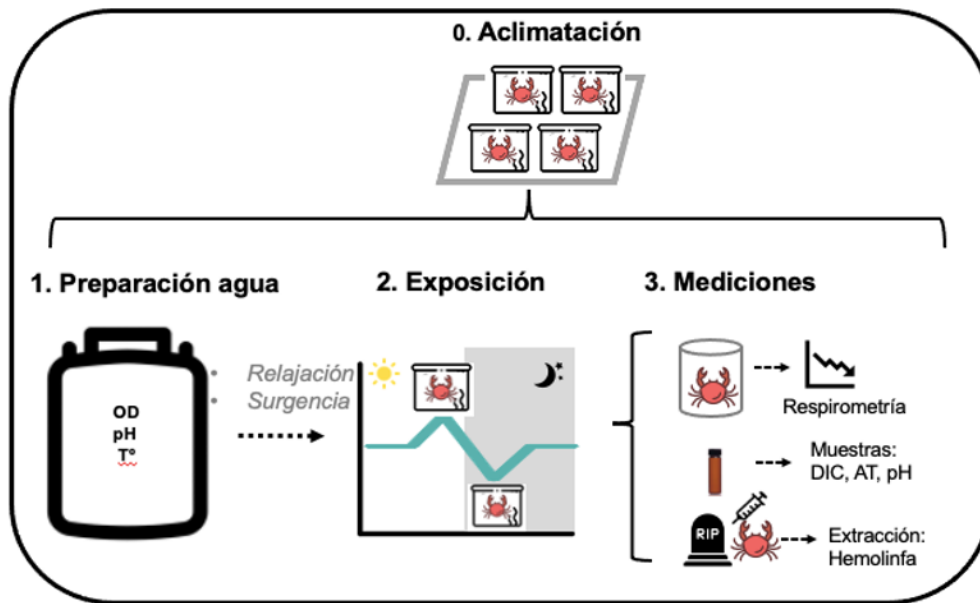


Figura 2. Esquema del set up general del diseño experimental. Incluye: 0. Aclimatación; 1. Preparación del agua de los tratamientos; 2. Exposición de los organismos a los tratamientos; y 3. Mediciones finales (respirometría, extracción de hemolinfa, muestras de DIC, pH total y AT)

Estimación de tasas metabólicas

Los individuos *T. dentatus* seleccionados (n = 12 por tratamiento) quedaron en exposición a las condiciones simuladas correspondiente a cada tratamiento durante 5 – 6 horas.

Una vez transcurrido el período de exposición, se midieron los índices fisiológicos relacionados con el metabolismo (respiración) y se tomaron muestras de hemolinfa para la medición de pH de los ejemplares de *T. dentatus*. Las tasas metabólicas (utilizando la captación de oxígeno como proxy) se midieron individualmente en una cámara respirométrica acrílica con un medidor de oxígeno de fibra óptica (OXI-4, Presens®) de acuerdo con Storch *et al* (2009, 2011). Con un total de n total = 32 individuos por sesión, n respirometría = 8; n hemolinfa = 24.

Finalmente, se aplicaron test estadísticos para determinar las diferencias tanto del O₂/pH, así como de las tasas metabólicas y pH en la hemolinfa. En primera instancia se aplicó el test de

Shapiro Wilk ($n < 20$) para determinar si existía distribución normal en las tasas metabólicas y el pH en la hemolinfa. Los datos de las tasas metabólicas y pH en hemolinfa cumplieron con el supuesto de normalidad. ($p = 0.3 > 0.05$ y $p = 0.1 > 0.05$, respectivamente). Posteriormente, se utilizó ANOVA de 2 vías, para varias muestras para determinar diferencias significativas entre ciclos (día – noche), entre condiciones (relajación – surgencia) y entre localidades (Laraquete – Chome). El nivel de significancia fue de 0.05. Si el valor p es menor a 0.05 se concluye que existe al menos alguna diferencia significativa.

RESULTADOS

Variabilidad en ciclos diurnos-nocturnos en condiciones de surgencia y relajación.

El índice de surgencia (IS) obtenido a partir del análisis de datos de viento, tanto para Chome, como para Laraquete (**Figura 3**) correspondió al periodo de las series tiempo obtenidas desde los sensores/loggers oceanográficos desplegados en cada sitio. El IS indica un predominio de valores positivos por sobre los negativos durante el periodo de medición. Los valores positivos del UI indican vientos favorables a surgencia y la presencia de esta, mientras que los valores negativos o cercanos a cero nos indican la presencia de vientos favorables a hundimiento correspondiente a periodos de relajación o “no surgencia” (Bakún, 1973; 1975). En ambos sitios (Laraquete, Chome) se observa un predominio de la surgencia costera durante casi todo el periodo de medición, observándose intensificada en la época de primavera-verano. Cabe mencionar que a pesar de que el IS entre ambas localidades es coincidente en cuanto a la estacionalidad, en Chome se observa una mayor magnitud con valores máximos que superan los $3000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, en comparación a Laraquete en que los valores no superan los $1500 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$.

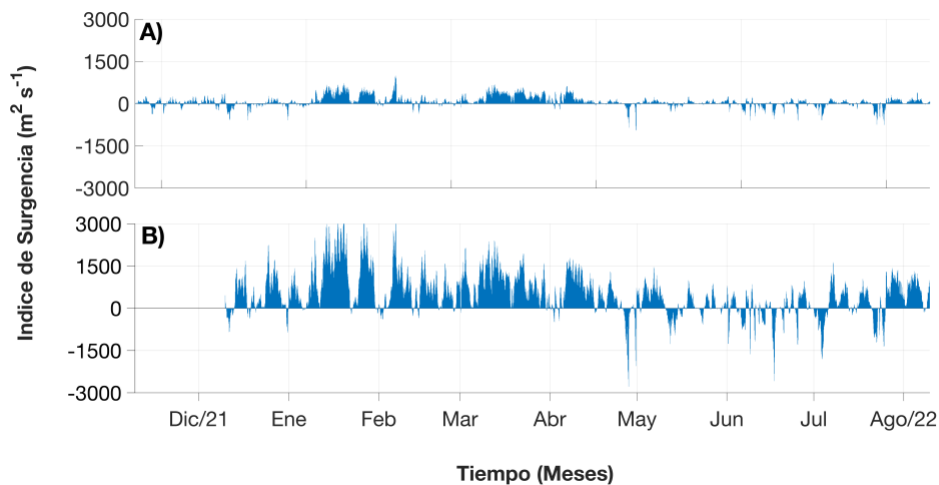


Figura 3. Representación gráfica del Índice de Surgencia (IS). (A) Laraquete. (B) Chome. Desde diciembre, 2021 hasta agosto, 2022. Los valores positivos indican surgencia costera y los valores negativos indican relajación.

El análisis de las series de tiempo de las variables temperatura, oxígeno disuelto y pH comprendió el periodo de diciembre, 2021 hasta septiembre, 2022 en Laraquete y desde enero, 2021 hasta agosto, 2022 en Chome (**Figura 4**). En la serie de tiempo de todos los datos analizados se observa una marcada variabilidad estacional. Durante la época de primavera-verano esta variabilidad se hace muy notoria con fluctuaciones de mayor amplitud, en comparación a la llegada de la época de otoño-invierno, en que las variables se vuelven menos fluctuantes, confirmándose el ciclo estacional y siendo coincidente con el índice de surgencia de cada sitio.

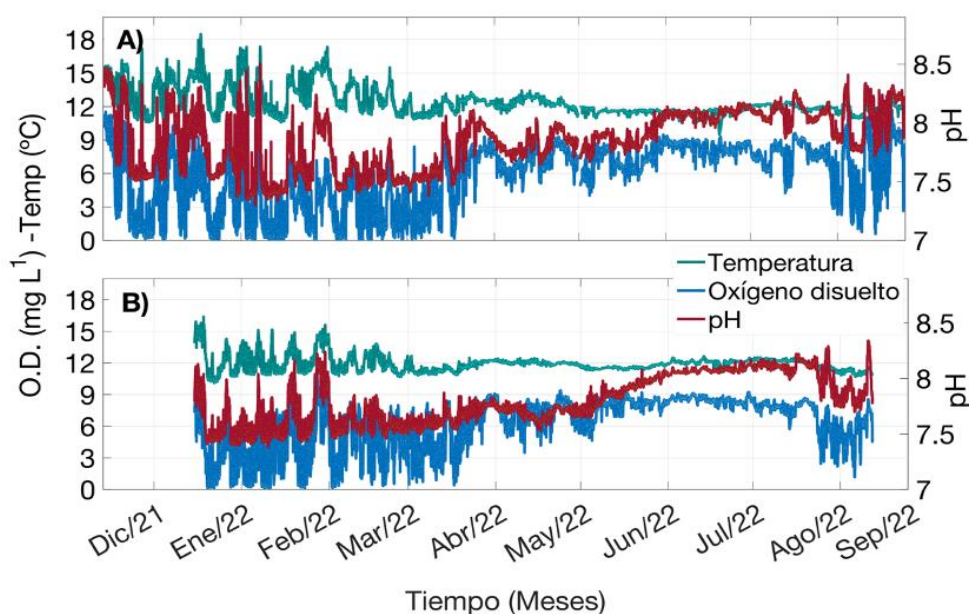


Figura 4. Serie de tiempo de todo el periodo de registro en ambas localidades. A) Laraquete, B) Chome. En color verde la temperatura (°C), en color azul el oxígeno disuelto (mg/L-1) y en color rojo el pH. El periodo abarcó desde diciembre, 2021 hasta septiembre, 2022.

Para este estudio, se escogió parte del periodo estival (i.e. Enero 2022 a Marzo 2022) (**Figura 5**). En base a, el IS obtenido para cada sitio se determinaron periodos de surgencia y relajación en Laraquete y Chome, analizados en ciclos diurnos nocturnos (**Figura 6 y Figura 7**). Ambas localidades (Laraquete, Chome) muestran un patrón muy similar, respecto a, las fluctuaciones de las variables (**Figura 6 y Figura 7**).

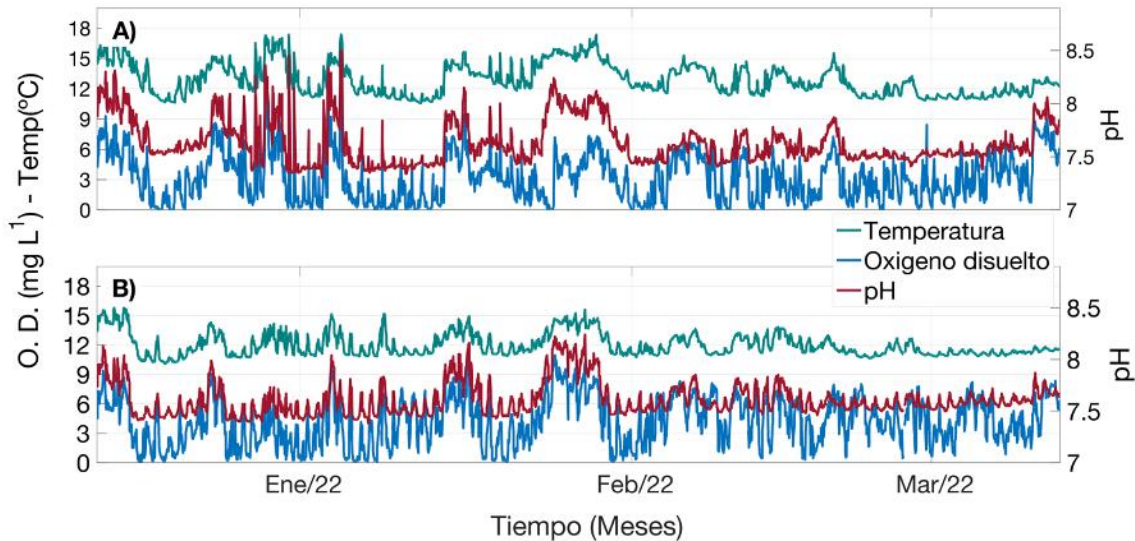


Figura 5. Serie de tiempo acotada con selección de datos desde enero a marzo del 2022. El panel superior (A) corresponde a Laraquete y el panel inferior (B) corresponde a Chome. Las variables ambientales se muestran en colores: verde temperatura; azul oxígeno disuelto.

Durante los períodos de *relajación de surgencia* es cuando se observa más claramente el ciclo diurno-nocturno de variabilidad ambiental, en temperatura, O₂ disuelto, y pH (**Figura 6 y Figura 7**). Durante las horas de día se alcanzan los valores más altos en cada una de estas variables, mientras que durante la noche esta disminuyen. En Laraquete, durante el periodo de relajación se evidencia particularmente el marcado ciclo diurno-nocturno (**Figura 6**). Específicamente, la temperatura durante los días esta condición fluctúa entre los 13 (± 0.8) y 15 (± 0.4) °C en promedio, tanto el día como la noche. Sin embargo, durante los eventos de *surgencia costera*, los niveles, de la temperatura, el O₂ disuelto y el pH disminuyen notoriamente en ambos ciclos (día y noche) en comparación al periodo de relajación (**Figura 6B y Figura 7B**).

La amplitud de las fluctuaciones de la temperatura son cercanas a 2 unidades para ambos ciclos (**Tabla 1. 1**). Esto se confirma en la **Figura 6c**, donde se observa la frecuencia porcentual de la temperatura para el ciclo día y noche, indicando que cerca del 50% radica

en valores de entre los 14 y 15 °C. Por lo tanto en promedio, la temperatura tanto para el ciclo de día como de noche en la condición de relajación es de 14 °C para Laraquete (**Tabla 3**).

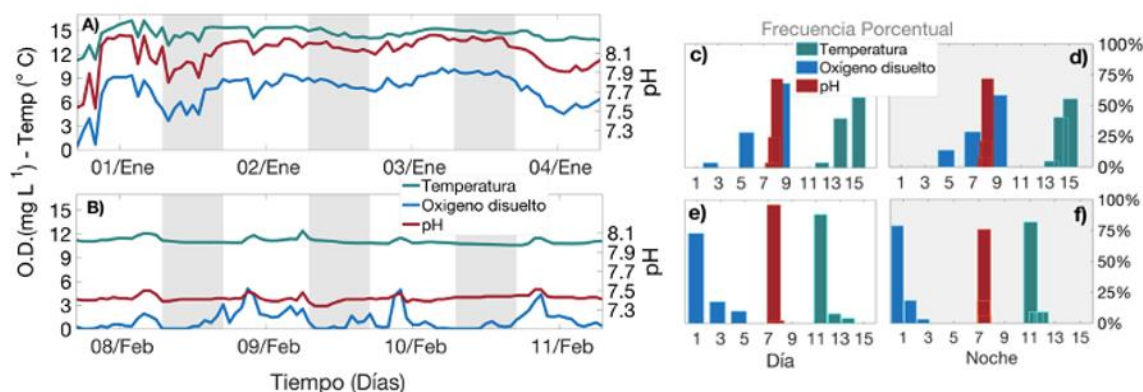


Figura 6. Análisis de serie de tiempo de las variables ambientales: Temperatura (verde), oxígeno disuelto (azul) y pH (rojo) para el sitio Laraquete. Los paneles en la izquierda representan gráficamente los eventos de relajación (A), y evento de surgencia (B), en escala diurna-nocturna. El achurado gris corresponde a las horas de la noche. Los paneles de la derecha representan la frecuencia porcentual de cada variable. c) y d) corresponden a ciclo día y noche (achurado gris) respectivamente de la condición relajación. e) y f) corresponden al evento de surgencia

El O₂ disuelto durante el día presenta un rango de valores desde los 5 (± 1.4) a 9.8 (± 0.9) mg L⁻¹, mientras que por la noche los niveles llegan a valores de entre los 3.8 (± 1.0) y 8.9 (± 1.8) mg L⁻¹. La amplitud de las fluctuaciones para ambos ciclos (día/noche) fue de 4 - 5 unidades (**Tabla 1**). La **Figura 6 c y d** indica que la frecuencia que predomina (75%) durante el día es de 9 a 10 mg L⁻¹, mientras que durante la noche alcanza los 9 mg L⁻¹, pero en menor porcentaje (menos del 50%). El promedio para el ciclo de día es de 9 (± 1.9) mg L⁻¹, mientras que en la noche los valores disminuyen en promedio a cerca de 5 (± 2.0) mgL⁻¹ (**Tabla 3**).

El pH muestra la misma ciclicidad día/noche durante el periodo de relajación al igual que las variables anteriores mencionadas (**Figura 6**). Durante el día el pH se observa en rangos de 7.9 (± 0.2) a 8.25(± 0.0), mientras que, durante la noche los niveles disminuyen entre los 7.8 (± 0.2) a 8.2 (± 0.0), manteniendo una amplitud similar en ambos ciclos de 0.35 (± 0.2)

unidades (**Tabla 1**). En promedio el pH en el día es de 8.0 (± 0.1) y por la noche es de 7.8 (± 0.2) (**Tabla 3**) en periodos de relajación

Tabla 1. Promedio (\pm desviación estándar) de los rangos y amplitud de las variables en estudio: A) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); B) Oxígeno disuelto (mg L^{-1}); C) pH, en el ciclo día-noche para la condición: 1.1 Relajación y 1.2 Surgencia. Correspondiente a Laraquete

1.1 Relajación

	DIA		NOCHE	
	Rango	A	Rango	A
A) T $^{\circ}$	13 (± 0.4) - 15 (± 0.8)	2.0 (± 0.9)	12.5 (± 0.9) - 14.9 (± 0.8)	1.8 (± 1.0)
B) O $_2$	6.2 (± 1.4) - 9.8 (± 0.9)	3.6 (± 0.7)	3.8 (± 1.09) - 8.9 (± 1.8)	5.1 (± 1.0)
C) pH	7.9 (± 0.2) - 8.25 (± 0)	0.34 (± 0.2)	7.8 (± 0.2) - 8.2 (± 0.0)	0.36 (± 0.2)

1.2 Surgencia

	DIA		NOCHE	
	Rango	A	Rango	A
A) T $^{\circ}$	10 (± 0.7) - 12 (± 0.8)	1.0 (± 0.8)	10.7 (± 0.9) - 11.90.8 (\pm)	1.5 (± 0.5)
B) O $_2$	0.3 (± 0.3) - 4.0 (± 1.4)	3.7 (± 1.3)	0.04 (± 0.0) - 1.6 (± 1.1)	1.6 (± 1.1)
C) pH	7.40 (± 0.0) - 7.49 (± 0)	0.09 (± 0.0)	7.38 (± 0.0) - 7.43 (± 0.0)	0.05 (± 0.0)

Cuando se presentan eventos de surgencia costera, las variables disminuyen sus niveles, tanto en el rango de las fluctuaciones, como en la amplitud, en comparación a cuando no hay surgencia (relajación) (**Tabla 1**). Esto se observa en la **Figura 6c**. La temperatura disminuye a un rango de entre los 10 (± 0.7) y 12 (± 0.8) $^{\circ}\text{C}$, mientras que la amplitud de este rango es de 1 unidad tanto para el día como la noche (**Tabla 1**). El promedio del ciclo del día (**Tabla 3**) y valor más frecuente fue de 11 $^{\circ}\text{C}$ (± 0.9) para ambos ciclos (día y noche) (**Figura 6e y Figura 6f**). El O $_2$ disuelto decae a un rango de entre los 0.3 (± 0.3) y 4.0 (± 1.4) mg L^{-1} durante el día, y la amplitud de la fluctuación es de 3 unidades (**Tabla 1**). Por la noche los niveles son más bajos, en contraste al ciclo diurno, llegando a valores de entre los 0.0 (± 0)

y 1.6 (\pm 1.1). Si bien, cuando hay eventos de surgencia costera, el rango y amplitud del oxígeno disuelto disminuye, esta última es cerca a las 2 unidades, (**Tabla 1**).

Esto indica, que el oxígeno disuelto mantiene su ciclicidad día/noche (alto durante el día, bajo por la noche), a diferencia del pH, cuyos niveles se mantienen muy bajos durante prácticamente todo el día. La serie de tiempo de pH sugiere en consecuencia, que cuando ocurren estos eventos de surgencia costera, se rompe el ciclo diurno/nocturno observado para las otras variables, y el acople característico con el O₂ disuelto (**Figura 6c**). En el ciclo de día presenta un rango de 7.40 (\pm 0.0) a 7.49 (\pm 0.0), por lo tanto la amplitud su fluctuación en comparación con la condición de relajación disminuye a 0.09 (\pm 0.0). Al llegar el ciclo de noche este rango disminuye aún más llegando a valores desde los 7.38 (\pm 0.0) hasta los 7.43 (\pm 0.0), con una amplitud de tan sólo 0.05 unidades (**Tabla 1**). La aplicación de ANOVA de dos vías para determinar si existe diferencia significativa entre condiciones y entre ciclos en las variables O₂ y pH indica que existen diferencias medianamente significativas solamente entre condiciones (relajación – surgencia) ($F_{4.74} = 4.69$, $p = 0.05 \leq 0.05$), mientras que, entre ciclos (día – noche) y la interacción de condición vs ciclo no presentan diferencias en el O₂ disuelto ($F_{4.77} = 0.49$, $p = 0.49 > 0.05$; $F_{2.76} = 4.74$, $p = 0.12 > 0.05$). A diferencia del pH, no exhibe diferencias entre las amplitudes para ninguna muestra, ya sea entre condiciones (relajación - surgencia), entre ciclos (día – noche) o la interacción de la condición y el ciclo ($F_{4.74} = 9.66$, $p = 0.09 > 0.05$; $F_{4.74} = 0.01$, $p = 0.9 > 0.05$; $F_{4.74} = 0.10$, $p = 0.75 > 0.05$).

En la localidad de Chome, el comportamiento de las variables es muy similar a Laraquete. Específicamente, cuando hay relajación se observa la ciclicidad día vs noche de cada una de las variables (**Figura 7A**). Durante el día alcanzan su máximo, mientras que por las noches llegan a los valores mínimos. La temperatura durante periodos de relajación, tanto para el ciclo de día como para la noche tiene rangos y amplitud muy similares, entre los 12.4 y 13.8 °C (\pm 1.2) y 1.4 (\pm 0.8) unidad, respectivamente (**Tabla 2**) El valor promedio es de 13°C (\pm 1.1) en día y la noche (**Tabla 3**). El oxígeno disuelto presenta valores mínimos de 4.4 (\pm 2.1) mg L⁻¹ y alcanza los 8.5 (\pm 2.2) mg L⁻¹ durante el día. En la noche disminuye levemente el rango, presentando valores de entre los 4.3 (\pm 2.7) a 8.2 (\pm 2.8) mg L⁻¹. Las amplitudes de

estos rangos son de $4.1 (\pm 1.5) \text{ mg L}^{-1}$ en el día y de $3.9 (\pm 2.4) \text{ mg L}^{-1}$ para la noche (**Tabla 2**). El valor promedio en el día es de $7.9 (\pm 2.5) \text{ mg L}^{-1}$, mientras que para la noche es de $6.0 (\pm 2.1) \text{ mg L}^{-1}$ (**Tabla 3**). El pH presenta un rango entre los $7.75 (\pm 0.2)$ y $8.1 (\pm 0.2)$ durante el día y la amplitud es de $0.35 (\pm 0.1)$ unidades. Durante la noche el este rango de fluctuación va desde los $7.73 (\pm 0.2)$ hasta los $8.0 (\pm 0.2)$, presentando una amplitud de $0.27 (\pm 0.2)$ unidades (**Tabla 2**). Mientras que, el promedio para el ciclo día/noche en relajación es de $8.0 (\pm 0.9)$ y $7.8 (\pm 0)$ (**Tabla 3**).

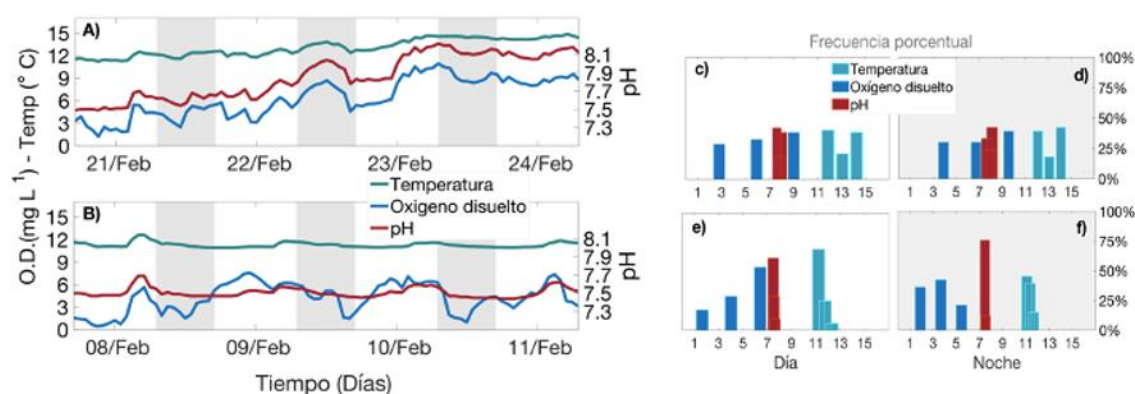


Figura 7. Análisis de serie de tiempo de las variables ambientales: Temperatura (verde), oxígeno disuelto (azul) y pH (rojo) para el sitio Chome. Los paneles en la izquierda representan gráficamente los eventos de relajación (A), y evento de surgencia (B). Los paneles de la derecha representan la frecuencia porcentual de cada variable. c) y d) corresponden a ciclo día y noche (achurado gris) respectivamente de la condición relajación. e) y f) corresponden al evento de surgencia.

Al ocurrir el evento de surgencia en Chome se observa cómo cambia el comportamiento de las variables ambientales. En promedio, el rango de las fluctuaciones y la amplitud de este rango se ve disminuida (**Figura 7B**). Mientras la temperatura mantiene en un rango muy similar en ambos ciclos (día y noche), que van desde los $11 (\pm 0.1)$ a los $12 (\pm 0.6) \text{ °C}$, y la amplitud de este rango es de $0.8 (\pm 0.3)$ unidades (**Tabla 2**) lo que promedia para ambos ciclos un valor de $11 \text{ °C} (\pm 0.3)$ (**Tabla 3**) y se confirma en la **Figura 7 e y f**, que indica que en ambos ciclos la mayor frecuencia es de 11 °C con un 70%. El oxígeno disuelto durante eventos de surgencia en Chome si presenta variación en los ciclos. Durante el día fluctúa entre los $2.98 (\pm 1.8)$ y $6.9 (\pm 0.8)$, presentando una amplitud

de las fluctuaciones de 3.9 unidades (± 1.2) (**Tabla 2**) y promediando 5 (± 2.1) mg L⁻¹ (**Tabla 3.**) correspondiente al ciclo de día en la condición de surgencia. Al llegar la noche los niveles de oxígeno disuelto decaen llegando a valores de 1.3 (± 1.8) mg L⁻¹ y alcanzando los 5.0 (± 1.0) mgL⁻¹. La amplitud disminuye levemente en comparación al día, siendo esta de 3.7 unidades (**Tabla 2**). El pH mantiene rangos de 7.46 (± 0) a 7.62 (± 0) durante el día, presentando una amplitud 0.16 (± 0) unidades. Por la noche este rango va desde los 7.47 a 7.57 (± 0) y la amplitud es tan solo de 0.1 (± 0) unidades (**Tabla 2**). Para esta condición de surgencia en Chome el promedio del pH para ambos ciclos es de 7.5 (± 0.1) (**Tabla 3**).

Tabla 2. Promedios (\pm desviación estandar) de los rangos y amplitud de las variables en estudio: A) Temperatura (°C); B) Oxígeno disuelto(mg L⁻¹); C) pH, en el ciclo día-noche para la condición: 2.1 Relajación y 2.2 Surgencia. Correspondiente a Chome

2.1 Relajación

	DIA		NOCHE	
	Rango	A	Rango	A
A) T°	12.4 (± 1.2) - 13.6 (± 1.2)	1.2 (± 0.8)	12.4 (± 0) - 13.8 (± 0.6)	1.4 (± 0.7)
B) O ₂	4.4 (± 2.1) - 8.5 (± 2.2)	3.5 (± 1.5)	4.3 (± 2.7) - 8.2 (± 2.4)	3.9 (± 2.4)
C) pH	7.75 (± 0.2) - 8.1 (± 0.2)	0.35 (± 0.1)	7.73 (± 0.2) - 8.0 (± 0.2)	0.27 (± 0.2)

2.2 Surgencia

	DIA		NOCHE	
	Rango	A	Rango	A
A) T°	12.4 (± 1.2) - 3.6(± 1.2)	0.8 (± 0.6)	11.1 (± 0.2) - 12 (± 0.8)	0.9 (± 0.7)
B) O ₂	2.9 (± 1.8) - 6.9 (± 0.8)	3.9 (± 1.2)	1.3 (± 1.8) - 5.0 (± 1.0)	3.7 (± 1.3)
C) pH	7.46 (± 0) - 7.62 (± 0)	0.16 (± 0)	7.47 (\pm) - 7.57 (± 0)	0.10 (± 0)

Sin embargo, a pesar de observarse una disminución en las amplitudes y los rangos entre las condiciones de relajación y surgencia en Chome, los resultados de la prueba ANOVA de dos vías para determinar si estos cambios son significativos, indican que no existen diferencias

significativas en la amplitud del O₂ disuelto entre condiciones, entre ciclos o entre la interacción de la condición y ciclo ($F_{4.75} = 0.00$, $p = 0.9 > 0.05$; $F_{4.75} = 0.0$, $p = 0.9 > 0.05$; $F_{475} = 0.13$, $p = 0.7 > 0.05$).

Tabla 3. Valores promedio de las variables: A) Temperatura; B) Oxígeno disuelto y C) pH, en los ciclos día y noche de las condiciones Relajación y Surgencia para cada sitio. 3.1 Laraquete y 3.2 Chome.

3.1 Laraquete

	<i>Relajación</i>		<i>Surgencia</i>	
	DIA	NOCHE	DIA	NOCHE
A) T°	14 (± 1.1)	14 (±0.9)	11 (±1.3)	11 (± 0.1)
B) O ₂	9.0 (± 0.8)	5.0 (±0.9)	5.0 (±0.3)	1.0 (± 0.08)
C) pH	8.0 (± 0.9)	7.8 (±0.0)	7.5 (±0.8)	7.5 (± 0.04)

3.2 Chome

	<i>Relajación</i>		<i>Surgencia</i>	
	DIA	NOCHE	DIA	NOCHE
A) T°	13 (± 1.1)	13 (± 0.9)	10 (± 1.3)	10 (± 0.1)
B) O ₂	7.9 (± 2.5)	6.0 (± 2.1)	5.0 (± 2.1)	1.5(± 0.08)
C) pH	8.0 (± 0.9)	7.8 (±0.0)	7.5(± 0.8)	7.5 (± 0.04)

Tasa metabólica y pH en hemolinfa

Las tasas metabólicas se obtuvieron a partir de la respirometría de cada uno de los individuos provenientes de Laraquete y de Chome (**Tabla 4**). En términos generales los resultados evidencian una mínima disminución o decaimiento de la tasa metabólica durante la noche en la condición de relajación en ambas localidades, sin embargo, durante surgencia la tasa metabólica disminuye significativamente durante la noche, tanto en Laraquete, como en Chome. (**Figura 8**).

Para la población de Laraquete, y en condiciones de relajación, en el primer ciclo de día las tasas metabólicas promediaron $3.9 (\pm 0.8) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$ y durante la noche disminuye a valores cercanos a $3.1 (\pm 0.8) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$. Posteriormente, en una réplica del ciclo de Día la tasa metabólica nuevamente incrementa a $3.7 (\pm 0.9) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$. La medición del pH en la hemolinfa también mostró una cierta ciclicidad durante la condición de relajación, siendo cercano a $7.5 (\pm 0.04)$ durante el día, para luego aumentar durante la noche pH a valores de $7.7 (\pm 0.01)$, y luego nuevamente disminuir a cerca de $7.5 (\pm 0.2)$ durante el día (**Tabla 4 y Figura 8**).

Durante la condición de surgencia costera la tasa metabólica de la población de Laraquete, evidenció una fluctuación en el ciclo día-noche-día. Durante el día, la tasa metabólica fue de $3.8 (\pm 0.8) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$, para luego caer a cerca de $2.5 (\pm 0.7) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$ y posteriormente, aumentar nuevamente durante el día a una tasa metabólica promedio de $3.9 (\pm 0.6) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$. A diferencia de lo observado durante la relajación, el pH de la hemolinfa no evidenció un ciclo día/noche, sin diferencias significativas entre el período diurno/nocturno, promediando un valor cercano a pH 7.7 (**Tabla 4 y Figura 8**). La prueba de ANOVA de dos vías, tanto para las tasas metabólicas de Laraquete, así como el pH en la hemolinfa en los individuos de esta localidad, indica que sólo existe diferencia entre las tasas metabólicas entre el ciclo día y noche ($F_{3,25} = 7.95$ $p = 0.001 < 0.05$), no así entre condiciones de relajación y surgencia o la interacción del ciclo y condición. ($F_{4,11} = 0.56$, $p = 0.45 > 0.05$; $F_{3,25} = 1.21$, $p = 0.3 > 0.05$).

En los individuos de *T. dentatus* provenientes de la población de Chome, también se observó este ciclo día/noche en la tasa metabólica. Sin embargo, este ciclo no fue tan evidente durante la condición de relajación de surgencia, cuando se observa que la tasa metabólica cae desde $4.4 (\pm 1.1) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$ durante el día, a valores que promedian $4.0 (\pm 0.8) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$ durante la noche, y que luego nuevamente se incrementan a $4.8 (\pm 0.9) (\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1})$ en un segundo ciclo día. Por su parte, el pH en la hemolinfa fue de $7.57 (\pm 0.9)$ durante el día, para aumentar a $7.63 (\pm 0.9)$ durante la noche, y luego incrementar un poco más a valores de $7.69 (\pm 0.06)$ durante el segundo ciclo día (**Tabla 4. y Figura 8**).

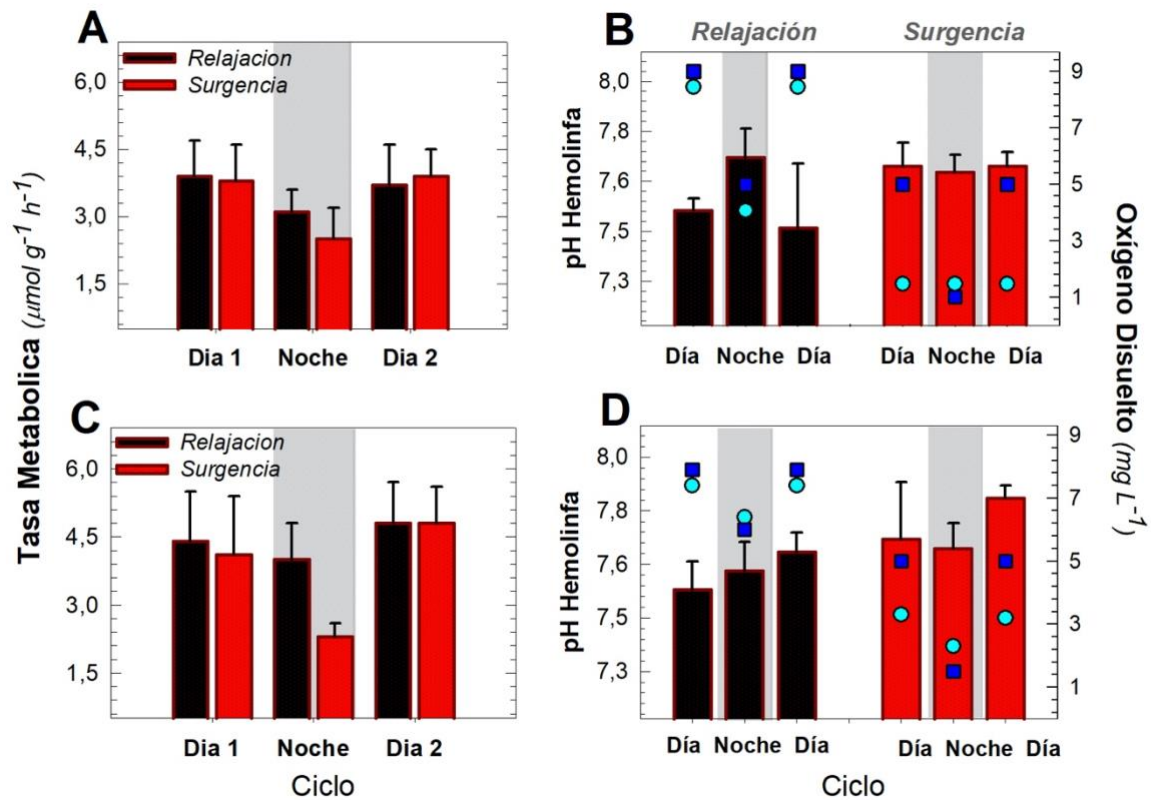


Figura 8. Promedios (\pm desviación estándar) de las tasas metabólicas y pH en la hemolinfa *Taliepus dentatus* en los ciclos día – noche (achurado gris) – día (réplica del día) de las condiciones de relajación (negro) y surgencia (rojo) en los sitios Laraquete: A) Tasa metabólica; B) pH en hemolinfa) y Chome : C) Tasa metabólica; D) pH en hemolinfa). En los paneles de la izquierda se indican los valores de pH (circulo celeste) y O_2 (cuadrado azul) correspondiente a cada tratamiento.

En la simulación de la condición de surgencia costera, las tasas metabólicas disminuyen unas pocas unidades en comparación a la condición de relajación. En el ciclo de día las tasas metabólicas promedian 4.1 ($1.3 \pm$) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y el pH en la hemolinfa es de 7.63 (± 0.18). Mientras que en el ciclo de noche la tasa metabólica disminuye a 2.3 ($0.3 \pm$) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en comparación al primer ciclo de día y el pH en la hemolinfa aumenta ligeramente a 7.7 ($0.08 \pm$). En la réplica del ciclo de día la tasa metabólica aumenta a 4.8 (± 0.8) y el pH en la hemolinfa es de 7.86 (± 0.04) (**Figura 8 y Tabla 4.**). Sin embargo, cuando se simulan las condiciones de surgencia en laboratorio, se observa que las tasas metabólicas disminuyen significativamente durante la noche, cayendo desde 4.1 (1.3

\pm) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) a cerca de la mitad, con $2.3 (0.3\pm)$ ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), para luego nuevamente aumentar a valores cercanos a $4.8 (\pm 0.8)$ ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) durante el día. Bajo estas condiciones, el pH en la hemolinfa es de $7.63 (\pm 0.18)$ durante el día, aumentando ligeramente a $7.7 (\pm 0.08)$ en la noche, e incrementar nuevamente en un segundo ciclo día a valores de $7.86 (\pm 0.04)$ (**Figura 8** y **Tabla 4**), un patrón de incremento similar al observado durante la condición de relajación. Por lo tanto, se observan diferencias significativas entre condiciones de surgencia y relajación y entre ciclo día y noche ($F_{4,4} = 10.62$, $p = 0.004 < 0.05$; $F_{3,55} = 40$, $p = 0.03 > 0.05$) en el pH en la hemolinfa. La interacción entre las condiciones de relajación y surgencia y el ciclo día y noche no presenta importantes variaciones ($F_{3,55} = 0.64$, $p = 0.5 > 0.00$).

Tabla 4. Promedios (\pm desviación estándar) de la tasa metabólica (TM) y pH en la hemolinfa (pH) de *Taliepues dentatus* en los ciclos día, noche y réplica del día de las condiciones relajación y surgencia. A) Laraquete, B) Chome.

A) Laraquete

	Relajación		Surgencia	
	TM	pH	TM	pH
Dia 1	3.9 (± 0.8)	7.55 (± 0.0)	3.8 (± 0.8)	7.70(± 0.8)
Noche	3.1 (± 0.5)	7.73 (± 0.1)	2.5 (± 0.7)	7.68 (± 0.06)
Dia 2	3.7 (± 0.9)	7.49 (± 0.2)	3.9 (± 0.6)	7.70 (0 $\pm .05$)

B) Chome

	Relajación		Surgencia	
	TM	pH	TM	pH
Dia 1	4.4 (± 1.1)	7.57 (± 0.9)	4.1 (± 1.3)	7.73 (± 0.1)
Noche	4.0 (± 0.8)	7.63 (± 0.9)	2.3 (± 0.3)	7.70 (± 0.08)
Dia 2	4.8 (± 0.9)	7.69 (± 0.0)	4.8 (± 0.8)	7.86 (± 0.04)

DISCUSION

Durante la última década se ha hecho evidente que el cambio climático se ha acelerado, y que los impactos más importantes se están haciendo evidentes en ecosistemas costeros. (Doney *et al.*, 2012; Keeling *et al.*, 2010). Los ecosistemas costeros son altamente variables y sumado al aumento de los impactos del cambio climático se enfrentan a desafíos significativos, en especial las comunidades que habitan en él. Forzantes como la surgencia costera (entre otros) son los principales generadores de variabilidad, tanto positiva como negativa (Grantham *et al.*, 2004; Salibian & INEDES-CONICET, 2016). Estos eventos cambian el comportamiento de las variables físicas oceánicas y su efecto impacta en los organismos que habitan estos sistemas (Fusy *et al.*, 2022). A pesar de que las evidencias sugieren que algunos invertebrados marinos que habitan la zona costera tienen tolerancia a eventos hipóxicos y/o anóxicos (Herreid, 1980; DeFur, 1988; McMahon, 1988; Grieshaber *et al.* 1994; Burnett y Stickle, 2001), se desconoce cuál es el límite de tolerancia que podrían tener estas poblaciones a eventos más extremos o de mayor extensión en el tiempo (Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008).

Los invertebrados marinos de ambientes submareales responden a estos eventos hipóxicos con distintos comportamientos y adaptaciones fisiológicas para mantener el metabolismo aeróbico, tales como, una mayor extracción de oxígeno del agua hipóxica (Childress y Seibel, 1998; Díaz y Rosenberg, 1995; Gray *et al.*, 2002; Wu, 2002), incluyendo algunos cambios conductuales, como evitar aguas hipóxicas mediante el desplazamiento (Hochachka, 1980; Bell y Eggleston, 2005; Urbina *et al.*, 2011). Sin embargo, se ha documentado que los crustáceos presentan una mayor sensibilidad a los niveles bajos de oxígeno (Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008). Estos eventos hipóxicos son característicos en zonas de surgencia costera y son un factor de estrés en los ecosistemas marinos poco profundos (Díaz & Rosenberg, 2008). Una de las estrategias de los crustáceos para sobrevivir a las condiciones hipóxicas es la reducción del gasto energético a través de la reducción del metabolismo general (Storey, 1988; Dalla Via *et al.*, 1994; Hochachka, 1997).

Este estudio se enfocó en el análisis de la variabilidad en ciclos diurnos y nocturnos de variables oceánicas (temperatura, el oxígeno disuelto y el pH) y entender cómo cambia la variabilidad en este ciclo cuando ocurren eventos hipóxicos como la surgencia costera, en contraste cuando hay relajación. Además de cómo se ven afectados las especies que habitan en estos sistemas. Cuando hay eventos de surgencia costera, todas las variables ambientales disminuyen los valores de los rangos y además la amplitud de estos rangos en las ambas localidades de estudio. Sin embargo, siguen manteniendo el ciclo característico día y noche, (**Figura 6; figura 7; Tabla 1 y Tabla 2**). Esto a excepción del pH, en que la amplitud del rango de fluctuación durante eventos de surgencia, se vuelve mínima, perdiendo la ciclicidad día y noche y el acoplamiento característico con el oxígeno disuelto. Gobler & Baumann, 2016, indican que cuando existen eventos hipóxicos y de acidificación en la costa, esta última se mantiene y puede mantenerse persistente incluso durante semanas (Wallace *et al.*, 2014) a diferencia del O₂ disuelto que vuelve a sus condiciones normales. Esto se debe a una serie de procesos que promueven la acidificación, pero tienen efectos menores en los niveles de oxígeno disuelto, tales procesos incluyen la descarga fluvial, la menor alcalinidad de las zonas costeras, además la diferencia en la difusión y solubilidad que presenta el O₂ disuelto y el CO₂ (Millero *et al.*, 2006). Esto trae como consecuencia que cuando surgen aguas bajas en pH y O₂ disuelto, la acidificación se mantenga persistente, mientras los niveles de O₂ siguen su ciclo.

La medición de la tasa metabólica en el crustáceo decápodo *Taliepus dentatus*, indica que si bien no hubo mortalidad durante ningún tratamiento (0%), el metabolismo de esta especie de crustáceo se ve afectada. Se observa que la tasa metabólica disminuye cuando llega la noche y esta disminución es evidente en ambas localidades. Cuando ocurren eventos de surgencia costera, estas tasas metabólicas disminuyen aún más, en comparación a la relajación de surgencia. Sin embargo, esta disminución es significativa solamente en la localidad de Chome. Existen estudios que evidencian que después de 3 a 6 días de exposición a condiciones individuales y combinadas de pH bajo (7,7 – 7,8) y DO bajo (2,2 – 6,1 mgL⁻¹), la supervivencia en crustáceos no se vio afectada; el DO bajo por sí solo generalmente resultó en depresión metabólica (Gobler & Baumann, 2016). Además, la medición del pH en la hemolinfa se observó poco variable durante eventos de relajación en ambas localidades. Por

el contrario, cuando ocurren eventos de surgencia costera el pH en la hemolinfa aumenta 0.1 unidades (**Tabla 4**) en ambos sitios. No obstante, Este aumento se observa en la **Figura 8**, y se asocia a la regulación del pH del medio interno por parte del cangrejo, la que es efectuada principalmente por acción de la enzima anhidrasa carbónica que participa en la conversión de CO₂ y agua a bicarbonato y/o ácido carbónico (Randall *et al.* 2001). Además, en crustáceos ocurre un intercambio branquial de iones con el exterior (Cl⁻ por HCO₃⁻ y Na⁺ por H⁺), que participan activamente en la regulación ácido-base (Henry *et al.* 1981, Henry & Wheatly 1992, Luquet & Ansaldo 1997, Henry 2001). Por lo tanto, al observarse diferencia significativa entre las amplitudes de las variables O₂ disuelto y pH entre las condiciones de surgencia y relajación en ambos sitios, se concluye que, los eventos de surgencia costera modifican el rango y amplitud de las fluctuaciones de pH y O₂ disuelto, siendo aceptada esta hipótesis. Sin embargo, los rangos y amplitudes del O₂ disuelto no presentan grandes variaciones entre el ciclo día/noche. En contraste con, las amplitudes del pH. Estas se hacen mínimas cuando hay surgencia. En lo que se refiere a, las tasas metabólicas, estas presentan cambios importantes únicamente entre el ciclo día – noche. Cuando llega la noche las tasas metabólicas disminuyen en relación con el día, en ambas localidades. Por otra parte, solamente Chome presentó diferencias en sus tasas metabólicas ante la presencia de las distintas condiciones (relajación surgencia). En cuanto a el pH en la hemolinfa, solamente mostró variación entre condiciones de relajación y surgencia en ambos sitios. Esta se observa incrementada cuando hay eventos de surgencia. Mientras que, entre el día y la noche no presenta variación importante.

Dado que, *Talipues dentatus* es un crustáceo oxirregulador y con la capacidad de regular el pH interno, se sugiere que la hipótesis que de la modificación del ciclo día/noche de pH y OD durante eventos de surgencia costera, afecta negativamente a la fisiología de *T dentatus*, se acepta, al observarse la disminución de la tasa metabólica cuando hay eventos de hipoxia, sin embargo presenta mecanismos de regulación del pH. Por lo tanto, podría estar adaptado a esta variabilidad natural, sin embargo no se sabe que tanto podría resistir en estas condiciones metabólicas si los eventos se ven aumentados en intensidad y duración ya que al verse modificado el ciclo y los parámetros de las variables ambientales, la tasa metabólica disminuye ante la disminución de estas. En relación a las tasas metabólicas entre sitios no se

encontraron diferencias entre ciclos o entre condiciones en ninguna de las pruebas tanto para condiciones, como para ciclos. Sin esta disminución en Laraquete en relajación representa un 16% y en surgencia un 36%, mientras que, en Chome en relajación la tasa metabólica disminuye un 13, pero en surgencia disminuye en 43%. En Chome las tasas metabólicas presentan diferencias significativas en todas sus pruebas, ya sea entre condición, entre ciclo o entre ambas, a diferencia de, Laraquete que sólo presenta diferencia entre el ciclo día y noche. Esto se podría asociar a que los eventos de surgencia costera son más intensos en cuanto a la magnitud en Chome que en Laraquete. (**Figura 3**), donde los IS de Chome sobrepasan los $3000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, a diferencia de Laraquete que no superan los $1500 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. Además, El pH en la hemolinfa se hace diferente significativamente solamente durante eventos de surgencia entre las localidades Laraquete y Chome. A pesar de que, se ha evidenciado que existen mecanismos de adaptación de los organismos que se ven expuestos a una variabilidad. Aún no está claro si las fluctuaciones de pH y O_2 disuelto proporcionan un alivio temporal o agravan el estrés ambiental, al requerir ajustes fisiológicos constantes.

CONCLUSION

De este estudio se concluye la importancia de la integración de los enfoques tanto físicos como biológicos en el océano para comprender cómo interactúan y son influenciados uno con los otros y generar conocimiento para los futuros desafíos con los que nos encontraremos ante el escenario del cambio climático. Los organismos costeros son altamente vulnerables a la variabilidad natural. Comprender cómo es afectada la fisiología y metabolismo de los organismos costeros en distintas escalas espacio-temporales e incluir experimentos con factores estresantes combinados (bajo pH/ bajo O₂ disuelto) permite cuantificar los efectos de las condiciones recurrentes a un nivel más real. En la zona costera de Chile-central existe ocurrencia estacional de eventos de bajo pH/O₂, como la surgencia costera, que influye en los rangos de variabilidad a escala diurna-nocturna (este estudio). Por lo tanto, los organismos que comúnmente habitan estas zonas, y que están expuestos a esta escala temporal de variabilidad se ven afectados. *Taliepus dentatus*, un crustáceo que habita comúnmente la zona submareal del Golfo de Arauco, al presentarse eventos de surgencia, disminuye su tasa metabólica. Sin embargo, el pH interno lo mantiene regulado, aumentando durante estos eventos de bajo pH. Esto sugiere una adaptación del organismo a esta variabilidad. A pesar de esto, es desconocido si esta adaptación es afectada, si el organismo se expone a esta variabilidad aumentada en cuanto a duración e intensidad como se prevé para algunos años más.

BIBLIOGRAFIA

Aiken, C. M., S. A. Navarrete & J. L. Pelegrí. 2011. Potential changes in larval dispersal and alongshore connectivity on the central Chilean coast due to an altered wind climate. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G4).

Aguirre, C., S. García-Loyola, G. Testa, D. Silva & L. Farías. 2018. Insight into anthropogenic forcing on coastal upwelling off south-central Chile. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 6:

Albright, R., L. Caldeira, J. Hoffelt, L. Kwiatkowski, J. K. Maclaren, B. M. Mason, Y. Nebuchina, A. Ninokawa, J. Pongratz, K.L. Ricke, T. Rivlin, K. Schneider, M. Sesboüé, K. Shamberger, J. Silverman, K. Wolfe, K. Zhu & K. Caldeira. 2016. Reversal of ocean acidification enhances net coral reef calcification. *Nature*, 531(7594): 362-365.

Angilletta Jr, M. J. 2009. Looking for answers to questions about heat stress: researchers are getting warmer. *Functional Ecology*, 23(2): 231-232.

Aracena, O. 1974. La población de *Taliepus dentatus* en Caleta Leandro (Crust. Dec. Majidae) *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 48:423-443.

Arrizaga, A. 1992. Proyecto de desarrollo pesquero artesanal: período diciembre de 1989-diciembre de 1991

Baldanzi, S., D. Storch, S. A. Navarrete, M. Graeve, & M. Fernández. 2018. Latitudinal variation in maternal investment traits of the kelp crab *Taliepus dentatus* along the coast of Chile. *Marine Biology*, 165(2): 1-12.

Baldanzi, S., Weidberg, N. F., Fusi, M., Cannicci, S., McQuaid, C. D., & Porri, F. (2015). Contrasting environments shape thermal physiology across the spatial range of the sandhopper *Talorchestia capensis*. *Oecologia*, 179, 1067-1078.

Barange, M. & R.I. Perry. 2009. Repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura. Consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura: visión de conjunto del estado actual de los conocimientos científicos. FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura, 530: 7–118.

Bell, G. W., Eggleston, D. B., & Wolcott, T. G. (2003). Behavioral responses of free-ranging blue crabs to episodic hypoxia. I. Movement. *Marine Ecology Progress Series*, 259, 215-225.

Bello, M., M. Castillo, J. Maturana, C. Valenzuela & M. A. Barbieri. 2004. Featuring ENSO 1997-2000 in central Chile. *Gayana*, 68(2): 48-53.

Bernhardt, J. R., M. I. O'Connor, J. M. Sunday & A. Gonzalez. 2020. Life in fluctuating environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1814): 20190454.

Seibel, B. A., B. E. Luu, S. N. Tessier, T. Towanda & K. B. Storey. 2018. Metabolic suppression in the pelagic crab, *Pleuroncodes planipes*, in oxygen minimum zones. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 224: 88-97.

Breitburg, D., L. A. Levin, A. Oschlies, M. Grégoire, F. P. Chavez, D. J. Conley, V. Garçon, D. Gilbert, D. Gutierrez, K. Isensee, G.S. Jacinto, K.E. Limburg, I. Montes, S. W. A. Naqvi, G. C. Pitcher, N. N. Rabalais, M. R. Roman, K.A. Rose, B. A. Seibel, M. Telszewski, M. Yasuhara & J. Zhang. 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359(6371): eaam7240.

Brierley, A. S. & M. J. Kingsford. 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current biology*, 19(14): R602-R614.

Booth, J. M., M. Fusi, F. Giomi, E. C. N. Chapman, K. Diele & C. D. McQuaid. 2021. Diel oxygen fluctuation drives the thermal response and metabolic performance of coastal marine ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1953): 20211141.

Bozinovic, F. & H. O. Pörtner. 2015. Physiological ecology meets climate change. *Ecology and evolution*, 5(5): 1025-1030.

Childress, J. J., & B. A. Seibel. 1998. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *The Journal of experimental biology*, 201(8): 1223-1232.

Cronin, M. F., R. A. Weller, R. S. Lampitt & U. Send. 2012. Earth Observation. Rustam B. Rustamov, Saida Salahova, Rijekia, Croatia. 268 pp.

Cross, E. L., C. S Murray, & H. Baumann. 2019. Diel and tidal p CO₂ × O₂ fluctuations provide physiological refuge to early life stages of a coastal forage fish. *Scientific reports*, 9(1): 1-11.

Silva. R., Villatoro. M, Ramos. F, Pedroza. D, Ortiz. M, Mendoza. E, Delgadillo. M, Escudero. M, Félix. A, Cid. A. 2014. Caracterización de la zona costera y planteamiento de elementos técnicos para la elaboración de criterios de regulación sustentable. Academia, Accelerating the world's research. ISBN: 978-607-02-6287-6 , 125 pp.

Diaz, R. J., & R. Rosenberg. 1995. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and marine biology. An annual review*, 33: 245-03.

Dickson, A. G., Sabine, C. L., & Christian, J. R. (2007). *Guide to best practices for ocean CO₂ measurements*. North Pacific Marine Science Organization.

Dickson, A.G., C.L. Sabine & J.R. Christian. 2007. Guide to best practices for ocean CO₂ measurement. Sidney, British Columbia, North Pacific Marine Science Organization, 191pp.

Doney, S. C., D. S., Busch, S. R., Cooley & Kroeker, K. J. 2020. The impacts of ocean acidification on marine ecosystems and reliant human communities. *Annual Review of Environment and Resources*, 45(1): 83-112

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., ... & Talley, L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual review of marine science*, 4, 11-37.

Fagetti, E., I. Campodonico. 1971. Desarrollo larval en el laboratorio de *Talipes dentatus* (Milne-Edwards)(Crustacea Brachyura: Majidae, Acanthonychinae). *Revista Biología Marina*, 14(3): 1-14.

Falciatore, A. 2000. Perception of Environmental Signals by a Marine Diatom. *Science*, 288(5475): 2363–2366.

Fusi, M., D. Daffonchio, J. Booth & F. Giomi. 2021. Dissolved oxygen in heterogeneous environments dictates the metabolic rate and thermal sensitivity of a tropical aquatic crab. *Frontiers in Marine Science*. 8.

Fusi, M., Marasco, R., Ramond, J. B., Barausse, A., & Baldanzi, S. (2022). Fluctuating Habitats: Ecological Relevance of Environmental Variability and Predictability on Species, Communities, and Ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 426.

García-Reyes, M., & J. L. Largier. 2012. Seasonality of coastal upwelling off central and northern California: New insights, including temporal and spatial variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C3).

García-Reyes, M., W. J. Sydeman, D. S. Schoeman, R. R. Rykaczewski, B. A. Black, A. J. Smit & S. J. Bograd. 2015. Under pressure: Climate change, upwelling, and eastern boundary upwelling ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 2:109.

Gattuso, J. P., A. Magnan, R. Billé, W. W. Cheung, E. L. Howes, F. Joos, L. Bopp, S. R. Cooley, C. M. Eakin, O. Hoegh-Guldberg, R. P. Kelly, H. O. Pörtner, A. D. Rogers, J. M. Baxter, D. Laffoley, D. Osborn, A. Rankovic, J. Ronchette, U. R. Sumaila, S. Trever & C. Turley. 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, 349(6243).

Grantham, B., Chan, F., Nielsen, K. *et al.* La hipoxia cercana a la costa impulsada por la surger señala los cambios en el ecosistema y oceanográficos en el noreste del Pacífico. *Naturaleza* 429, 749-754 (2004). <https://doi.org/10.1038/nature02605>

Giomi, F., A. Barausse, C. M. Duarte, J. Booth, S. Agusti, V. Saderne, A. Anton, D. Daffonchio & M. Fusi. 2019. Oxygen supersaturation protects coastal marine fauna from ocean warming. 5(9): 1–8.

Grantham, B. A., F. Chan, K. J. Nielsen, D. S. Fox, J. A. Barth, A. Huyer, J. Lubchenco & B. A. Menge. 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature*, 429(6993): 749-754.

Graham, W. M., & J. L. Largier. 1997. Upwelling shadows as nearshore retention sites: the example of northern Monterey Bay. *Continental Shelf Research*, 17(5): 509-532.

Gray, J. S., Wu, R. S. S., & Or, Y. Y. (2002). Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine ecology progress series*, 238, 249-279.

Gutiérrez, D. *et al.* Coastal cooling and increased productivity in the main upwelling zone off Peru since the mid-twentieth century. *Geophys. Res. Lett.* 38, L07603. <https://doi.org/10.1029/2010GL046324> (2011).

Harley, C. D., A. Randall Hughes, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek & S. L. Williams, 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2): 228-241.

Hernández, A., & F. J. Tapia. 2021. Connecting spatial structure in subtidal benthic communities with temporal variability in bottom temperature and dissolved oxygen along an upwelling coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 250: 107166.

Hernández-Miranda, E., R. Veas, F. A. Labra , M. Salamanca & R. A Quiñones. 2012. Response of the epibenthic macrofaunal community to a strong upwelling-driven hypoxic event in a shallow bay of the southern Humboldt Current System. *Marine environmental research*, 79:16-28.

Helmuth, B., B. R. Broitman, L. Yamane, S. E. Gilman, K. Mach, K. A. S. Mislan & M. W. Denny. 2010. Organismal climatology: analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress. *Journal of Experimental Biology*, 213(6): 995-1003.

Hill R. 1976. *Comparative Physiology of Animals*. Edit. Harper and Row Publishers. New York, 656 pp.

Hochachka P. y Somero G. *Strategies of Biochemical Adaptation*. Edit. Cambridge University Press. 358 pp.

Hurd C.L., C. E. Cornwall, K. I. Currie, C. D. Hepburn, C. M. McGraw, K. A. Hunter & P. Boyd. 2011. Metabolically-induced pH fluctuations by some coastal calcifiers exceed projected 22nd century ocean acidification: a mechanism for differential susceptibility. *Global Change Biology*. 17(10):3254–3262.

Huey, R. B. & A. F. Bennett. 1990. Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: an ecological and evolutionary perspective, in *Stress Proteins in Biology and Medicine* (Cold Spring Hahr Laboratory Press). 19: 37–59.

Huyer. A., 1983. Coastal upwelling in the California Current system. *Progress in oceanography*, 12(3): 259-284.

IPCC., 2007. *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 996 p.

Keeling, R. F., Körtzinger, A., & Gruber, N. (2010). Ocean deoxygenation in a warming world. *Annual review of marine science*, 2, 199-229.

Kroeker, K. J., E. Sanford, J. M. Rose, C. A. Blanchette, F. Chan, F. P. Chavez, B. Gaylord, B. Helmuth, T. M. Hill, G. E. Hofmann, M. A. McManus, B. A. Menge, K. J. Nielsen, P. T. Raimondi, A. D. Russell & L. Washburn. 2016. Interacting environmental mosaics drive geographic variation in mussel performance and predation vulnerability. *Ecology letters*, 19(7): 771-779.

Koehl M.A.R., M.G. Hadfield. 2010. Hydrodynamics of Larval Settlement from a Larva's Point of View. *Integrative and Comparative Biology*, 50(4):539–551.

Lagos, N. A., Castilla, J. C. & Broitman, B. Spatial Environmental correlates of intertidal recruitment: A test using barnacles in northern Chile. *Ecol. Monogr.* 78, 245–261 (2008).

Lagos, N. A., S. Benítez , C. Grenier, A. B. Rodriguez-Navarro, C. García-Herrera, A. Abarca-Ortega, F. Vivanco, I. Benjumeda, C. A. Vargas, C. Duarte & M. A. Lardies & M. A. Lardies. 2021. Plasticity in organic composition maintains biomechanical performance in shells of juvenile scallops exposed to altered temperature and pH conditions. *Scientific reports*, 11(1): 1-13.

Landaeta, M. F., & , L. R. Castro. 2006. Larval distribution and growth of the rockfish, *Sebastes capensis* (Sebastidae, Pisces), in the fjords of southern Chile. *ICES Journal of Marine science*, 63(4): 714-724.

Lange, R., & D. Marshall. 2017. Ecologically relevant levels of multiple, common marine stressors suggest antagonistic effects. *Scientific Reports*, 7(1): 1-9.

Letelier, J., O. Pizarro & S. Nuñez. 2009. Seasonal variability of coastal upwelling and the upwelling front off central Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(C12).

Levin, L. A., W. Ekau, A. J. Gooday, F. Jorissen, J. J. Middelburg, Naqvi, S. W. A. Naqvi, C. Neira, N. N. Rabalais & J. Zhang. 2009. Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences*, 6(10): 2063-2098.

Litchman. E., 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology*, 44(2): 223–235.

Maldonado, A., & I. Zamarreño. 1983. Estudio Oceanográfico de la Plataforma Continental. 15-52.

Manriquez, P. H., & J. M. Cancino. 1991. Depredación de *Membranipora isabellaeana* (Bryozoa) por *Taliepus dentatus* (Crustacea: Decapada). *Revista Biología Marina (Valparaíso)*, 26: 309-323.

Marín, V., L. Rodríguez, L. Vallejo, J. Fuenteseca & E. Oyarce. 1993. Efectos de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de Bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural*, 66(4): 479-491.

Millero, F. J., Graham, T. B., Huang, F., Bustos-Serrano, H., & Pierrot, D. (2006). Dissociation constants of carbonic acid in seawater as a function of salinity and temperature. *Marine Chemistry*, 100(1-2), 80-94.

Murphree, T., S. J. Bograd, F. B. Schwing & B. Ford. 2003. Large scale atmosphere-ocean anomalies in the northeast Pacific during 2002. *Geophysical Research Letters*, 30(15).

Palma, A. T., M. Soto-Gamboa & F. P. Ojeda. 2011. Ontogenetic habitat shift of an herbivorous crab: a chemically mediated defense mechanism? *Revista de biología marina y oceanografía*, 46(3): 329-338.

Pansch, Christian & Raatz, Michael & Comeau, Steeve & Hui, Tommy & Havenhand, Jon & Vajedsamiei, Jahangir & Cornwall, Christopher. (2022). Editorial: Influence of environmental variability on climate change impacts in marine ecosystems. *Frontiers in Marine Science*. 9. 10.3389/fmars.2022.994756.

Parada, C., B. Yannicelli, S. Hormazabal, S. Vasquez, J. Porobic, B. Ernst, C. Gatica, M. Arteaga, A. Montecinos, S. Montecinos, S. Núñez & A. Gretchina. 2013. Environmental variability and fisheries in the southeastern Pacific: research status and challenges for fisheries management. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(1): 1-28.

Paschke, K., J. P. Cumillaf, S. Loyola, P. Gebauer, M. Urbina, M. E. Chimal, C. Pascual & C. Rosas. 2010. Effect of dissolved oxygen level on respiratory metabolism, nutritional physiology, and immune condition of southern king crab *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae). *Marine biology*, 157(1): 7-18.

Pihl, L., Baden, S. P., Diaz, R. J., & Schaffner, L. C. (1992). Hypoxia-induced structural changes in the diet of bottom-feeding fish and Crustacea. *Marine Biology*, 112, 349-361.

Powell, T. M., & A. Okubo. 1994. Turbulence, diffusion and patchiness in the sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 343(1303): 11–18.

Ramajo, L. *et al.* Physiological responses of juvenile Chilean scallops (*Argopecten purpuratus*) to isolated and combined environmental drivers of coastal upwelling. *ICES J. Mar. Sci.* 76, 1836e1849 (2019).

Raffaelli, D., D. Raffaelli & S. J. Hawkins. 1996. *Intertidal ecology*. Springer Science & Business Media. London, 356 pp.

Eckert, R., 1999. *Fisiología Animal: mecanismos y adaptaciones*, Mc. Graw Hill-Interamericana. Madrid, 795 pp.

Rabalais, N. N., N. Atilla, C. Normandeau & R. E. Turner. 2004. Ecosystem history of Mississippi River-influenced continental shelf revealed through preserved phytoplankton pigments. *Marine Pollution Bulletin*, 49(7-8): 537-547.

Retamal, M. A. 1969. Jaibas (crust. Decap. brachyura) comerciales de la zona de Concepción. *Boletín de la sociedad de biología de Concepción*, 42: 191-229 pp.

Riedel, B., T. Pados, K. Pretterebner, L. Schiemer, A. Steckbauer, A. Haselmair, M. Zuschin & M. Stachowitsch. 2014. Effect of hypoxia and anoxia on invertebrate behaviour: ecological perspectives from species to community level. *Biogeosciences*, 11(6): 1491-1518.

Salibián, A., & INEDES-CONICET, P. D. E. A. P. (2016). Ecosistemas acuáticos continentales: Algunos impactos del Cambio Climático. *VIII EMEAP*, 25

Saleh, A., J. V. Samiei, F. Amini-Yekta, M. S. Hashtroudi, C. T. A. Chen & N. S. Fumani. 2020. The carbonate system on the coral patches and rocky intertidal habitats of the northern Persian Gulf: Implications for ocean acidification studies. *Marine pollution bulletin*, 151: 110834 p.

Schneider, W., D. Donoso, J. Garcés-Vargas & R. Escribano. 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. *Progress in Oceanography*, 151: 38-48.

Seibel, B. A. (2011). Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *Journal of Experimental Biology*, 214(2): 326-336.

Seibel, B. A., B. E. Luu, S. N. Tessier, T. Towanda & K. B. Storey. 2018. Metabolic suppression in the pelagic crab, *Pleuroncodes planipes*, in oxygen minimum zones. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 224: 88-97.

Silva, R., M. Martínez, P. Moreno, E. Mendoza, J. López-Portillo, D. Lithgow, G. Vazquez, R. Martínez, R. Ibarra. 2018. Aspectos generales de la zona costera. UNAM, INECOL. 54pp

Somero G.N., 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine , ‘winners’ and , ‘losers. *Journal Experimental Biology*, 213(6): 912–920.

Song B., B.B. Ward. 2007. Molecular Cloning and Characterization of High- Affinity Nitrate Transporters in Marine Phytoplankton. *Journal of Phycology*, 43(3): 542–552.

Tecon, R., S. Mitri, D. Ciccarese, D. Or, J. R. van der Meer & D. R. Johnson. 2019. Bridging the holistic-reductionist divide in microbial ecology. *mSystems*. 4(1).

Thiel, M., J. C. Castilla, M. E. Fernández Bergia & S. Navarrete. 2007. *Oceanography and marine biology*. R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, J. D. M. Gordon. Boca Raton. 560 pp.

Truchot J. P. & A. Duhamel-Jouve. 1980. Oxygen and carbon dioxide in the marine intertidal environment: Diurnal and tidal changes in rockpools. *Respiration Physiology*, 39(3): 241–254

Vaquer-Sunyer, R., & C. M. Duarte. 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(40): 15452-15457.

Wallace, R. B., Baumann, H., Grear, J. S., Aller, R. C., & Gobler, C. J. (2014). Coastal ocean acidification: The other eutrophication problem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 148, 1-13.

Weidberg, N., A. Ospina-Alvarez, J. Bonicelli, M. Barahona, C. M. Aiken, B. R. Broitman & S. A. Navarrete. 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.

Wing, S. R., & M. R. Patterson. 1993 *Postelsia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Phaeophyceae). *Marine Biology*, 116(3): 519-525.

Wolfe, K., H. D. Nguyen, M. Davey & M. Byrne. 2020. Characterizing biogeochemical fluctuations in a world of extremes: A synthesis for temperate intertidal habitats in the face of global change. *Global change biology*, 26(7):3858-3879.

Wootton J.T., C.A. Pfister, J.D. Forester. 2008. Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(48): 18848-18853.

Wu, R. S. 2002. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine pollution bulletin*, 45(1-12): 35-45.

