



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Doctorado en Sistemática y Biodiversidad

**PERTURBACIONES CONDUCTORAS DE CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD
ECOLÓGICA Y GENÉTICA EN AMBIENTES MARINOS, A TRAVÉS DE
MECANISMOS NEUTRALES**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al grado académico de Doctor en Sistemática y Biodiversidad

POR: CYNTHIA PRISCILLA VÁSQUEZ VALDEBENITO

Profesor Guía: Dr. Renato Quiñones Bergeret

Profesores Co-Guías: Dr. Eduardo Hernández Miranda

Dr. Antonio Brante Ramírez

diciembre, 2023

Concepción, Chile

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

DEDICATORIA

A María Margarita Maldonado Cabrera, mi amada guela Maiga, que vive y vivirá por siempre en mis recuerdos y en mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

A las fuentes de financiamiento que hicieron posible el desarrollo de esta tesis:

1. FONDECYT 11100334 “Population and Community Response After a Strong Earthquake and Tsunami in A Shallow Bay off Central Chile”. Director Dr. Eduardo Hernández, Universidad de Concepción.
2. Centro Interdisciplinario para la Investigación Acuícola (INCAR); Proyectos FONDAP-ANID 15110027 y 1522A0004. Dr. Renato Quiñones, Investigador Principal y Dr. Eduardo Hernández, Investigador Asociado; Línea INCAR-RP4 “Sustentabilidad Ambiental”.
3. FONDECYT 1130868 “Mega Disturbances and Population Genetic Resilience in The Marine Realm: The Role of Lives History Strategies”. Director Dr. Antonio Brante, Universidad Católica de la Santísima Concepción. Col. Dr. Eduardo Hernández, Universidad de Concepción.

4. Beca de Arancel, Beca Tesista, Beca de Post Grado y Beca de movilidad UCO, de la Universidad de Concepción.

A mi Profesor Guía de tesis el Dr. Renato Quiñones y a los co-Profesores Guías, Dr. Eduardo Hernández y Dr. Antonio Brante. Gracias por el apoyo académico y financiero, que hicieron posible el desarrollo de esta tesis y contribuyeron a mi formación como investigadora.

Al evaluador externo Dr. Iván Vera, quien además es coautor del segundo capítulo de esta tesis, gracias por todo su apoyo académico, su tiempo, compromiso y respeto.

Al evaluador interno Dr. Cristian Hernández, gracias por sus correcciones y comentarios, que ayudaron a mejorar esta Tesis.

A los/as Directores/as del Programa de Sistemática y Biodiversidad durante el transcurso de esta Tesis de Grado, Dr. Cristian Hernández y Dra. Angela Sierra, por su apoyo y gestión.

A Jorge Pérez-Schultheiss, curador del Museo Nacional de Historia Natural y a los profesores Óscar Díaz y Nicolás Rozbaczylo de Faunamar Ltda., por sus valiosas contribuciones en el análisis taxonómico.

A Daniel Suarez y a todos los trabajadores, administrativos, técnicos y profesionales, de laboratorio y terreno, de la Estación de Biología Marina de

Dichato, del centro INCAR y de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Gracias por su trabajo y compañerismo.

A mi amada familia, quienes son mi motor y me impulsan a seguir adelante. Gracias por su amor incondicional y por confiar siempre en mí.

A mis queridos compañeros y amigos del programa de doctorado en Sistemática y Biodiversidad, por todos estos años de apoyo académico y emocional, por todo el cariño, por los lindos momentos vividos dentro y fuera de la facultad.

TABLA DE CONTENIDOS

Dedicatoria	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
TABLA DE CONTENIDOS	vi
ÍNDICE DE TABLAS	viii
Capítulo 1	viii
Capítulo 2	ix
ÍNDICE DE FIGURAS.....	x
Capítulo 1	x
Capítulo 2.	xii
RESUMEN.....	xiii
ABSTRACT	xv
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO 1. PROCESOS Y MECANISMOS CONDUCTORES DE LA DIVERSIDAD DE COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS DE FONDOS BLANDOS EN ÁREAS CON CULTIVOS DE MITÍLIDOS.....	13
RESUMEN	14
INTRODUCCIÓN	16
METODOLOGÍA	23
Área de estudio	23
Análisis de datos	25
RESULTADOS.....	32
Diversidad Alfa.....	32
Diversidad Beta.....	34
Procesos Ecológicos.....	36
Mecanismos.....	40
Variables Ambientales	42
DISCUSIÓN	45
CONCLUSIONES.....	58
Recomendaciones.....	59

CAPÍTULO 2. MEGA PERTURBACIONES NATURALES CONDUCEN CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE DEL PEJESAPO <i>Aphos porosus</i>	78
RESUMEN	79
INTRODUCCIÓN	81
METODOLOGÍA	86
Área de Estudio.....	86
RESULTADOS.....	92
DISCUSIÓN	96
CONCLUSIONES.....	104
CONCLUSIONES	111
REFERENCIAS	113
ANEXOS	127
SUPLEMENTARIO CAPÍTULO 1.....	128
SUPLEMENTARIO CAPÍTULO 2.....	163
Vásquez, C., Quiñones, R. A., Brante, A. & Hernández-Miranda, E. Genetic diversity and resilience in benthic marine populations. <i>Rev. Chil. Hist. Nat.</i> 96 , 1–10 (2023).....	172

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo 1

Tabla 1. Estaciones de muestreo en los centros A y B, coordenadas, profundidad (m), distancia con las líneas de cultivo (m) y clasificación de la estación según la distancia en Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (>250-560 m).....	72
Tabla 2. Diversidad alfa: promedio $\pm$ desviación estándar de la riqueza (S), Abundancia total (Nt), índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D'), para cada estación y distancia (Impacto, Transición y Control) de los centros A y B.....	73
Tabla 3. PERMANOVA univariado de la riqueza (S), abundancia total (Nt), diversidad de Shannon-Wiener (H'), Equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D'). PERMANOVA multivariado para los datos de abundancia de cada taxa (N), previa transformación de datos a la raíz cuarta. Factores: Distancia (Impacto, Transición y Control) y Centro (A y B). Número de permutaciones = 999, matriz de similitud de Bray-Curtis. P(perm) <0.05 con asterisco.....	74
Tabla 4. Variables ambientales: profundidad (m), temperatura T(°C), pH, Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (μ m), clasificación (μ m), arena (%), fango (%); pH del agua superficial (pH_sw); temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo (T_bw y DO_bw).....	75
Tabla 5. PERMANOVA univariado para variables ambientales: pH, Rédox (mV), media (μ m), clasificación (μ m), arena (%) y fango (%). y PERMANOVA multivariado para el conjunto de variables ambientales: profundidad (m), temperatura (°C), pH, Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (μ m), clasificación (μ m), arena (%) y fango (%); pH del agua superficial; y temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo. Matriz de distancia euclidiana, previa normalización de datos. Número de permutaciones = 999. Factores: Distancia con niveles de Transición, Control e Impacto, y Centro con los niveles A y B. Nivel de significancia P(perm)<0.05 con asterisco.....	77

Capítulo 2

Tabla 1. Diversidad genética poblacional de <i>Aphos porosus</i> ; promedio y desviación estándar ($\bar{x} \pm d.s.$), para cada loci, localidad y año. Número de individuos genotipados (N°Ind.), número de alelos (Na), número de alelos privados (Nap), número de alelos comunes (Nac), hererocigocidad observada (H_o), heterocigocidad esperada corregida (uHe), coeficiente de endogamia (F_{IS}) a través de todos los loci, tasa de inmigración (m) desde Plataforma del Itata hacia Bahía Coliumo y desde Bahía de Coliumo hacia Plataforma del Itata.....	108
Tabla 2. Coeficiente de endogamia (F_{IS}), para cada locus, año y localidad. Desviaciones de Hardy-Weinberg son indicadas con asterisco.	109
Tabla 3. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA); 14 subpoblaciones correspondientes a cada año por localidad en 3 grupos; 1 = Coliumo Bay (con los años 2008-2011 anidados), 2 = Coliumo Bay (con los años 2012-2015 anidados) y 3 = Plataforma de Itata (con los años 2009-2015). Método de distancia = N°. de alelos diferentes. Índices de fijación; Coeficiente de diferenciación entre grupos (F_{CT}), Coeficiente de diferenciación entre poblaciones dentro de grupos (F_{SC}), Coeficientes de consanguinidad individual en relación con la subpoblación (F_{IS}) y Coeficientes de consanguinidad individual en relación con la prueba de significación total (F_{IT}) con 1023 permutaciones. Valor p de significación <0.05.	110

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Mapa del área de estudio, con las estaciones de muestreo en los centros de cultivo de mitílidos (A y B), Isla de Quinchao, Isla Grande de Chiloé, Región de Los Lagos.....	24
Figura 2. Diversidad Alfa: A. Riqueza, B. Abundancia, C. Shannon-Wiener, D. Pielou, E. Simpson: Promedio y desviación estándar de las estaciones agrupadas en Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (250-560 m) en los centros A (azul) y B (naranja). Se muestran las diferencias significativas según el análisis de PERMANOVA ($p < 0.05$). Flechas rojas indican diferencias significativas según las pruebas a <i>posteriori</i> de PERMANOVA ($p < 0.05$).....	61
.....	62
Figura 3. nMDS de la abundancia de macrofauna bentónica sobre una matriz de similitud de Bray-Curtis, previa transformación de datos a la raíz cuarta. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Transición (triángulos verdes), Control (triángulos invertidos azules), Impacto (cuadrados calipsos)).	62
Figura 4. Rareza: Porcentaje de de especies raras según su abundancia y ocurrencia en el primer cuartil (Q1) del centro A (en azul) y B (en naranja).	62
Figura 5. Particionamiento aditivo de Beta (BD) en anidamiento (Nes), Diferencia de Riqueza (RichDif) y Remplazo (Repl): A. Centros, B. Distancia, C. Distancia dentro de A, y D. Distancia dentro de B. Con los índices de Jaccard (J) y Sorensen (S) para los datos de presencia/ausencia y Ruzicka (R) y Porcentaje de Diferencia (%) para los datos de abundancia (datos previamente transformados a la raíz cuarta) según Podani y Baselga.	63
.....	64
Figura 6. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras de los centros A y B.	64
Figura 7. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras del centro A.	64
Figura 8. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras del centro B.	65
Figura 9. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia de los centros A (azul) y B (naranja), a través de la distancia.	65
.....	66

Figura 10. Decay-Model; Disimilitud a través de la distancia, para los centros A (en azul) y B (en naranja). Usando el modelo de Gompertz, con los valores de pseudo R^2 y del Akaike (AIC).	66
Figura 11. nMDS de las variables ambientales: profundidad (m), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH y Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (μm), clasificación (μm), arena (%) y fango (%); pH del agua superficial; temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo. En base a una matriz de distancia Euclidiana, previa normalización de datos. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Impacto (cuadrados calipsos), Transición (triángulos en verde) y Control (triángulos en azul)).....	66
.....	67
Figura 12. Variables del sedimento: A. pH, B. Rédox (mV), C. Media (μm), D. Clasificación (μm), E. Arena (%) y F. Fango (%): Promedio y desviaciones estándar de las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (250 -560 m) de los centros A (en azul) y B (en naranja). Se muestran las diferencias significativas según el análisis de PERMANOVA ($p < 0.05$). Flechas rojas indican diferencias significativas según las pruebas a <i>posteriori</i> de PERMANOVA ($p < 0.05$).	67
.....	67
Figura 13. DISTLM de la abundancia usando una matriz de similitud Bray-Curtis (previa transformación de datos a la raíz cuarta) y el conjunto de variables ambientales; profundidad (m), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH, Rédox (mV), media (μm), clasificación (μm), arena (%), fango (%) del sedimento; pH del agua superficial (pH _{sw}), temperatura (T _{bw}) y oxígeno disuelto (DO _{bw}) del agua de fondo. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Impacto (cuadrados calipsos), Transición (triángulos en verde) y Control (triángulos en azul)).	68
Figura 14. AMBI para cada estación de los centros A y B.	69
Figura 15. AMBI centro A: A. Porcentaje de especies por grupo ecológico a través de la distancia (m). B. Promedio y desviación estándar del porcentaje de especies por grupo ecológico, en eje principal, índice AMBI en eje secundario, de las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100 – 250 m) y Control (250-560 m).....	70
Figura 16. AMBI centro B: A. Porcentaje de especies por grupo ecológico, a través de la distancia (m). B. Promedio y desviación estándar del porcentaje de especies por grupo ecológico, en eje principal, índice AMBI en eje secundario, en las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100 – 250 m) y Control (250 -560 m).	71

Capítulo 2.

Figura 1. Mapa del área de estudio; A. Costa SO del Pacífico, centro-sur de Chile, surgencia-hipóxica del 2008 con gradiente de concentración superficial de oxígeno disuelto (mL/L) altos en azul y bajos en rojo¹²⁸, levantamiento del mega terremoto del 2010 (cm) con círculos negro de tamaño proporcional y la altura del tsunami (m) con un círculo de tamaño proporcional en azul¹³². B y C. Estaciones de muestreo en Plataforma de Itata. y Bahía Coliumo, respectivamente Región del Bío Bío (36°S, 72°O). 87

Figura 2. PCoA con los datos genéticos de *Aphos porosus*, por año y localidad; Bahía Coliumo (en rojo) y Plataforma de Itata (en verde). Los ejes 1 y 2 explicaron 23.8 % y 20.2 % de variación de datos respectivamente. 105

Figura 3. Análisis de estructuración poblacional de *Aphos porosus*: A. Estructura genética global, $k=3$; (1) Bahía de Coliumo años 2008-2011, (2) Bahía de Coliumo años 2012-2015 y (3) Plataforma de Itata años 2009-2015. B, C y D. Análisis de la estructuración temporal; (1) Bahía de Coliumo años 2008-2011, $k=3$, (2) Bahía de Coliumo años 2012-2015, $k=4$ y (3) Plataforma de Itata 2009-2015, $k=2$ respectivamente. 106

Figura 4. F_{ST} entre de Bahía de Coliumo (CB) y Plataforma del Itata (IS) y entre los distintos años. Método de distancia= N° de alelos diferentes. Todos los F_{ST} fueron significativos por pares después de la corrección de Bonferroni ($p < 0.004$). 107

RESUMEN

Entender los efectos de las perturbaciones sobre los distintos niveles de la biodiversidad, así como los procesos y mecanismos subyacentes, ha cobrado gran relevancia debido a la alteración de los regímenes de perturbaciones naturales a causa del cambio climático global y al aumento de las perturbaciones de origen antropogénicas, que afectan los ecosistemas marinos. Por esta razón, el objetivo general de esta investigación fue evaluar los efectos de perturbaciones antropogénicas (mitilicultura) y naturales (terremoto-tsunami, hipoxia), sobre la diversidad ecológica y genética de comunidades y poblaciones marinas, de la costa Pacífico SO, a través de una aproximación neutral. La hipótesis general fue que estas perturbaciones afectan la diversidad ecológica y genética, a través de mecanismos neutrales de deriva (ecológica y genética, respectivamente) y dispersión azarosa limitada. Los resultados mostraron que la mitilicultura afectó la diversidad alfa y beta de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, a través de procesos de reemplazo, mediante deriva ecológica y dispersión azarosa limitada. A nivel genético, la diversidad del pez *Aphos porosus* disminuyó después de un fuerte evento de hipoxia producido por intensa surgencia costera en el 2008 y del mega terremoto-tsunami en el 2010, mientras que la estructuración genética aumentó, debido a un incremento en la deriva y en el flujo

de genes. Los resultados aportan evidencia sobre como las perturbaciones afectan la diversidad a través de mecanismos neutrales y sugieren la importancia de considerar las dinámicas meta-poblacionales y meta-comunitarios en los planes de conservación.

ABSTRACT

Understanding the effects of disturbances on the different levels of biodiversity, as well as the processes and mechanisms underlying them, has gained great importance due to the changes of natural disturbance systems produced by global climate change and the increase in anthropogenic disturbances, which affect the biodiversity of marine ecosystems. In this context, the general objective of this investigation was to evaluate the effects of anthropogenic (mussel farming) and natural (earthquake-tsunami, hypoxia) disturbances on the ecological, and genetic diversity of communities and marine populations of the SW Pacific coast, using a neutral approach. The general hypothesis was that disturbances affect ecological and genetic diversity through neutral drift (ecological and genetic, respectively), and limited random dispersal.

The results showed that mussel farming affected the diversity of benthic macroinvertebrate communities, through replacement processes and through neutral ecological drift and limited random dispersal mechanisms. At the genetic level, the diversity of the fish *Aphos porosus* decreased after the 2008 hypoxic-upwelling and the 2010 mega-earthquake tsunami, while genetic structuring increased, due to increased genetic drift and gene flow. The results provide evidence on how diversity disturbances affect diversity through neutral

mechanisms and suggest importance of considering meta-population and meta-community dynamics in conservation plans.

INTRODUCCIÓN

Las perturbaciones son uno de los principales forzantes que determinan la estructura espacial y temporal de la biodiversidad en muchos ecosistemas del planeta¹⁻³. Éstas afectan a los distintos niveles jerárquicos de la biodiversidad, e involucran interacciones de escala-cruzada dentro de un paisaje, modificando la dinámica de parche y sucesión ecológica, a través de mecanismos selectivos y neutrales⁴⁻⁷.

Una perturbación es cualquier evento relativamente discreto en el espacio y tiempo que altera la estructura de un sistema ecológico (i.e., poblaciones, comunidades o ecosistemas), ya sea afectando la densidad, biomasa, o distribución de la biota, cambiando la disponibilidad y distribución de los recursos o sustratos, o alterando el medioambiente físico⁸⁻¹⁰. Las perturbaciones pueden tener un origen natural o antropogénico, y se caracterizan por su frecuencia, magnitud, predictibilidad y extensión, que determinan su régimen¹.

Entender los efectos de las perturbaciones sobre los distintos niveles de la biodiversidad, así como los procesos y mecanismos subyacentes, ha cobrado

gran relevancia en el último tiempo debido a la alteración de los regímenes de perturbaciones naturales, a causa del cambio climático y al aumento en las perturbaciones de origen antropogénico, que afectan la biodiversidad de la mayoría de los ecosistemas del planeta y particularmente de los marinos¹¹.

La diversidad ecológica (diversidad comunitaria) y la diversidad genética (diversidad dentro de una especie o población), son dos niveles fundamentales de la biodiversidad, que se encuentran estrechamente relacionados; los individuos dentro de una comunidad pueden representar diferentes especies o diferentes variantes genéticas dentro de las especies. El nacimiento, muerte y movimiento de individuos determinan la dinámica y diversidad de especies dentro de una comunidad, y la dinámica y diversidad genética dentro de una población¹².

A escala espacial, la diversidad ecológica cuenta con tres componentes, diversidad alfa, beta y gamma; la diversidad alfa es la diversidad de una unidad local y puede ser analizada a través del número de especies (riqueza), y/o la abundancia proporcional de las especies (equidad)^{13,14}. La diversidad beta, es el nivel de cambio o variación en la composición de especies entre comunidades y mide el grado de diferenciación entre la diversidad de dos o más localidades^{13,14}. Mientras que la diversidad gamma representa la diversidad total de un paisaje o

región^{13,14}. Conocer la diversidad alfa, beta y gamma, es importante para analizar el grado de conexión entre la diversidad local y regional^{13,14}.

De modo muy similar, la diversidad genética dentro de una población local (equivalente a la diversidad alfa), puede ser analizada a través de la diversidad alélica, heterocigosidad, diversidad genotípica, o a través del coeficiente de endogamia F_{IS} , entre otros^{12,15}. Mientras que el grado de diferenciación genética de subpoblaciones entre localidades (equivalente a beta), se puede estimar a través del Índice de Fijación (F_{ST})^{15,16}. Procesos de selección, deriva y dispersión, generan variación en la diversidad ecológica y genética, dentro y entre localidades de una región, de modo muy similar en ambos niveles^{12,15}.

Las perturbaciones afectan la diversidad ecológica y genética a distintas escalas espaciales y temporales, modificando las interacciones de escala-cruzada y la dinámica de parches. Las interacciones de escala-cruzada se refieren a los procesos que ocurren en una escala espacial o temporal y que interactúan con procesos de otra escala, que a menudo resultan en dinámicas no lineales con umbrales^{4,17,18}.

En una escala espacial local, las perturbaciones afectan la historia de vida y los parámetros demográficos de las especies (ej. reclutamiento, crecimiento, sobrevivencia), alterando las características bióticas y abióticas de un parche. En una escala espacial más amplia, las perturbaciones crean o modifican la naturaleza de los parches (tipo, tamaño y arreglo), afectando la heterogeneidad ambiental y configuración del paisaje⁵. Los efectos de escala local, que modifican los procesos demográficos, junto con los efectos de amplia escala, que modifican la heterogeneidad del paisaje, cambian la biodiversidad dentro y entre parches, a través de mecanismos selectivos y neutrales^{3,19}.

A escala local, las perturbaciones pueden causar variación temporal en la fuerza y dirección de la selección natural, provocando una disminución en la diversidad ecológica y genética de las poblaciones, a través de la sobrevivencia diferencial de ciertas especies y genotipos respectivamente¹². Bajo un régimen de perturbaciones frecuentes y previsibles, los organismos a través de su historia evolutiva sobreviven diferencialmente dado sus rangos de tolerancia ambiental, y sólo dejarían descendientes aquellos con las adaptaciones locales que les permiten sobrevivir, tales adaptaciones minimizan el riesgo de morir y maximizan la adecuación biológica en medioambientes temporalmente inestables^{20,21}. Sin embargo, la baja diversidad ecológica y genética asociada a menudo a comunidades y poblaciones frecuentemente perturbadas, puede también reducir

la estabilidad sobre largos periodos de tiempo, disminuyendo la potencial capacidad de resistir a nuevos tipos de perturbaciones²².

Por otra parte, según la Hipótesis de Perturbación Intermedia²³, perturbaciones de intensidad y frecuencia intermedia pueden aumentar la diversidad ecológica local, disminuyendo la fuerza de selección, a través de la eliminación de especies que son altamente competitivas, evitando así la exclusión competitiva²³. Las perturbaciones también pueden aumentar la diversidad genética local, a través de selección balanceadora, cuando los heterocigotos representan una ventaja adaptativa²⁴.

Según la Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía (UNT)²⁵, las perturbaciones también afectan la diversidad ecológica a través de mecanismos neutrales de deriva ecológica y dispersión azarosa limitada. La neutralidad es definida por la UNT, como la equivalencia ecológica per cápita de todos los individuos de todas las especies de un mismo nivel trófico de una comunidad; donde todos los individuos tienen las mismas probabilidades de nacer, morir, migrar o especiar. Las perturbaciones pueden causar la mortalidad azarosa de individuos y disminuir el tamaño comunitario, aumentando la fuerza de la deriva ecológica definido como un cambio azaroso en la frecuencia de las especies a través del tiempo, debido a un tamaño finito comunitario; donde especies raras

tienen mayor riesgo de extinción local, que especies con abundancias promedio. La deriva ecológica provoca una disminución en la diversidad local y su fuerza es inversamente proporcional al tamaño comunitario²⁵.

Mecanismos neutrales también gobiernan los cambios en la diversidad genética poblacional posterior a una severa perturbación, según la Teoría Neutral de la Evolución Molecular²⁶ y la Teoría Cercanamente Neutral de la Evolución Molecular²⁷. Estas teorías definen la neutralidad como la hipótesis que la mayoría de los cambios evolutivos a nivel molecular son causados por la deriva genética de mutaciones selectivamente neutrales o casi neutrales, más que por selección natural. Sostiene que la mayoría de las variaciones a nivel molecular no afecta la aptitud física y, por lo tanto, el destino evolutivo de la variación genética se explica mejor por los procesos estocásticos. La deriva genética es definida como fluctuaciones azarosas en la frecuencia alélica de las poblaciones a través de las generaciones, debido a un tamaño finito poblacional²⁶. La deriva genética conduce a una disminución de la diversidad genética poblacional, donde alelos raros tienen mayor riesgo de extinción local, que alelos con frecuencias promedio y su fuerza es inversamente proporcional al tamaño poblacional. Severas perturbaciones pueden generar la mortalidad masiva de individuos disminuyendo drásticamente el tamaño poblacional, lo que genera un efecto de cuello de botella

y aumenta la fuerza de la deriva genética, conduciendo a una disminución en la diversidad genética poblacional local.

A una escala espacial mayor, la dispersión azarosa de individuos puede adicionar nuevas especies a las comunidades y nuevos alelos a las poblaciones, contrarrestando los efectos locales de deriva ecológica y deriva genética, respectivamente. Altas tasas de dispersión pueden aumentar la diversidad ecológica y genética a escala local (diversidad alfa), pero disminuir la diversidad ecológica y genética entre localidades (diversidad beta). Mientras que bajas tasas de dispersión pueden no ser capaces de contrarrestar los efectos de la deriva ecológica y deriva genética a escala local (disminuye la diversidad alfa), pero pueden aumentar o mantener la diversidad ecológica y genética entre localidades (diversidad beta)¹⁵. Las perturbaciones influyen y modifican la dispersión de individuos entre parches, modificando las relaciones interespecíficas y la composición y configuración de los parches dentro de un paisaje⁵.

Las perturbaciones pueden inducir o resetear una sucesión ecológica, a través de mecanismos selectivos y neutrales²⁸. Según la Teoría de Nicho, los cambios en la composición de especies durante la sucesión, dependen de los requerimientos especie-específicos de nicho y de las diferencias en las capacidades competitivas, de dispersión y sus trade-off²⁹. La sucesión ocurre a

través de tres etapas o estados; durante la sucesión primaria, solo especies que tienen un alto potencial de dispersión (especies oportunistas), alcanzan y colonizan el parche, tal que la riqueza y equidad son bajas. Después de un tiempo, durante la sucesión secundaria, las especies que tienen un potencial de dispersión más bajo, pero mayor capacidad competitiva, colonizan el parche y la riqueza y diversidad aumentan. Durante la sucesión terciaria, especies con mayor capacidad competitiva colonizan el parche y excluyen aquellos competidores más débiles, vía interacciones denso-dependientes, dejando una disminución en la riqueza y diversidad. Según la Teoría de Nicho²⁹, la coexistencia dentro de una comunidad se explica por diferencias ecológicas entre las especies, que evitan la exclusión competitiva.

En cambio, la Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía (UNT)²⁵, explica la sucesión ecológica a través de procesos azarosos, de deriva ecológica y dispersión limitada. Según la UNT por efecto de la deriva ecológica las especies raras tienen mayor probabilidad extinguirse localmente, mientras que las especies abundantes tienen mayor probabilidad de alcanzar la monodominancia posterior a un evento de perturbación. La UNT predice además, que un equilibrio puede ser establecido entre la extinción estocásticas de especies y la aparición de nuevas especies, a través de la inmigración o especiación dependiendo de la escala espacial y temporal considerada. Donde

las especies más abundantes en la metacomunidad tienen mayor probabilidad de inmigrar que especies raras²⁵.

A escala local, los requerimientos especie-específicos de nicho, determinan la estructura comunitaria, principalmente a través de las interacciones interespecíficas, el uso diferencial de recursos y la respuesta de las especies ante un gradiente ambiental. Sin embargo, la estocasticidad puede jugar un mayor rol en conducir la dinámica comunitaria local, cuando eventos demográficos ocurren azarosamente con respecto a la identidad de las especies³⁰. En efecto, modelos mecanicistas y reciente evidencia empírica, sugieren que la deriva ecológica (o estocasticidad demográfica), puede anular los efectos de selección de nicho bajo ciertas circunstancias, tales como cuando poblaciones de especies en una comunidad local son pequeñas y aisladas de otras poblaciones. La fase de nicho (régimen dominado por selección) es favorecida en comunidades con grandes tamaños poblacionales y medioambientes relativamente estables, mientras que la fase neutral (régimen dominado por deriva), es favorecida en comunidades con pequeñas poblaciones y en medioambientes variables⁷.

En los últimos años se ha avanzado hacia la creación de una “Teoría Unificada de la Biodiversidad”, que reconoce la existencia tanto de los mecanismos selectivos explicados por la Teoría de Nicho, como por los mecanismos neutrales

explicados por la Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía²⁵ y las Teorías Neutral y Cercanamente Neutral de la Evolución Molecular^{26,27}. El desafío está puesto ahora en determinar la importancia de cada uno de estos mecanismos y detectar el momento de transición entre uno y otro^{7,28,31–35}. Para ello, es fundamental considerar factores espacio-temporales, el recambio de especies o diversidad beta y la dispersión³³. En este sentido, los modelos neutrales son muy útiles, ya que permiten falsear las hipótesis y evaluar críticamente el rol de diferenciación de nicho y procesos estocásticos neutrales que estructuran las comunidades²⁸. En el caso de la diversidad genética de poblaciones, el uso de marcadores neutrales como microsatélites, permiten evaluar procesos de deriva-dispersión.

La biodiversidad en los ecosistemas marinos de la costa Pacífico Sur Oriental, de la zona centro-sur de Chile está expuesta a varios tipos de perturbaciones de origen natural y antropogénico. Cada cierto tiempo, terremotos y tsunamis, afectan las costas, debido a la subducción de la placa nazca bajo la placa sudamericana, estos eventos son altamente destructivos, modifican la geomorfología costera afectando gravemente la biodiversidad local^{36–38}. Por otra parte, los eventos de surgencias costeras, principalmente durante las estaciones de primavera y verano, levantan masas de aguas profundas, ricas en nutrientes y con baja concentración de oxígeno disuelto, provocando en algunos casos más

severos, eventos de hipoxia en los estratos superiores de la columna de agua, pudiendo en ocasiones generar altas mortalidades de especies marinas^{39,40}.

En Chile, la hipoxia en los ecosistemas marinos también tiene causas antropogénicas, una de ellas es la eutrofización a causa de la acuicultura⁴¹. Los mitílidos son el segundo grupo más cultivado en Chile, después de los salmónidos. Casi toda su producción se ha concentrado en la Región de Los Lagos, donde interactúa con la industria salmonera. Se ha demostrado que el cultivo de mitílidos genera biodepósitos (fecas, pseudofecas y conchas), los cuales pueden aumentar el contenido de materia orgánica en los sedimentos, disminuir el oxígeno disuelto disponible y cambiar el tipo de sustrato, lo que a su vez puede afectar la diversidad de las comunidades de invertebrados bentónicos de fondos blandos, que viven bajo y cercano a las líneas de cultivo⁴².

El objetivo general de esta investigación fue evaluar los efectos de perturbaciones antropogénicas y naturales sobre la estructura espacial y temporal de la diversidad ecológica y genética de comunidades y poblaciones marinas bentónicas, de la costa Pacífico SO, de la zona centro-sur de Chile, a través de la Teoría Neutral de la Biodiversidad y Biogeografía, y de las Teorías Neutral y Cercanamente Neutral de la Evolución Molecular. La hipótesis general de que las perturbaciones naturales y antropogénicas, afectan la estructura

espacial y temporal de la diversidad ecológica y genética, a través de mecanismos neutrales de deriva (ecológica y genética) y dispersión azarosa limitada, se evaluó en dos capítulos: En el primer capítulo se evaluaron los efectos de la mitilicultura, sobre la diversidad y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos. Mientras que, en el segundo capítulo, se evaluaron los efectos de un severo evento de hipoxia producido por surgencia costera (enero 2008) y un posterior mega terremoto-tsunami (febrero 2010), sobre la estructura espaciotemporal de la diversidad genética del pez *Aphos porosus*. Adicionalmente, se entregan los resultados de una revisión bibliográfica sobre la importancia de la diversidad genética para la resiliencia de las poblaciones marinas bentónicas (Anexo).

**CAPÍTULO 1. PROCESOS Y MECANISMOS CONDUCTORES DE LA
DIVERSIDAD DE COMUNIDADES DE MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS DE FONDOS BLANDOS EN ÁREAS CON CULTIVOS DE
MITÍLIDOS.**

RESUMEN

Chile es el primer exportador de mitílidos a nivel mundial. Estudios previos han demostrado que estos cultivos pueden generar perturbaciones en la diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos. En este capítulo se evaluaron los procesos y mecanismos ecológicos subyacentes a la respuesta comunitaria en dos centros de cultivos de mitílidos ubicados en la Isla Quinchao, Chiloé (42.46 °S; 73.51 °W). Para ello se estimaron los índices de diversidad alfa, el particionamiento aditivo de beta y el modelo nulo de Raup-Crick. Los resultados mostraron menor diversidad alfa y mayor diversidad beta en el centro que presentó mayor nivel de hipoxia y en las estaciones más cercanas a los cultivos. El proceso dominante fue el reemplazo de especies y mecanismos neutrales de deriva ecológica y dispersión azarosa limitada predominaron en los sitios cercanos a los cultivos. Diferencias en las características granulométricas tendrían un efecto de filtro ambiental y podría además afectar el tamaño y la respuesta comunitaria ante el cultivo de mitílidos. Se concluye que tanto la diversidad alfa como beta fueron afectadas por los cultivos de mitílidos, principalmente a través de procesos de reemplazo de especies y mecanismos neutrales de deriva ecológica y dispersión. Estos

resultados tienen implicancias para la conservación, ya que la acuicultura en Chile se concentra en las regiones con mayores niveles de endemismos y dado que la deriva ecológica es más fuerte en comunidades pequeñas y con bajo potencial de dispersión, las especies endémicas y raras son más propensas a extinciones locales.

INTRODUCCIÓN

El cultivo de mitílidos ha tenido un crecimiento exponencial en las últimas décadas a nivel mundial y se prevé que seguirá expandiéndose a causa de la creciente demanda por alimento⁴³. Además de su potencial nutricional como fuente de proteína de alta calidad, presenta ventajas comparativas respecto a los menores costos ambientales y mayores beneficios económicos y sociales en comparación con otras fuentes de proteína animal⁴⁴. Entre los principales efectos ambientales asociados a la mitilicultura, se encuentran la eutroficación de los sedimentos marinos ubicados bajo y cercanos a los cultivos, debido a la depositación y acumulación de fecas y pseudofecas (biodepósitos), a la modificación del sustrato debido al desprendimiento de mitílidos y a las estructuras del cultivo, que crean nuevos hábitats^{45–47}.

La eutroficación puede conducir a condiciones de hipoxia y en algunos casos más extremos a la anoxia de los sedimentos, provocando una disminución en la diversidad a escala local (diversidad alfa) y cambios entre las comunidades bentónicas de distintos sitios (diversidad beta)^{13,48}, alterando los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes^{42,49,50}. Por su parte, los mitílidos desprendidos desde las líneas de cultivo atraen a especies depredadoras, mientras que las conchas que se acumulan en el fondo y las estructuras de los cultivos, sirven

como sustrato para el asentamiento de especies de fondo duros, pudiendo modificar la composición de las comunidades bentónicas de fondos blandos preexistentes^{42,51}. Si bien los efectos de los cultivos de mitílidos sobre la diversidad de las comunidades bentónicas han sido descritos como locales, dependiendo de las condiciones hidrodinámicas y geográficas, la distancia afectada podría variar entre los 10 y 133 m^{46,52}. Los cambios en la diversidad de las comunidades a escala local (diversidad alfa) pueden tener consecuencias en las dinámicas meta-comunitarias, afectando la diversidad beta y la diversidad a escala regional (diversidad gama)^{53,54}.

La diversidad beta entrega información sobre los patrones espaciales de conectividad y relaciona los procesos locales y regionales que conducen a la estructuración de ensambles comunitarios dentro de una región marina⁵⁵. La diversidad beta puede ser particionada aditivamente en procesos de reemplazo de especies y diferencia de riqueza según los índices pertenecientes a la familia de Podani⁵⁶ y en reemplazo (turnover) y anidamiento según los índices de la familia de Baselga⁵⁷. El reemplazo de especies ocurre cuando las especies tienden a reemplazar a otras a lo largo de un gradiente ecológico, donde la tasa de recambio es una función de la tolerancia ecológica, o de la amplitud de nicho de las especies^{58,59}. El reemplazo es llamado turnover, cuando el cambio de especies ocurre a lo largo de un gradiente espacial o ambiental, e implica la

simultanea pérdida y ganancia de especies debido a un filtro ambiental, competencia y eventos históricos⁶⁰. La diferencia de riqueza ocurre cuando una comunidad incluye a un mayor número de especies que otra, lo cual puede reflejar la diversidad de nichos disponibles en los diferentes sitios del área de estudio; la diferencia de riqueza puede deberse también a un anidamiento o a otro proceso ecológico⁵⁹. El anidamiento es un tipo de diferencia de riqueza, donde las especies de un sitio son un subconjunto de las especies de otro sitio más rico, reflejando un proceso no azaroso de pérdida de especies como consecuencia de cualquier factor que promueve la desagregación ordenada de ensamblajes^{57,61,62}. Conocer los procesos que gobiernan la diversidad beta, pueden servir como herramientas para el manejo y la conservación de la diversidad. Por ejemplo, cuando una comunidad es gobernada por procesos de anidamiento, la prioridad debería ser conservar los sitios con mayor diversidad, mientras que cuando la diversidad beta es gobernada por procesos de reemplazo, la estrategia debería ser conservar el mayor número de sitios con especies raras⁶³.

En general, los estudios sobre los efectos de la acuicultura sobre la diversidad de las comunidades de macroinvertebrados de fondos blandos han sido enfocados en describir los patrones de diversidad alfa y beta desde la Teoría de Nicho, a través de mecanismos determinísticos tales como filtro ambiental⁶⁴, interacciones bióticas y trade-off entre las habilidades competitivas y de

colonización²³. Sin embargo, según la Teoría Neutral de la Biodiversidad y Biogeografía, las perturbaciones también pueden influenciar la diversidad a través de mecanismos neutrales que incluyen procesos de deriva ecológica, dispersión y diferenciales dinámicas de extinción-colonización a través de localidades^{25,65}. Desde el punto de vista determinístico, el modelo de sucesión de Pearson & Rosenberg (1978)⁶⁶ describe los cambios en la estructura de las comunidades macrobentónicas, a lo largo de un gradiente de enriquecimiento orgánico de los sedimentos, en el cual se definen 3 estados sucesionales: (1) durante la sucesión primaria, existe un máximo de especies oportunistas, con pocas especies muy abundantes, por lo que la diversidad es baja; (2) en la sucesión secundaria, se alcanza un punto de ecotono, donde la abundancia es baja y la equidad y diversidad es alta; y (3) mientras que la sucesión terciaria, es una zona de transición con inicialmente gran fluctuación de poblaciones, que progresan hacia una comunidad “normal” más estable. Este cambio en la estructura comunitaria es similar tanto en el espacio como en el tiempo y ha mostrado el mismo patrón ante un gradiente de hipoxia^{67,68}. A medida que el oxígeno disuelto disminuye, la riqueza de especies, la abundancia y biomasa también disminuyen^{68,69}, mientras que el recambio de especies entre sitios aumenta debido a diferencias interespecíficas en la tolerancia a la hipoxia y al enriquecimiento orgánico de los sedimentos^{70,71}. En consecuencia, la diversidad beta es mayor cuando la hipoxia ambiental varía en gradientes espaciales y temporales⁷².

La Teoría Neutral de la Biodiversidad y Biogeografía²⁵ por su parte predice que, ante un evento de perturbación, la mortalidad de individuos dentro de una comunidad es azarosa y genera espacios para la llegada de nuevos reclutas, ya sea desde sobrevivientes locales o desde inmigrantes provenientes desde otras comunidades²⁵. Las especies más abundantes y frecuentes tendrán mayor probabilidad de ocupar los nuevos espacios, mientras que las especies menos abundantes y frecuentes en la metacomunidad (especies raras), tendrán mayor probabilidad de extinción por unidad de tiempo y menor probabilidad de re inmigrar después de la extinción local, que las especies comunes de la metacomunidad. El tiempo de extinción o monodominancia de una especie en una comunidad local, disminuye en comunidades pequeñas y cuando la tasa de perturbación es alta²⁵. Comunidades con altas tasas de dispersión, pueden contrarrestar los efectos de deriva ecológica, manteniendo altos valores de diversidad local, pero baja diversidad metacomunitaria, porque las especies comunes eliminan a las especies endémicas raras. Contrariamente, cuando la tasa de dispersión es baja, la diversidad local es baja también, con mayor número de especies raras, mientras la diversidad metacomunitaria es mayor. Bajo deriva ecológica y dispersión azarosa limitada, se espera que la similitud de las comunidades disminuya exponencialmente con la distancia. La tasa de disminución de similitud con la distancia disminuye cuando las tasas de dispersión son altas²⁵. Dado que la deriva ecológica afecta mayormente a las especies raras y endémicas, resulta importante desde el punto de vista de la

conservación, evaluar la importancia de los mecanismos neutrales ante eventos de perturbaciones para evitar la pérdida de biodiversidad²⁵.

Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas marinos, ya que son parte importante de las redes tróficas, participan en la remineralización de los nutrientes, oxigenan las capas superficiales del sedimento a través de sus actividades de bioturbación y bio-irrigación^{73,74}, además muchas especies son de interés comercial⁷⁵. La pérdida de biodiversidad de invertebrados marinos podría tener repercusiones ecológicas, económicas y sociales como un efecto de cascada, por lo que entender los procesos y mecanismos que determinan la respuesta comunitaria ante un evento de perturbación resulta de gran importancia para su manejo y conservación⁷⁶.

En Chile, la mitilicultura aumentó su producción en un 39% entre los años 2012 a 2022, pasando de 260,347 ton año⁻¹ a 429,336 ton año⁻¹ respectivamente. El año 2022, la cosecha de *Mytilus chilensis* Hupé, 1984 (chorito), alcanzó las 427,084 ton, siendo la segunda especie más cultivada (después del salmón del Atlántico) y aportando el 28% de la producción acuícola total nacional. El 99,9% de la cosecha de *M. chilensis* se concentra en la X región de Los Lagos (www.sernapesca.cl). Los efectos de la mitilicultura sobre la diversidad de las

comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos, que han sido previamente evaluados en Chile, han encontrado menor diversidad y una alta disimilitud en la composición de las comunidades bentónicas asociada a los sitios de cultivo⁷⁷⁻⁸⁰. Sin embargo, los estudios científicos son escasos, sobre todo si consideramos la intensidad y la tasa de crecimiento de esta actividad. Además, tanto los estudios científicos como la normativa ambiental se han enfocado en describir los efectos de la acuicultura sobre los patrones de diversidad alfa y beta, poco se ha discutido sobre los procesos y mecanismos subyacentes a la respuesta comunitaria ante tal perturbación. Debido a lo anterior, el objetivo de esta investigación fue evaluar los efectos de los cultivos de mitílidos sobre la diversidad alfa y beta de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos, así como los procesos y mecanismos subyacentes a la diversidad comunitaria. Para ello, se plantea la siguiente hipótesis: Los cultivos de mitílidos afectan la diversidad y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondo blando, a través de procesos neutrales de deriva ecológica y dispersión azarosa limitada. Las predicciones son que i) la diversidad alfa disminuye con la cercanía al cultivo, ii) la diversidad beta aumenta con la distancia al cultivo, y iii) los mecanismos subyacentes son principalmente neutrales; deriva ecológica y dispersión azarosa limitada.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los efectos del cultivo de mitílidos sobre la diversidad y estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondo blando fueron analizados en dos áreas de cultivo, que incluyen varias concesiones, denominadas operativamente en esta investigación como centros A y B. Ambos centros se encuentran ubicados en la Isla de Quinchao, Isla Grande de Chiloé, Región de Los Lagos, zona centro-sur de Chile (Fig. 1). Se ubicaron 7 estaciones de muestreo georreferenciadas, alrededor del centro A, entre los 44 m y 560 m de distancia con las líneas de cultivo. Mientras que, en torno al centro B, se ubicaron 8 estaciones de muestreo georreferenciadas, distribuidas entre los 10 m y 560 m de distancia respecto de las líneas de cultivo. Las estaciones de muestreo fueron clasificadas de acuerdo con la distancia con las líneas de cultivo en estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (250-560 m) (Tabla 1). Ambos muestreos se realizaron durante la campaña del Centro Interdisciplinario para la Investigación Acuícola (INCAR), durante el mes de enero del año 2020.



Figura 1. Mapa del área de estudio, con las estaciones de muestreo en los centros de cultivo de mitílidos (A y B), Isla de Quinchao, Isla Grande de Chiloé, Región de Los Lagos.

Para el análisis de la diversidad de la macrofauna bentónica, se colectaron muestras de sedimento en triplicado, con una draga 0.1 m² de mascada, las cuales fueron tamizadas por 500 µm y fijadas en terreno con alcohol al 95 %, para su posterior análisis en laboratorio, donde la fauna fue separada del sedimento e identificada bajo lupa estereoscópica y microscopio óptico, al nivel

taxonómico más bajo posible. Los individuos de cada taxa fueron contados y la abundancia fue estandarizada como N° Individuos/m².

Para evaluar los efectos del cultivo de mitílidos, sobre las variables ambientales del sedimento, en cada estación se tomaron muestras de sedimento en triplicado. La temperatura, pH y potencial rédox, se midieron *in situ*, en los primeros cm del sedimento, con una sonda multiparámetro YSY-556 MPS. Para el análisis granulométrico del sedimento se tomó una muestra por estación; las muestras se conservaron a < 4°C, hasta su análisis en laboratorio. El análisis granulométrico se realizó tamizando el sedimento seco a través de una serie de tamices geológicos (de malla de 2 mm a 63 µm). Los resultados fueron expresados como % de peso en una escala phi (4), con el programa GRADISTAT v8^{81,82}. Además, en cada estación se tomaron muestras de agua con una botella oceanográfica Niskin para la medición de la temperatura, salinidad pH, ORP y el oxígeno disuelto del agua superficial y de fondo (a 1 metro desde el fondo).

Análisis de datos

La diversidad alfa fue evaluada en cada réplica a través de la riqueza $S = N^\circ$ de especies; el índice de diversidad de Shannon-Wiener $H' = -\sum p_i \ln(p_i)$, donde p_i = abundancia proporcional de la especie i ; el índice de dominancia de Simpson

$D'=\sum p_i^2$, y el índice de equidad de Pielou $J'=H'/\text{Log}(S)$. Las diferencias estadísticas de cada una de estas medidas fueron estimadas a través de análisis univariados de la varianza permutacional PERMANOVA, con 999 permutaciones, para el factor “Distancia”, con tres niveles: Impacto, Transición y Control y para el factor “Centro”, con dos niveles; A y B. Cuando las diferencias fueron significativas se realizaron pruebas pareadas a *posteriori* calculando un pseudo- t como la raíz cuadrada de pseudo- F , donde los P-valores de todos los pares de comparaciones son obtenidos con permutaciones⁸³.

La diversidad beta fue estimada con los datos de abundancia de cada una de las especies, previa transformación a la raíz cuarta. Con la medida de similitud de Bray-Curtis y se realizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS). Las diferencias estadísticas de la diversidad beta, fueron estimadas a través de un análisis multivariado de la varianza permutacional PERMANOVA, con 999 permutaciones, para el factor “Distancia”, con tres niveles: Impacto, Transición y Control y para el factor “Centro”, con dos niveles: A y B. Cuando las diferencias fueron significativas se realizaron pruebas pareadas a *posteriori*, calculando un pseudo- t como la raíz cuadrada de pseudo- F , donde los P-valores de todos los pares de comparaciones son obtenidos con permutaciones⁸³. Luego se realizó un análisis de contribución de especies al porcentaje de similitud y

disimilitud (SIMPER). Todos los análisis previamente descritos se realizaron con el programa PRIMERV6 y PERMANOVA+ para PRIMER⁸³.

La rareza definida en términos de frecuencia de ocurrencia y abundancia, fue estimada según Gastón (1994)⁸⁴, como el porcentaje de especies presentes en el primer cuartil de muestras y como el porcentaje de especies con sus abundancias dentro del primer cuartil de cada centro.

Para evaluar los procesos ecológicos que determinan la diversidad beta, se realizó un particionamiento aditivo de beta: en reemplazo y diferencia de riqueza, según Podani⁵⁶ y en reemplazo (turnover) y anidamiento según Baselga⁵⁷, a través de las medidas de disimilitud de Jaccard y Sørensen, para los datos de presencia/ausencia y Ruzicka y Porcentaje de Diferencia, para los datos de abundancia^{59,63,85,86}. Todos los análisis fueron realizados con la función “beta.div.comp” del paquete “adespatial”⁸⁷ en R v4.2.2.

Para discriminar entre mecanismos determinísticos o estocásticos, se utilizó la medida de Raup-Crick (B_{RC}), para los datos de presencia/ausencia. B_{RC} descompone el recambio de especies entre sitios, desde la variación de la diversidad alfa, basado en una aproximación de modelo nulo⁸⁸. Calculando el

número de especies totales y compartidas entre un par de sitios (SSobs), el número total de especies entre todos los sitios “pool de especies” y la proporción de sitios ocupados por cada especie (“ocupancia”), se estima el número de especies compartidas esperada por azar (SSexp), para ese par de sitios. SSexp se obtiene sorteando aleatoriamente 999 veces, las especies del par de sitios seleccionados desde el pool de especies, donde la probabilidad de una especie de ser seleccionada es proporcional a su ocupancia entre los sitios. Luego, $B_{RC} = (SSexp - SSobs) / (SSmax - SSobs)$ (N°total de aleatorizaciones). Finalmente, se modifica la escala de valores original de B_{RC} (-1 a 1) de 0 a 1; donde valores cercanos a 0 indican que las diferencias entre los sitios comparados rara vez diferían de los modelos nulos generados, lo que sugiere que las diferencias en la composición fueron impulsadas de manera estocásticas; valores cercanos a 1 indican una desviación frecuente de los modelos nulos, lo que sugiere diferencias comunitarias impulsadas determinísticamente. Mientras que un valor de 0.5 indican una misma probabilidad de que las diferencias en la composición comunitaria sean impulsadas por factores estocásticos y deterministas^{88,89}. B_{RC} fue estimado para el factor “Distancia”, con tres niveles: Impacto, Transición, y Control, para el factor “Centro”, con los niveles A y B, y para la interacción de ambos factores: la distancia dentro del centro A y la distancia dentro del centro B, así como también para el total de las muestras dentro de A y B. Los cálculos B_{RC} fueron realizados con la función de Raup-Crick del paquete ‘vegan’ v2.6.2⁸⁹ en R v4.2.2.

El aumento de la diversidad beta con la distancia fue evaluado para cada centro de cultivo, a través de un modelo no lineal, ajustado a través de la función `nls.lm` en el paquete `minpack.lm` (que utiliza el algoritmo de mínimos cuadrados no lineales de Levenberg-Marquardt), usando el modelo `gompertz` con la función `decay.model`. Luego se evaluó las diferencias entre los dos centros (A y B) con los dos parámetros de los modelos de disimilitud-distancia con la función `zdep`, ambos con el paquete 'betapart' v1.6^{90,91}.

Previo al análisis de las variables ambientales, se realizó un análisis de correlación de Pearson para evitar problemas de colinealidad y las variables que mostraron alta correlación (>0.95) fueron eliminadas de los análisis. Con el conjunto de variables ambientales del sedimento y agua, se realizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), usando una matriz de distancia Euclídiana, con los datos de las variables ambientales previamente normalizados. Las diferencias estadísticas de cada una de las variables ambientales fueron estimadas a través de un análisis de la varianza permutacional univariada y multivariada PERMANOVA para cada una de las variables ambientales y para su conjunto respectivamente, usando 999 permutaciones, para el factor "Distancia", con los niveles Impacto, Transición y Control y para el factor "Centro", con los niveles A y B. Cuando las diferencias fueron significativas se realizaron pruebas pareadas *a posteriori*, calculando un

pseudo- t como la raíz cuadrada de pseudo- F , donde los P-valores de todos los pares de comparaciones son obtenidos con permutaciones⁸³.

Para evaluar la relación entre las variables ambientales y la variación en la composición de la macrofauna bentónica, se realizó un análisis con el Modelo Lineal Basado en Distancia (DISTLM). Para ello, se construyó un modelo usando el procedimiento “Best” y el criterio de información Bayesiana “BIC”, usando el conjunto de variables ambientales. Una vez seleccionado el modelo, se realizaron 999 permutaciones, en base a una matriz de disimilitud de Bray-Curtis, para evaluar la hipótesis de no relación entre la o las variables predictoras y la variación en la abundancia de la macrofauna bentónica. Todos los análisis de las variables ambientales antes mencionados, fueron realizados con el programa PRIMERV6 y PERMANOVA+ para PRIMER⁸³.

Por último se evaluó la condición ambiental, a través del estado ecológico de las comunidades mediante el Índice AZTI Marine Biotic Index (AMBI)^{92,93}. Para ello se asignaron las especies identificadas en cada una de las muestras, a uno de los 5 grupos ecológicos (I-V), previamente definidos por Grall & Glémarec (1997)⁹⁴ como: I) especies sensibles al enriquecimiento orgánico y perturbación, generalmente presentes bajo condiciones no contaminadas; II) especies indiferentes al enriquecimiento orgánico o perturbación, siempre presentes en

bajas densidades con variaciones no significativas en el tiempo; III) especies tolerantes al enriquecimiento orgánico, que puede ocurrir bajo condiciones normales, pero sus poblaciones son estimuladas por el enriquecimiento orgánico; IV) especies oportunistas de segundo orden, y V) especies oportunistas de primer orden, capaces de resistir altas perturbaciones. Posteriormente, el índice se calculó a través de la siguiente fórmula:

$$AMBI = [(0)(\%EGI)+(1.5)(\%EGII)+(3)(\%EGIII)+(4.5)(\%EGIV)+(6)(\%EGV)]/100$$

Los valores del indicador AMBI toman valores de 0 (comunidad bentónica normal/no perturbada) a 7 (azoico/extremadamente perturbada). La asignación de especies a los grupos ecológicos se realizó siguiendo las recomendaciones del programa y cálculos fueron realizados con AMBI v6^{92,93}.

RESULTADOS

La diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos estudiadas estuvo compuesta por un total de 196 especies, 84 familias y 10 phyla (Suplementario, Tabla 1). El phylum Annelida fue el más diverso con 102 especies (52%), seguido por los phyla Arthropoda y Mollusca con 40 (20%) y 36 (18%) especies, respectivamente. El centro A, presentó un total de 126 especies, donde el phylum Annelida fue el más diverso con 61 especies (48%), seguido por los phyla Mollusca y Arthropoda, con 30 (24%) y 23 (18%) especies, respectivamente. Mientras que, el centro B presentó un total de 134 especies, donde el phylum Annelida fue el más diverso con 81 especies (60%), seguido por los phyla Arthropoda y Mollusca con 30 (22%) y 13 (10%) especies, respectivamente (Suplementario, Fig.1).

Diversidad Alfa

Los resultados de los indicadores de diversidad alfa se muestran en la Tabla 2. Según el análisis de PERMANOVA, la riqueza de especies (S) mostró diferencias

significativas para la interacción de los factores Centro y Distancia ($p < 0.05$) (Tabla 3). Según las pruebas *a posteriori*, la riqueza fue menor en el centro A que en el B en todas las distancias ($p < 0.05$), con promedios de $S = 19.000 (\pm 8.888)$ y $S = 44.333 (\pm 10.817)$ especies, respectivamente. Dentro del centro A, la riqueza de especies en las estaciones de Impacto fue menor que en las estaciones de Control ($p < 0.05$), con promedios de $S = 12.667 (\pm 3.512)$ y $S = 23.667 (\pm 6.088)$ especies, respectivamente. Por el contrario, en el centro B, la riqueza de especies en las estaciones de Impacto fue mayor que en las de Transición y Control ($p < 0.05$), con promedios de $S = 52.556 (\pm 7.844)$, $S = 39.333 (\pm 12.078)$ y $S = 39.444 (\pm 7.876)$ especies, respectivamente (Fig. 2A, Tablas 2 y 3).

La abundancia total (N_t) sólo mostró diferencias para el factor Centro ($p < 0.05$), siendo menor en el centro A, con promedios de $N_t = 823.333 (\pm 590.079)$ y $N_t = 3847.917 (\pm 2099.768)$ individuos/m², respectivamente (Fig. 2B, Tablas 2 y 3).

El índice de diversidad Shannon-Wiener (H') mostró diferencias significativas para la interacción de los factores Centro y Distancia ($p < 0.05$). Según las pruebas *a posteriori*, la diversidad de las estaciones de Impacto del centro A fue menor que la registrada en las estaciones de Impacto del centro B ($p < 0.05$), con promedios de $H' = 1.600 (\pm 1.080)$ y $H' = 2.843 (\pm 0.207)$, respectivamente. Dentro del centro A, la diversidad fue menor en las estaciones de Impacto que en las

estaciones de Control ($p < 0.05$), con promedios de $H' = 1.600 (\pm 1.080)$ y $H' = 2.671 (\pm 0.250)$, respectivamente. Dentro del Centro B la diversidad no mostró diferencias con la distancia ($p > 0.05$) (Fig. 2C, Tablas 2 y 3).

El índice de equidad de Pielou (J') mostró diferencias significativas con la distancia ($p < 0.05$). De acuerdo con los resultados de las pruebas a *posteriori* la equidad en las estaciones de Impacto fue menor que en las estaciones de Control con promedios de $J' = 0.692 (\pm 0.172)$ y $J' = 0.809 (\pm 0.060)$, respectivamente (Fig. 2D, Tablas 2 y 3).

El índice de dominancia de Simpson (D') mostró diferencias significativas para el factor Centro ($p < 0.05$), la dominancia fue mayor dentro del centro A que dentro del centro B, con promedios de $D' = 0.193 (\pm 0.177)$ y $D' = 0.118 (\pm 0.054)$, respectivamente (Fig. 2E, Tablas 2 y 3).

Diversidad Beta

El nMDS para la matriz de similitud de los datos de abundancia (N) de cada una de las especies, mostró una disimilitud faunística entre centros, pero no dentro de los centros (estrés = 0.16) (Fig. 3). El análisis de PERMANOVA arrojó

diferencias significativas para la interacción de los factores Centro y Distancia ($p < 0.05$) (Tabla 3). Según las pruebas a *posteriori*, la abundancia mostró diferencias entre los centros A y B en todos los niveles del factor Distancia (Impacto, Transición y Control) ($p < 0.05$). Dentro del centro A, se encontraron diferencias en la abundancia entre todos los niveles del factor Distancia ($p < 0.05$), mientras que dentro del centro B, la abundancia de las estaciones de Transición mostró diferencias con las estaciones de Impacto y Control ($p < 0.05$).

Según el análisis SIMPER, la disimilitud entre los centros A y B fue en promedio del 78.19 %. Las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre ambos centros fueron los moluscos bivalvos *Malletia chilensis* (4.40 %) y *Thyasira sp.* (3.43 %), una especie no identificada de Nematodo (2.37 %) y el poliqueto *Aphelochaeta sp.* (2.26 %). La disimilitud para el factor Distancia, entre las estaciones de Impacto y Transición en promedio fue de 58.41 %, donde los poliquetos *Polygordius sp.* (4.38 %), *Chaetozone sp.* (3.25 %) y *Aphelochaeta sp.* (2.87 %) fueron las especies que más contribuyeron. La disimilitud entre las estaciones de Impacto y Control en promedio fue de 52.12 %, donde los poliquetos *Polygordius sp.* (2.06 %), *Aphelochaeta sp.* (1.95 %) y *Chaetozone sp.* (1.68 %) fueron las especies que más contribuyeron. Mientras que entre las estaciones de Transición y Control en promedio la disimilitud fue de 64.30 %, con los poliquetos *Chaetozone sp.* (2.46 %), *Aphelochaeta sp.* (2.36 %) y *Cirrophorus*

longifurcatus (2.24 %) y *Lumbrineris cingulata* (2.15 %) como las especies que más contribuyeron. La disimilitud con la distancia fue mayor dentro del centro A que dentro del centro B con promedios de 69.41 % y 43.25 % respectivamente (Suplementario, Tabla 2).

La rareza de acuerdo con el primer cuartil de ocurrencia fue de 85 % y 56 % en los centros A y B, respectivamente. Mientras que la rareza de acuerdo con el primer cuartil de abundancia fue de 39 % y 27 % en los centros A y B, respectivamente (Fig.4).

Procesos Ecológicos

La diversidad beta total (BD) para el factor Centro, de todos los índices estimados fue en promedio $BD = 0.367 (\pm 0.033)$ y $0.371 (\pm 0.033)$ para los datos de presencia/ausencia y abundancia respectivamente (Suplementario, Tabla 3). El proceso ecológico responsable de la diversidad beta total entre los centros A y B, según los índices de la familia de Podani para los datos de presencia/ausencia fue el reemplazo de especies con un promedio de $0.543 (\pm 0.006)$ y la diferencia de riqueza en un $0.457 (\pm 0.006)$, mientras que para los datos de abundancia el reemplazo correspondió al $0.516 (\pm 0.006)$ y la diferencia de riqueza a un $0.484 (\pm 0.006)$. Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría el

0.729 (± 0.160) y el anidamiento de especies el 0.364 (± 0.320), para los datos de presencia/ausencia. En el caso de los datos de abundancia, el reemplazo correspondió al 0.814 (± 0.048) y el anidamiento un 0.186 (± 0.048) (Fig. 5A).

La diversidad beta total (BD) para el factor Distancia (entre las estaciones de Impacto, Transición y Control, ambos centros incluidos) para todos los índices estimados fue en promedio BD = 0.206 (± 0.045) y BD = 0.203 (± 0.048) para los datos de presencia/ausencia y abundancia respectivamente (Suplementario, Tabla 3). El proceso ecológico responsable de BD, según los índices de la familia de Podani para los datos de presencia/ausencia, fue el reemplazo de especies con un promedio de 0.841(± 0.01) y la diferencia de riqueza en un 0.159 (± 0.001), mientras que para los datos de abundancia el reemplazo fue en promedio 0.845 (± 0.001) y la diferencia de riqueza 0.155 (± 0.001). Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría en promedio un 0.894 (± 0.016) y el anidamiento de especies un promedio de 0.106 (± 0.016) para los datos de presencia/ausencia, mientras que para los datos de abundancia el reemplazo explicaría un promedio de 0.902 (± 0.018) y el anidamiento un 0.098 (± 0.018) (Fig. 5B).

Dentro del centro A, la diversidad beta total (BD), para el factor Distancia, de todos los índices estimados fue en promedio BD = 0.187 (± 0.046) y BD = 0.351

(± 0.038) para los datos de presencia/ausencia y abundancia respectivamente (Suplementario, Tabla 3). El proceso ecológico responsable de la diversidad beta para el factor distancia (entre las estaciones de Impacto, Transición y Control), según los índices de la familia de Podani para los datos de presencia/ausencia fue el reemplazo de especies con un promedio de $0.833 (\pm 0.002)$ y la diferencia de riqueza en un $0.167 (\pm 0.002)$, mientras que para los datos de abundancia el reemplazo fue en promedio $0.414 (\pm 0.014)$ y la diferencia de riqueza $0.586 (\pm 0.014)$. Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría en promedio un $0.884 (\pm 0.015)$ y el anidamiento de especies un promedio de $0.116 (\pm 0.015)$ para los datos de presencia/ausencia. En el caso de los datos de abundancia, el reemplazo explicaría un promedio de $0.696 (\pm 0.074)$ y el anidamiento un $0.304 (\pm 0.074)$ (Fig. 5C).

Dentro del centro B, la diversidad beta total (BD), para el factor Distancia, para todos los índices estimados fue en promedio $BD = 0.253 (\pm 0.049)$ y $BD = 0.254 (\pm 0.049)$ para los datos de presencia/ausencia y abundancia respectivamente (Suplementario, Tabla 3). El proceso ecológico responsable de la diversidad beta para el factor distancia (entre las estaciones de Impacto, Transición y Control), según los índices de la familia de Podani para los datos de presencia/ausencia fue el reemplazo de especies con un promedio de $0.451 (\pm 0.003)$ y la diferencia de riqueza en un $0.549 (\pm 0.003)$, mientras que para los datos de abundancia el

reemplazo fue en promedio $0.455 (\pm 0.003)$ y la diferencia de riqueza $0.545 (\pm 0.003)$. Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría en promedio un $0.610 (\pm 0.055)$ y el anidamiento de especies un promedio de $0.390 (\pm 0.055)$ para los datos de presencia/ausencia, mientras que para los datos de abundancia el reemplazo explicaría un promedio de $0.612 (\pm 0.045)$ y el anidamiento un $0.388 (\pm 0.045)$ (Fig. 5D).

En el centro A, la diversidad beta total (BD) para el total de las muestras fue en promedio $BD = 0.388 (\pm 0.032)$ tanto para los datos de presencia/ausencia como para los datos de abundancia (Suplementario, Tabla 3). El proceso ecológico responsable de la diversidad beta para el total de las muestras, según los índices de la familia de Podani fue el reemplazo de especies con un promedio de $0.652 (\pm 0.001)$ y la diferencia de riqueza en un $0.348 (\pm 0.001)$ tanto para los datos de presencia/ausencia, como para los datos de abundancia. Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría en promedio un $0.883 (\pm 0.033)$ y el anidamiento de especies un promedio de $0.117 (\pm 0.033)$ tanto para los datos de presencia/ausencia, como para los de abundancia (Suplementario, Tabla 3).

En el centro B, la diversidad beta total (BD) para el total de las muestras fue en promedio $BD = 0.258 (\pm 0.047)$ y $BD = 0.259 (\pm 0.047)$ para los datos de presencia/ausencia y abundancia, respectivamente (Suplementario, Tabla 3). El

proceso ecológico responsable de la diversidad beta para el total de las muestras, según los índices de la familia de Podani para los datos de presencia/ausencia fue el reemplazo de especies con un promedio de 0.667 (± 0.004) y la diferencia de riqueza en un 0.333 (± 0.004), mientras que para los datos de abundancia el reemplazo fue en promedio 0.660 (± 0.004) y la diferencia de riqueza 0.340 (± 0.004). Según los índices de la familia de Baselga, el reemplazo explicaría en promedio un 0.800 (± 0.037) y el anidamiento de especies un promedio de 0.200 (± 0.038) para los datos de presencia/ausencia; en cuanto a los datos de abundancia, el reemplazo explicaría un promedio de 0.797 (± 0.038) y el anidamiento un 0.203 (± 0.038) (Suplementario, Tabla 3).

Mecanismos

Según los resultados del índice de Raup-Crick (B_{RC}), el mecanismo responsable de la diversidad beta para el factor Distancia, sería principalmente determinístico con un promedio total de $B_{RC} = 0.796$ (± 0.202). En las estaciones más cercanas a los cultivos la neutralidad cobra relevancia, mientras que los mecanismos determinísticos se vuelven más importantes a medida que aumenta la distancia desde los cultivos, con valores de $B_{RC} = 0.600$, $B_{RC} = 0.776$ y $B_{RC} = 0.993$ en las estaciones de Impacto, Transición y Control, respectivamente. Por otra parte, el mecanismo que explicaría la diversidad beta entre los centros A y B sería tanto determinístico como neutral, con un valor promedio de $B_{RC} = 0.413$ (± 0.359) (Fig.

6). Cuando se evalúa el total de las estaciones dentro del Centro A, la diversidad beta fue explicada tanto por mecanismos azarosos como determinísticos ($B_{RC} = 0.517 (\pm 0.333)$) (Fig. 7). Cuando se evalúa el total de estaciones dentro del Centro B, el mecanismo fue principalmente neutral ($B_{RC} = 0.242 (\pm 0.287)$) (Fig. 8).

La diversidad beta entre la distancia, dentro del centro A, fue explicada por mecanismos neutrales en las estaciones de Impacto ($B_{RC} = 0.163$) y por mecanismos determinísticos en las estaciones de Transición y Control con valores de $B_{RC} = 0.964$ y $B_{RC} = 0.981$, respectivamente. Dentro del centro B, los mecanismos fueron tanto neutrales como determinísticos en las estaciones de Impacto y Transición con valores de $B_{RC} = 0.553$ y $B_{RC} = 0.564$, respectivamente. En el caso de las estaciones de Control, el mecanismo fue principalmente determinístico ($B_{RC} = 0.995$) (Fig. 9).

El decay-model mostró que la disimilitud fue mayor en el centro A que en el B en todas las distancias, con valores de intercepto (primer parámetro) de 0.6 y 1.3, respectivamente. Mientras que, la tasa de disminución con la distancia fue menor en el centro A que en el B, con valores de pendiente (segundo parámetro) de $8e^{-5}$ y -0.0002, respectivamente (Fig. 10). Las comunidades bentónicas del Centro B tuvieron mayor proporción de variación en la similitud con la distancia (pseudo

$r^2 = 0.11$) y mejor ajuste al modelo (AIC= -433.08) que el Centro A (pseudo $r^2 = 0.06$, AIC=-196.6).

Variables Ambientales

De las 19 variables ambientales consideradas en este estudio, 8 fueron eliminadas después del análisis de colinealidad, por mostrar una alta correlación (>0.95). Los resultados de las variables ambientales seleccionadas después del análisis colinealidad se resumen en la Tabla 4. El nMDS mostró una disimilitud entre centros, pero no dentro de ellos (Fig.11). Asimismo, el análisis de PERMANOVA para el conjunto de variables ambientales sólo mostró diferencias significativas entre los centros ($p<0.05$) (Tabla 5). Según los análisis de PERMANOVA univariados, el pH del centro A fue mayor que el medido en el centro B ($p<0.05$), con promedios de pH = 7.6 (± 0.4) y pH = 7.4 (± 0.1), respectivamente (Fig.12A). El potencial rédox fue la única variable que mostró diferencias significativas para la interacción de los factores Centro y Distancia. Según las pruebas a posteriori el potencial rédox fue menor las estaciones de Impacto del centro A que en las estaciones de Impacto del centro B ($p<0.05$), con promedios de -134.0 (± 15.6) mV y -49.9 (± 29.1) mV, respectivamente. Y menor en las estaciones de Transición del centro A que en las estaciones de Transición del centro B ($p<0.05$), con promedios de -118.5 (± 29) mV y -47.2 (± 36.9) mV, respectivamente. Por el contrario, el potencial rédox en las estaciones de Control

del centro A fue mayor que en las estaciones de Control del centro B ($p < 0.05$), con promedios de $34.2 (\pm 150.6)$ mV y $-38.7 (\pm 16.1)$ mV, respectivamente. Dentro del centro A el potencial rédox de las estaciones de Transición fue menor que en las estaciones de Control ($p < 0.05$), con promedios de $-118.5 (\pm 29.0)$ mV y $34.2 (\pm 150.6)$ mV, respectivamente (Fig. 12B). El tamaño medio de grano fue mayor en el centro A que en el B ($p < 0.05$), con promedios de $245.8 (\pm 120.4)$ μm y $76.0 (\pm 48.7)$ μm , respectivamente (Fig. 12C). La clasificación del tamaño del grano fue menor en el centro A que en el B ($p < 0.05$), con promedios de $1.9 (\pm 0.4)$ μm y $2.9 (\pm 0.5)$ μm , respectivamente (Fig. 12D). El porcentaje de arena fue mayor en el centro A que en el B ($p < 0.05$), con promedios de $97.2 (\pm 2.9)$ % y $69.0 (\pm 16.9)$ %, respectivamente (Fig. 12E). Mientras que, el porcentaje de fango fue menor en el centro A que en el B ($p < 0.05$), con promedios de $2.8 (\pm 2.9)$ % y $31.0 (\pm 16.9)$ %, respectivamente (Fig. 12F).

Según el análisis DISTLM el % de arena sería la mejor variable explicativa para las diferencias entre las comunidades bentónicas, mientras que, la mejor solución estaría dada por el conjunto de las variables; profundidad, temperatura, pH, Rédox, tamaño medio del grano, clasificación, % de arena, pH del agua superficial, temperatura y oxígeno disuelto del agua de fondo (Fig. 13, Tabla 4).

El indicador AMBI clasificó a las comunidades de ambos centros como ligeramente perturbadas, a excepción de la estación A5 clasificada como moderadamente perturbada y la estación A7 clasificada como no perturbada, ambas del centro A (Fig.14). En el centro A, las estaciones de Impacto tuvieron un mayor porcentaje de especies pertenecientes al grupo ecológico I, mientras que las estaciones de transición y control los grupos ecológicos I, II, III y IV presentaron un similar porcentaje de especies (Fig.15). El centro B, en todas las estaciones el mayor porcentaje de especies estuvo clasificado dentro del grupo ecológico III, seguido por el grupo ecológico IV (Fig. 16).

DISCUSIÓN

Entender los procesos y mecanismos que subyacen a la respuesta comunitaria frente a una perturbación resulta de gran importancia para la conservación de la biodiversidad^{55,95}. Los efectos de la mitilicultura sobre la diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos han sido previamente estudiados, sin embargo, la mayoría de los estudios se ha enfocado en describir los efectos sobre la diversidad alfa y beta, desde la perspectiva de la Teoría de Nicho^{42,79,80}. Muy poco se ha analizado sobre los procesos y mecanismos que determinan la respuesta comunitaria ante tal perturbación. El presente estudio reporta cambios en la diversidad alfa y beta, asociados a cultivos de mitílidos, los cuales estuvieron producidos principalmente por procesos de reemplazo de especies y mecanismos neutrales de deriva ecológica y dispersión azarosa limitada.

La diversidad alfa mostró un patrón opuesto con la distancia en ambos centros estudiados. En el centro A, alfa disminuyó con la cercanía al centro de cultivo, lo cual podría deberse a un mayor nivel de perturbación por enriquecimiento

orgánico e hipoxia. Estos resultados son similares a los obtenidos en previos estudios realizados en el Canal Caucahue, Isla de Chiloé⁹⁶ y en el Seno de Reloncaví⁷⁹. Por el contrario, en el centro B la riqueza de especies fue mayor en las estaciones más cercanas al centro de cultivo, mientras que el resto de los indicadores de alfa no mostraron diferencias con la distancia (Fig.2). Estos resultados son similares a los reportados por Wilding y Nickell (2013)⁵⁰ en centros de cultivos de la costa oeste de Escocia, quienes encontraron que la riqueza cercana a las líneas de cultivo de mitílidos (<5 m) fue 2.5 veces mayor comparado con sitios ubicados a una distancia de 64 m, lo cual se debería a la presencia de conchas en los sitios más cercanos a los cultivos. En este estudio la presencia de conchas no fue cuantificada, pero en general, las conchas fueron considerablemente más frecuentes y abundantes en las estaciones del centro A, donde la diversidad fue significativamente menor comparada con el centro B. Por otra parte, Sean *et al.*, (2022)⁹⁷, trabajando en un centro de mitilicultura en Îles de la Madeleine (Canadá), también encontraron mayor riqueza y abundancia en sitios cercanos a cultivos. Ellos sugieren que los cultivos serían trampas ecológicas para las especies que se congregan alrededor de ellos. El aumento en la riqueza de especies en los sitios más cercanos a los cultivos del centro B, podría ser explicado por un nivel de enriquecimiento orgánico y de hipoxia moderado, de acuerdo a los valores de potencial rédox⁴⁹ y al índice AMBI. Según este último, el centro B mostró un mayor porcentaje de especies depositívoras, tolerantes al enriquecimiento orgánico, en todas las estaciones, lo cual concuerda

con lo observado por Callier *et al.*, (2007)⁹⁸ para ambientes enriquecidos orgánicamente debido al cultivo de mitílidos. Por el contrario, un reciente estudio⁹⁹ relacionó negativamente el cultivo de mitílidos con la presencia de especies depositívoras, mientras que las especies filtradoras se relacionaron positivamente con los cultivos, aunque estas relaciones estarían fuertemente influenciadas por las condiciones hidrodinámicas. La presencia de sedimentos más finos en el centro B, sumado a un nivel de enriquecimiento orgánico moderado podrían permitir una mayor diversidad¹⁰⁰.

La diversidad beta entrega señales sobre los procesos y mecanismos que conducen los cambios en la biodiversidad, por lo cual enfocarse en ella es especialmente importante en comunidades que están sujetas a grandes fluctuaciones ambientales y perturbaciones¹⁰¹. Los resultados de esta investigación indican que la diversidad beta fue mayor entre los centros de cultivos que dentro de ellos. Esto puede deberse a las diferencias en el conjunto de variables ambientales entre ambos centros (filtro ambiental), a una limitación de la dispersión debido a una mayor distancia entre ellos y a diferencias en los niveles de perturbación por enriquecimiento orgánico proveniente de los cultivos de mitílidos. Dentro de cada centro, las comunidades de macroinvertebrados bentónicos mostraron diferencias significativas con la cercanía al cultivo de mitílidos, sugiriendo un gradiente de perturbación (disminución con la distancia al

centro de cultivo) que conduciría a un aumento en la diversidad beta¹⁰². La diversidad beta fue mayor dentro del centro A (69.4 %), que dentro del centro B (43.25 %), lo cual podría deberse a que el centro A presentó menores abundancias, es decir menor tamaño comunitario, lo que a su vez aumenta la fuerza de la deriva ecológica y el reemplazo de especies²⁵. En el centro B, el tamaño de grano del sedimento fue menor, esto explicaría en parte la mayor riqueza y abundancia observada, ya que sedimentos más finos albergan mayor riqueza y abundancia¹⁰⁰. Además, los niveles de perturbación por enriquecimiento orgánico e hipoxia serían menores en el centro B, que en el centro A, de acuerdo con los valores de potencial rédox que se registró en cada centro⁴⁹. Estudios previos han encontrado una alta disimilitud espacial en las comunidades bentónicas asociadas a áreas con cultivos de mitílidos, en la Isla de Chiloé, lo que ha sido atribuido a una alta heterogeneidad ambiental, en distintas escalas espaciales⁸⁰. Los resultados aquí muestran alta heterogeneidad ambiental entre los centros, ubicados a 30 km de distancia, pero no entre las estaciones dentro de los centros, ubicadas a 10-560 m de líneas de cultivo (Fig.12, Tabla 5). Excepto por el potencial rédox del sedimento, que fue la única variable ambiental que mostró una interacción significativa para los factores Centro y Distancia ($p < 0.05$). El potencial rédox fue significativamente menor en las estaciones de Impacto y Transición del Centro A que en las estaciones de Impacto y Transición del Centro B. El potencial rédox ha sido negativamente relacionado con el contenido de materia orgánica y con la concentración de

sulfuros en sitios con cultivos de Mitílidos en Canadá, donde se encontraron condiciones de hipoxia con valores de rédox de -50 mV⁴⁹. Según la clasificación de Hargrave *et al.*, (2008), los sedimentos de las estaciones de Impacto y Transición estarían en condiciones de Hipoxia B (-100 a -150 mV) en el centro A, y en condiciones de Hipoxia A (-50 a -100 mV) en el centro B, esto podría explicar en parte las diferencias encontradas en la diversidad de ambos centros.

El centro A presentó un alto porcentaje de especies raras (85 %), menor tamaño meta-comunitario (suma de todas las poblaciones de todas las especies registradas en el centro), un alto nivel de reemplazo de especies y mayor neutralidad en las estaciones de Impacto, lo cual puede reflejar un aumento en la deriva ecológica, debido a la condición hipóxica causada por enriquecimiento orgánico proveniente de los cultivos. Estos resultados son importantes a considerar, ya que cuando las comunidades presentan un alto porcentaje de especies raras, la Teoría Neutral de Biodiversidad y Biogeografía predice que la diversidad meta-comunitaria se perdería fácilmente y la recuperación sería más difícil y lenta²⁵.

Los cambios en la composición de especies de las comunidades bentónicas son escala dependientes¹⁰³. Legendre (2014)⁵⁹ recomienda utilizar los datos de presencia/ausencia para escalas espaciales mayores y datos de abundancia,

para escalas espaciales pequeñas. Los resultados de la presente investigación revelaron que el reemplazo de especies, así como la diferencia de riqueza casi en igual proporción, explicarían la disimilitud entre los centros A y B para datos de presencia/ausencia, según los índices de la familia de Podani. Sin embargo, el reemplazo explicaría una mayor proporción que el anidamiento según los índices de la familia Baselga. Estas diferencias en la proporción de reemplazo se debería a que el método de Podani es dependiente de la diferencia de riqueza, lo que no ocurre en el caso del método de Basela¹⁰⁴. El reemplazo puede reflejar la tolerancia ecológica o la amplitud de nicho de las especies, e implica la simultánea pérdida y ganancia de especies, debido a limitaciones impuestas por las características ambientales, competencia y eventos históricos. Mientras que, la diferencia de riqueza se refiere al hecho de que una comunidad tiene mayor número de especies que otra y puede reflejar diferencias en la disponibilidad de nichos entre las comunidades, pero también ser reflejo de una disminución en el número de especies, o de la presencia de barreras físicas⁶⁰. En este estudio, la diferencia de riqueza y el reemplazo de especies, estaría principalmente explicado por las características del sedimento y por distintos niveles de perturbación. El sedimento al ser más fino en el centro B (Tabla 4), permitiría una mayor riqueza producto del enriquecimiento orgánico en las estaciones de Impacto¹⁰⁰. Las diferencias en el tipo de sedimento entre los centros, impondría claras limitaciones a distintos tipos de especies generando una especie de “filtro ambiental”, lo cual se vio reflejado con el análisis de SIMPER, donde las especies

que más contribuyeron a la disimilitud de ambos centros fueron *Malletia chilensis* y *Thyasira sp.* Ambas especies tendrían una preferencia por sedimentos fango arenosos¹⁰⁵. El índice AMBI mostró un mayor porcentaje de especies sensibles (grupo ecológico I) en las estaciones de Impacto del centro A y un mayor porcentaje de especies tolerantes al enriquecimiento orgánico (grupo ecológico III) en todas las estaciones del centro B.

Las diferencias en el conjunto de variables ambientales, principalmente en las características granulométricas del sedimento, junto a una limitación de dispersión debido a la distancia, y a diferencias en el nivel de perturbación por enriquecimiento orgánico explicarían la mayor proporción de reemplazo de especies entre ambos centros. La heterogeneidad ambiental ha sido positivamente relacionada con la diversidad beta, ya que facilita la variación en la distribución, abundancia y dominancia de diferentes especies entre los ensambles¹⁰². Por otra parte, la dispersión ha sido negativamente relacionada con la diversidad beta. De esta manera, especies con alto potencial de dispersión tienden a homogeneizar las comunidades (disminución de la diversidad beta), mientras que especies con bajo potencial de dispersión conducirán a una mayor diferenciación comunitaria (aumento de la diversidad beta)¹⁰². La descomposición de la diversidad beta a través de la distancia, para los datos de abundancia, fue muy similar en ambos centros, con similar proporción de reemplazo y diferencia

de riqueza según los índices de Podani. Además, con una mayor proporción de reemplazo que anidamiento según Baselga. Mayor reemplazo de especies en comunidades asociadas a cultivos de mitílidos han sido previamente reportados en Portugal¹⁰⁶.

En este estudio, la diversidad beta de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los centros de cultivos de mitílidos, puede ser explicada tanto por mecanismos determinísticos como neutrales, y la importancia de uno u otro varió con la distancia a los centros de cultivo. En ambos centros de cultivo mecanismos determinísticos explicaron la diversidad beta en las estaciones más alejadas (estaciones Control), mientras que, mecanismos neutrales cobraron mayor importancia en los sitios más cercanos (estaciones de Impacto). Esto puede deberse a que la selección es favorecida en comunidades con grandes tamaños poblacionales y medioambientes relativamente estables, mientras que la deriva ecológica es favorecida en comunidades con pequeñas poblaciones y en medioambientes variables⁷.

En el centro A, la diversidad beta en los sitios más cercanos al cultivo fue explicada principalmente por mecanismos neutrales. Esto puede deberse a una mayor deriva ecológica, producto de una disminución en el tamaño comunitario debido a un mayor nivel de perturbación, por la cercanía a los cultivos, ya que la

deriva ecológica es más fuerte en pequeñas comunidades y bajo perturbaciones¹⁰⁷. Los resultados señalan que, además, en los sitios cercanos a los cultivos del Centro A, la diversidad alfa disminuyó significativamente con mayor dominancia y menor equidad (Fig.2), lo cual podría ser una señal de un aumento en la deriva ecológica, que causaría cambios en la abundancia relativa de las especies. Similares resultados fueron obtenidos por Myer *et al.*, 2015⁶⁵ quienes encontraron que los cambios comunitarios se debieron a un efecto de muestreo azaroso debido a la influencia de una perturbación sobre el tamaño comunitario⁶⁵. Comunidades que tienen una mayor capacidad de carga exhiben menor asimetría en la distribución de la abundancia de las especies, comparadas con comunidades con menor capacidad de carga²⁵. Posterior a una perturbación se ha descrito un aumento de la asimetría en la distribución de la abundancia de las especies⁷. El centro A mostró una mayor asimetría en la distribución de la abundancia de las especies comparado con el centro B. La neutralidad también fue mayor en las estaciones más cercanas al cultivo en el centro B, pero a diferencia del centro A, el tamaño comunitario y la riqueza también fueron mayores en estas estaciones. Es probable que las características del sedimento (grano más fino), junto con un aumento en la disponibilidad de alimento, proveniente de los desechos de los cultivos, hayan permitido el crecimiento comunitario y la colonización de especies tolerantes al enriquecimiento orgánico en el centro B.

La acuicultura tiene una gran importancia para el desarrollo económico y social, sin embargo, se ha cuestionado su sustentabilidad y rol en el sistema global de alimentación, ya que el cultivo de especies carnívoras hace que esta no sea sustentable a largo plazo; además el cultivo de especies de alto valor no erradica el problema del hambre a nivel mundial^{108,109}. Dado esto, la FAO ha recomendado la diversificación de especies cultivadas para mejorar la seguridad alimentaria a nivel nacional/Internacional. En este sentido, la mitilicultura puede desempeñar un papel vital en la alimentación, seguridad y desarrollo económico y social, con un menor costo ambiental y mayores beneficios en comparación con otras fuentes de proteína animal⁴⁴. Sin embargo, el cultivo de mitílidos puede generar impactos ambientales negativos, dependiendo de las condiciones del sitio y de la intensidad del cultivo⁴². En Chile, según el último informe ambiental de la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, en el año 2020, el 21% y 73% de los centros de cultivo presentaron condiciones anaeróbicas en las Regiones de los Lagos y Aysén respectivamente, de estos el 100 % correspondieron a cultivos de peces (salmónidos). Estos resultados son preocupantes, debido al alto nivel de endemismo presente en estas regiones^{110–113}. Respecto a los informes ambientales (INFAs), sólo 13 de las 612 INFAs realizadas entre los años 2019 y 2020 correspondieron a moluscos, aunque no presentaron condiciones de anaerobia, preocupa el bajo número de INFAs presentados, considerando que durante esos años la producción alcanzó las 379,096 y 399,097 toneladas por año respectivamente. En este estudio realizado durante el verano del año 2020,

el potencial rédox mostró valores negativos en todas las estaciones y en ambos centros (excepto en la estación A6). El límite de aceptabilidad para el potencial rédox es ≥ 50 mV según la normativa vigente, y de acuerdo con este criterio los centros evaluados se encontrarían en condiciones de anaerobia. La normativa ambiental vigente si bien exige el análisis de la macrofauna bentónica, sus resultados no son considerados en la calificación ambiental de los centros. Además, los análisis de la macrofauna están enfocados en los índices de diversidad alfa, no se considera la diversidad beta, ni gamma. Otro problema que presentan los estudios ambientales es la baja resolución taxonómica, lo cual genera una subestimación de la diversidad alfa. Avances en esta línea incluyen la incorporación de Indicadores como AMBI, que considera los grupos ecológicos de las especies, y un nivel de identificación a nivel de especie del 80 %, lo cual representa un desafío, dado que incluso en las familias reconocidas como indicadoras de perturbación, los vacíos taxonómicos son grandes, por ejemplo, la familia Cirratulidae, de las 27 especies citadas para Chile, 7 (26 %) son cuestionadas y requieren de mayor revisión taxonómica. En el caso de la Familia Capitellidae, de las 4 especies descritas para Chile, 3 (75 %) son cuestionadas y requieren una mayor revisión¹¹⁴. En este estudio, según el índice AMBI, todas las estaciones de ambos centros presentaron comunidades ligeramente perturbadas, excepto la estación de impacto A7, ubicada a 44 m de distancia de las líneas de cultivo, que mostró una comunidad no perturbada. A diferencia de AMBI, los otros indicadores de diversidad alfa mostraron señales de perturbación

para la estación A7, con menor riqueza, menor diversidad y mayor dominancia. Los resultados de AMBI para A7 estuvieron dados principalmente por las altas abundancias de *Polygordius sp.* Esta especie de poliqueto se encuentra asignado al grupo ecológico I, sin embargo, al igual que en este estudio, ha sido encontrada en altas y mayores abundancias en sitios con cultivos que en sitios de referencia, en el seno de Reloncaví⁷⁹, por lo cual el grupo ecológico asignado debería ser reevaluado.

Los invertebrados bentónicos son uno de los grupos más diversos a nivel mundial, sin embargo, entre un 30-34 % de las especies descritas a nivel mundial fueron considerados datos deficientes por la IUCN¹¹⁵. Taxónomos han señalado su preocupación de que muchas especies se extinguirán antes de incluso ser descubiertas y descritas. Las especies con poca capacidad de dispersión y alto grado de endemismo son las más amenazadas¹¹⁶. La diversidad de macroinvertebrados bentónicos en Chile aumenta de norte a sur, las regiones de Los Lagos y Aysén, donde se concentra la actividad acuícola, junto con la región de Magallanes albergan los mayores niveles de riqueza y endemismo^{110–113}. La pérdida de biodiversidad de invertebrados marinos tendrá repercusiones ecológicas, económicas y sociológicas en cascada, por lo cual su conservación tiene gran importancia⁷⁶. Los resultados de la presente investigación aportan antecedentes sobre la importancia de incluir la diversidad beta y modelos nulos

en los estudios sobre los efectos de la mitilicultura sobre las comunidades bentónicas.

CONCLUSIONES

Los cultivos de mitílidos pueden afectar la diversidad de las comunidades de invertebrados bentónicos de fondos blandos a distintas escalas espaciales. Evaluar los procesos y mecanismos que subyacen a la diversidad beta permiten una mejor comprensión de la respuesta comunitaria ante este tipo de perturbación y podría servir como herramienta cuantitativa ecológica para mejorar los planes de manejo y conservación, para el desarrollo de una acuicultura sustentable. Los resultados de este estudio muestran que:

- i) La diversidad alfa de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos mostró un patrón opuesto en los centros de cultivos de mitílidos estudiados. En A se incrementa y en B disminuye con la distancia.
- ii) Procesos de reemplazo de especies predominaron por sobre la diferencia de riqueza o el anidamiento.

iii) Mecanismos determinísticos fueron predominantes en los sitios más alejados de los cultivos de mitílidos, mientras que mecanismos neutrales fueron importantes en los sitios cercanos a los cultivos de mitílidos.

iv) El potencial rédox mostró mayores condiciones de hipoxia en el centro A que en el centro B, reflejando diferencias en el nivel de perturbación por enriquecimiento orgánico. Las características granulométricas del sedimento tendrían un efecto de filtro ambiental y podrían además afectar el tamaño y la respuesta comunitaria ante el enriquecimiento orgánico proveniente de los cultivos de mitílidos.

v) Las comunidades de macroinvertebrados bentónicas de los centros de cultivo de mitílidos estudiados mostraron estar levemente perturbadas según AMBI, pero los resultados de este índice pueden estar influenciados por la incorrecta asignación de grupos ecológicos.

Recomendaciones

i) Avanzar en la generación de conocimiento taxonómico, para una correcta evaluación de la diversidad de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos.

ii) Incluir la evaluación de la diversidad beta y gamma, en un contexto meta-comunitario.

iii) Incluir modelos neutrales en la evaluación de los efectos de perturbaciones sobre la diversidad de las comunidades bentónicas.

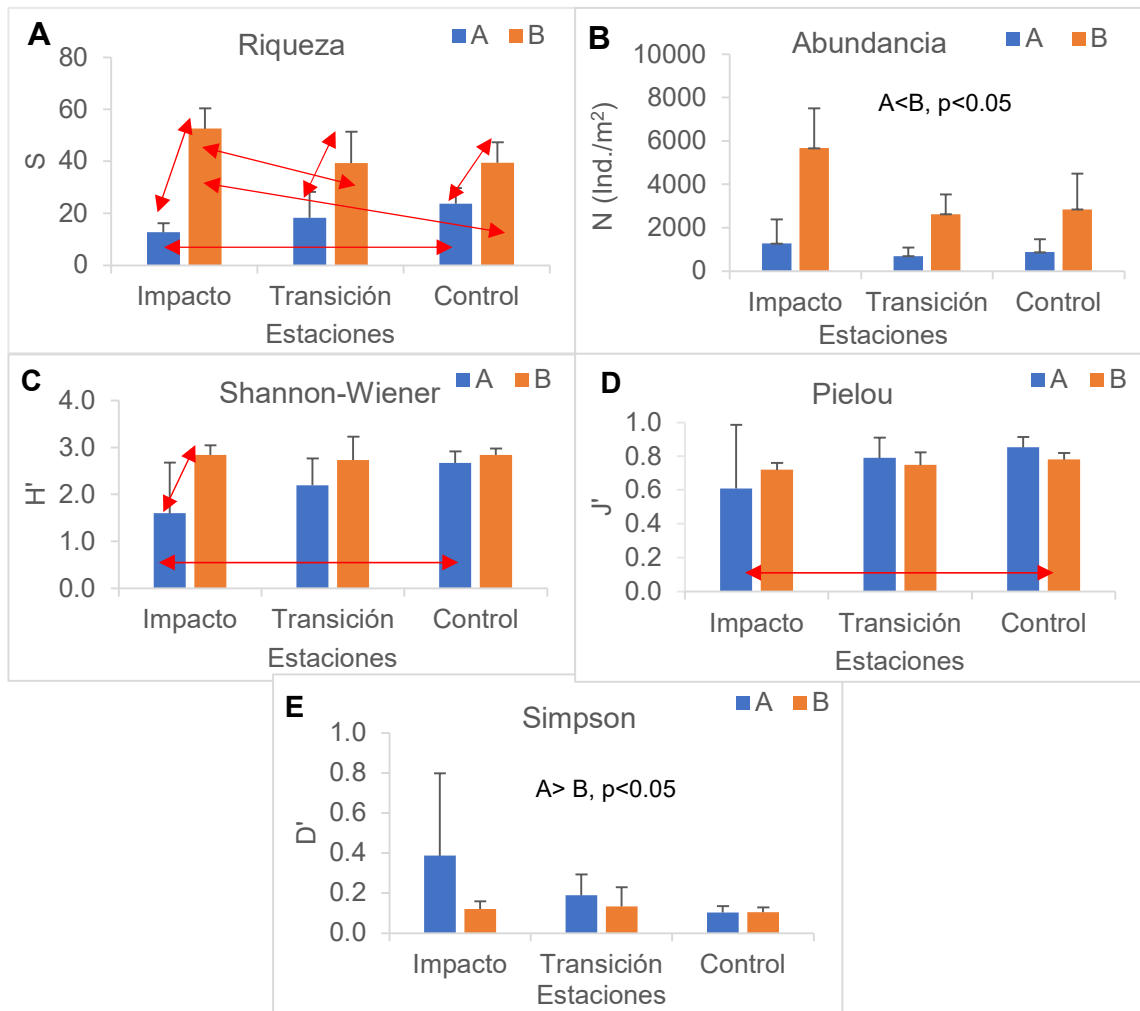


Figura 2. Diversidad Alfa: A. Riqueza, B. Abundancia, C. Shannon-Wiener, D. Pielou, E. Simpson: Promedio y desviación estándar de las estaciones agrupadas en Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (250-560 m) en los centros A (azul) y B (naranja). Se muestran las diferencias significativas según el análisis de PERMANOVA ($p < 0.05$). Flechas rojas indican diferencias significativas según las pruebas *a posteriori* de PERMANOVA ($p < 0.05$).

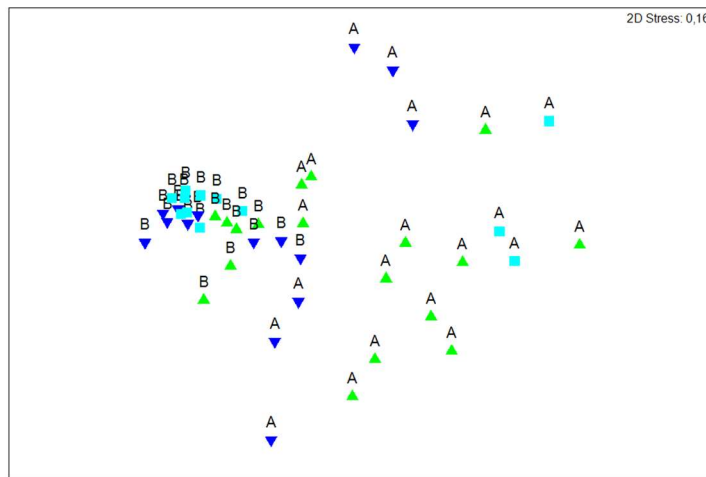


Figura 3. nMDS de la abundancia de macrofauna bentónica sobre una matriz de similitud de Bray-Curtis, previa transformación de datos a la raíz cuarta. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Transición (triángulos verdes), Control (triángulos invertidos azules), Impacto (cuadrados calipsos)).

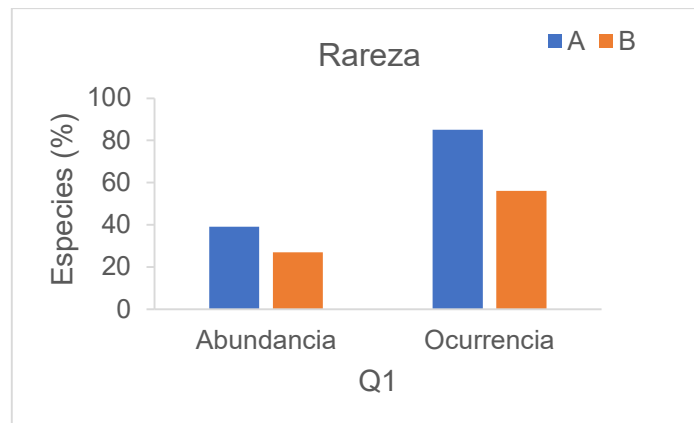


Figura 4. Rareza: Porcentaje de de especies raras según su abundancia y ocurrencia en el primer cuartil (Q1) del centro A (en azul) y B (en naranja).

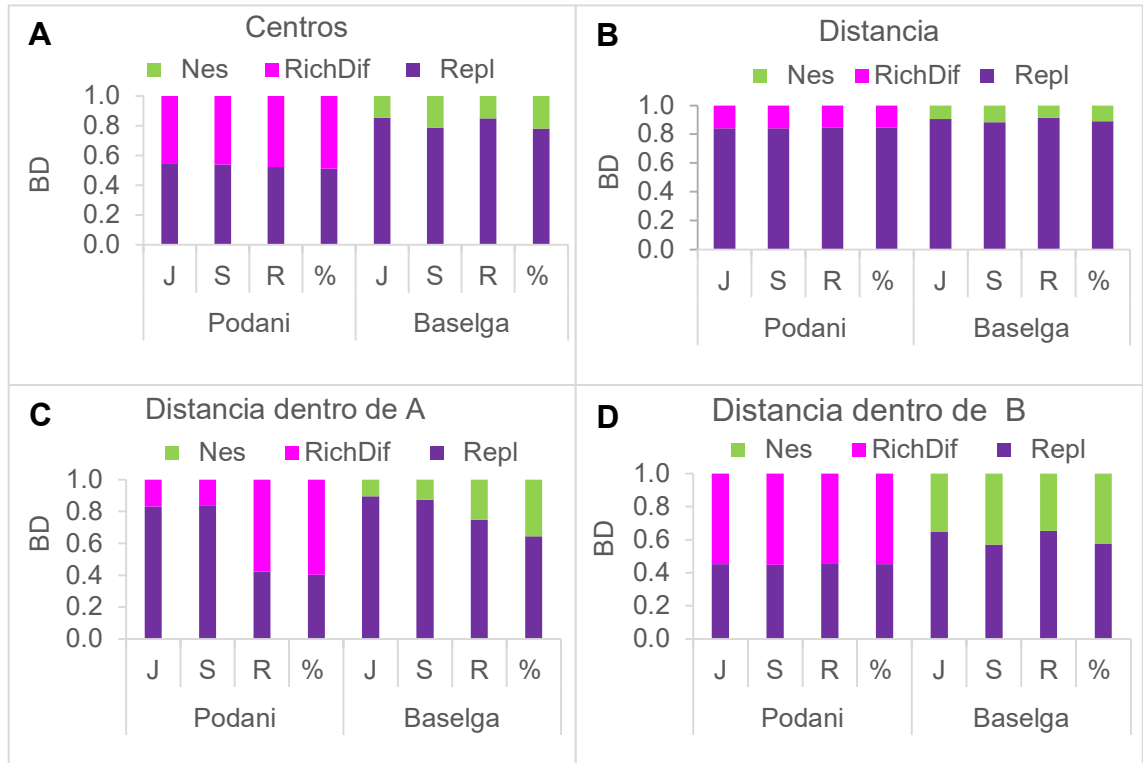


Figura 5. Particionamiento aditivo de Beta (BD) en anidamiento (Nes), Diferencia de Riqueza (RichDif) y Remplazo (Repl): A. Centros, B. Distancia, C. Distancia dentro de A, y D. Distancia dentro de B. Con los índices de Jaccard (J) y Sorensen (S) para los datos de presencia/ausencia y Ruzicka (R) y Porcentaje de Diferencia (%) para los datos de abundancia (datos previamente transformados a la raíz cuarta) según Podani y Baselga.

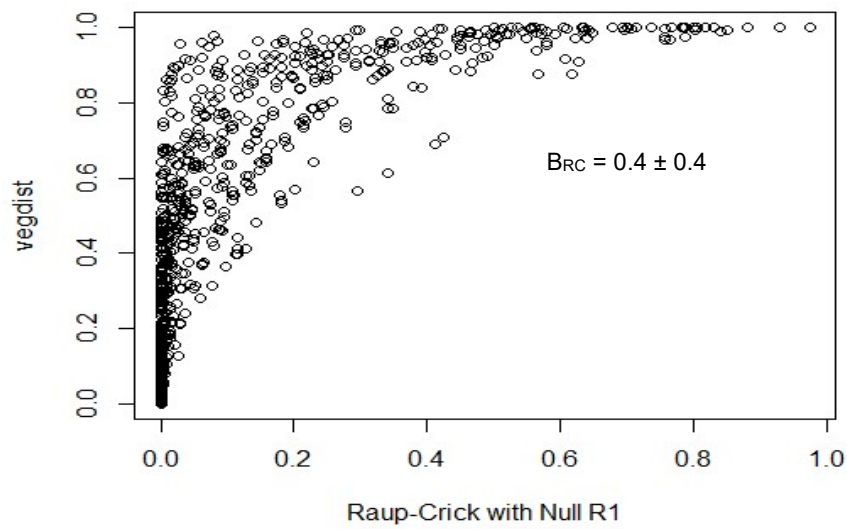


Figura 6. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras de los centros A y B.

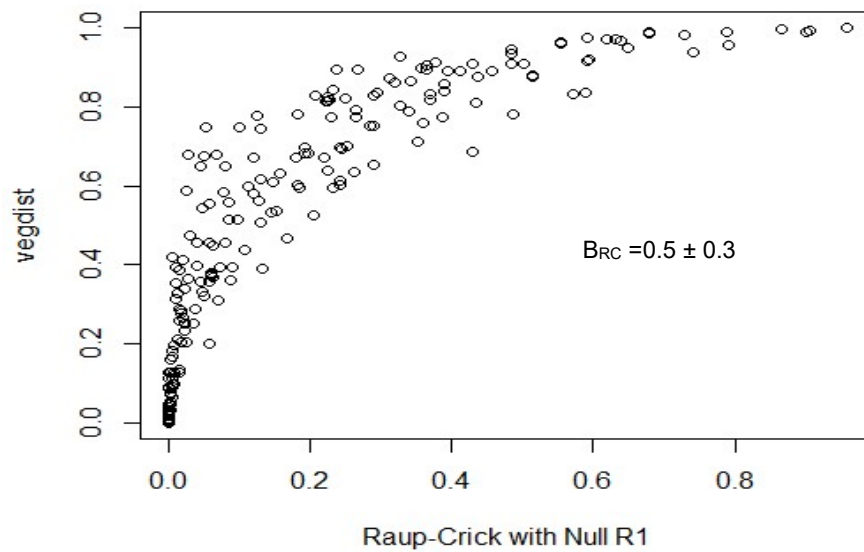


Figura 7. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras del centro A.

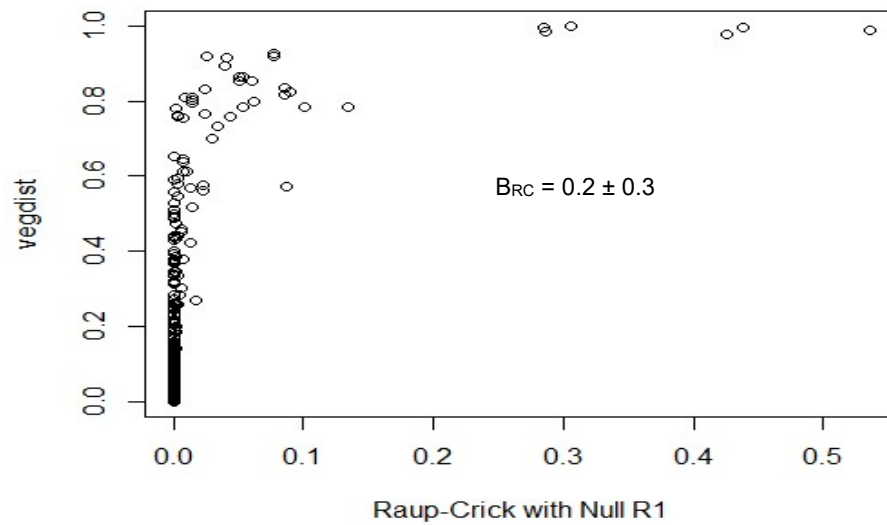


Figura 8. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia del total de muestras del centro B.

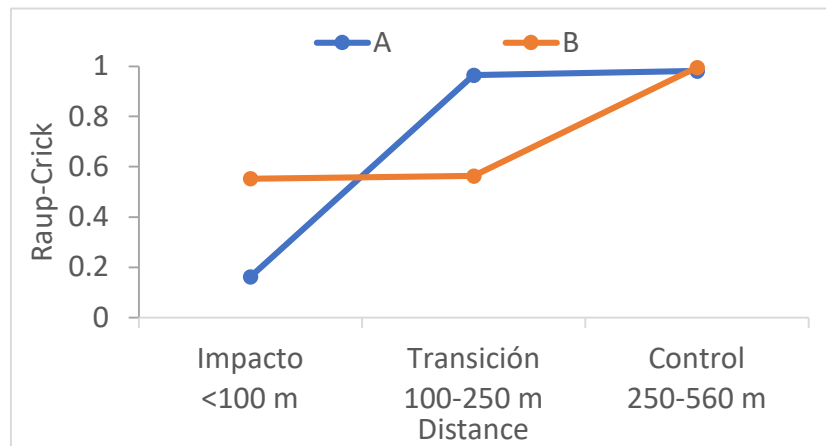


Figura 9. Modelo nulo de Raup-Crick (B_{RC}) para los datos de presencia/ausencia de los centros A (azul) y B (naranja), a través de la distancia.

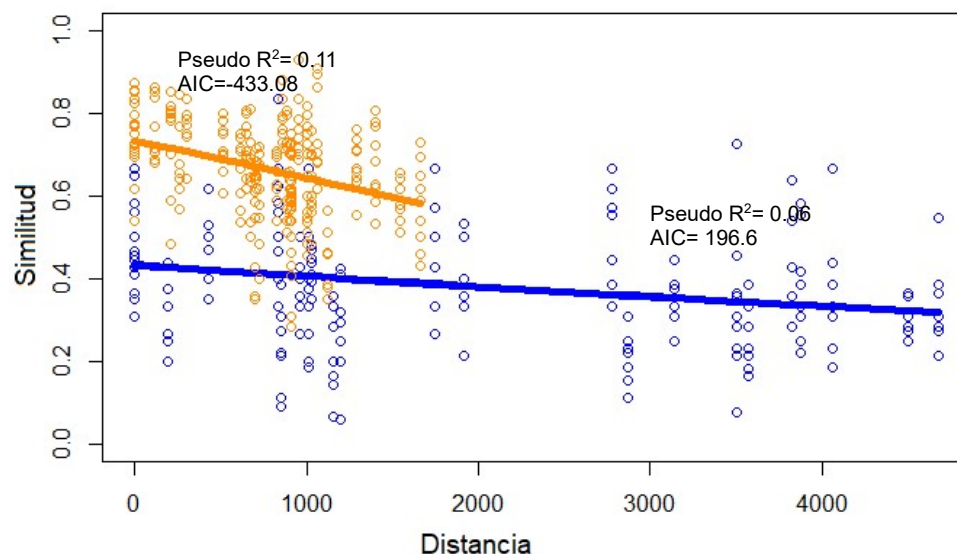


Figura 10. Decay-Model; Disimilitud a través de la distancia, para los centros A (en azul) y B (en naranja). Usando el modelo de Gompertz, con los valores de pseudo R^2 y del Akaike (AIC).

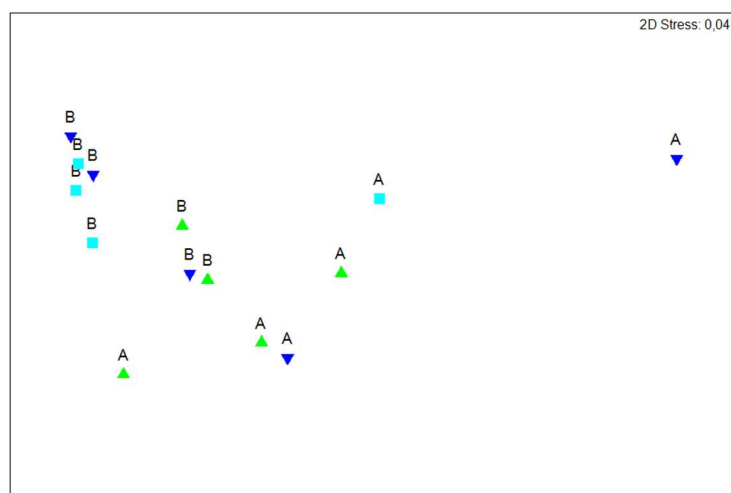


Figura 11. nMDS de las variables ambientales: profundidad (m), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH y Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (μm), clasificación (μm), arena (%) y fango (%); pH del agua superficial; temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo. En base a una matriz de distancia Euclidiana, previa normalización de datos. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Impacto (cuadrados calipsos), Transición (triángulos en verde) y Control (triángulos en azul)).

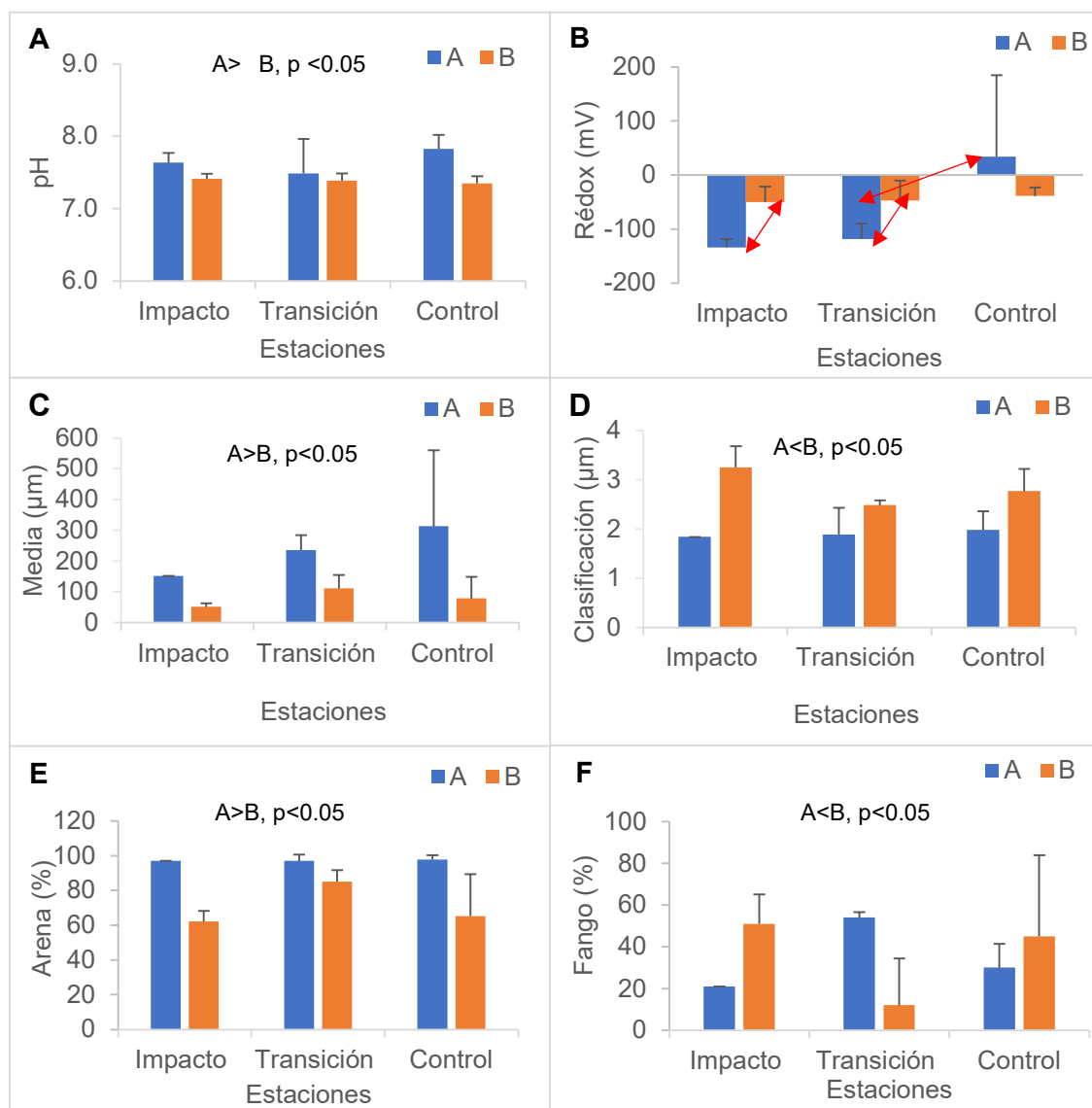


Figura 12. Variables del sedimento: A. pH, B. Rédox (mV), C. Media (μm), D. Clasificación (μm), E. Arena (%) y F. Fango (%): Promedio y desviaciones estándar de las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (250 -560 m) de los centros A (en azul) y B (en naranja). Se muestran las diferencias significativas según el análisis de PERMANOVA ($p < 0.05$). Flechas rojas indican diferencias significativas según las pruebas *a posteriori* de PERMANOVA ($p < 0.05$).

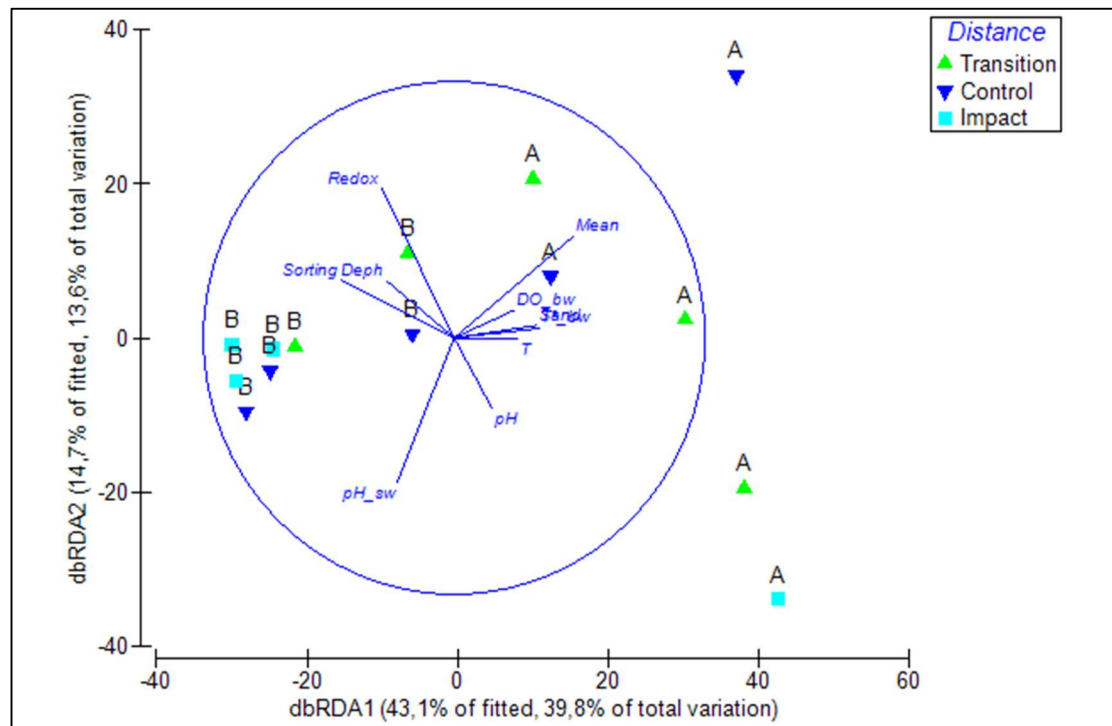


Figura 13. DISTLM de la abundancia usando una matriz de similitud Bray-Curtis (previa transformación de datos a la raíz cuarta) y el conjunto de variables ambientales; profundidad (m), temperatura (°C), pH, Rédox (mV), media (μm), clasificación (μm), arena (%), fango (%) del sedimento; pH del agua superficial (pH_{sw}), temperatura (T_{bw}) y oxígeno disuelto (DO_{bw}) del agua de fondo. Para los factores Centro (A y B) y Distancia (Impacto (cuadrados calipsos), Transición (triángulos en verde) y Control (triángulos en azul)).

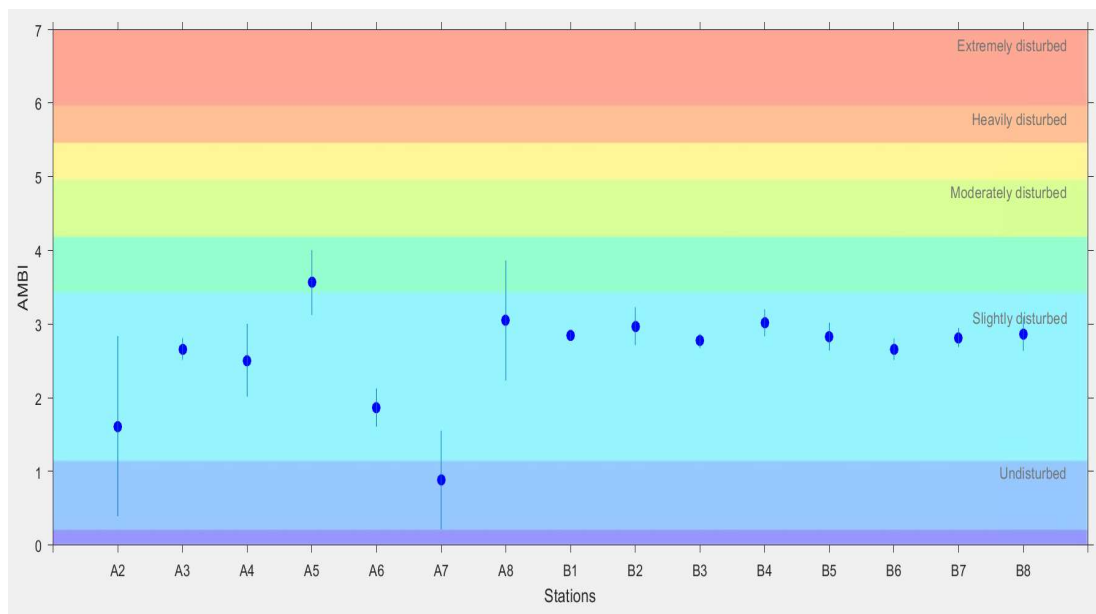


Figura 14. AMBI para cada estación de los centros A y B.

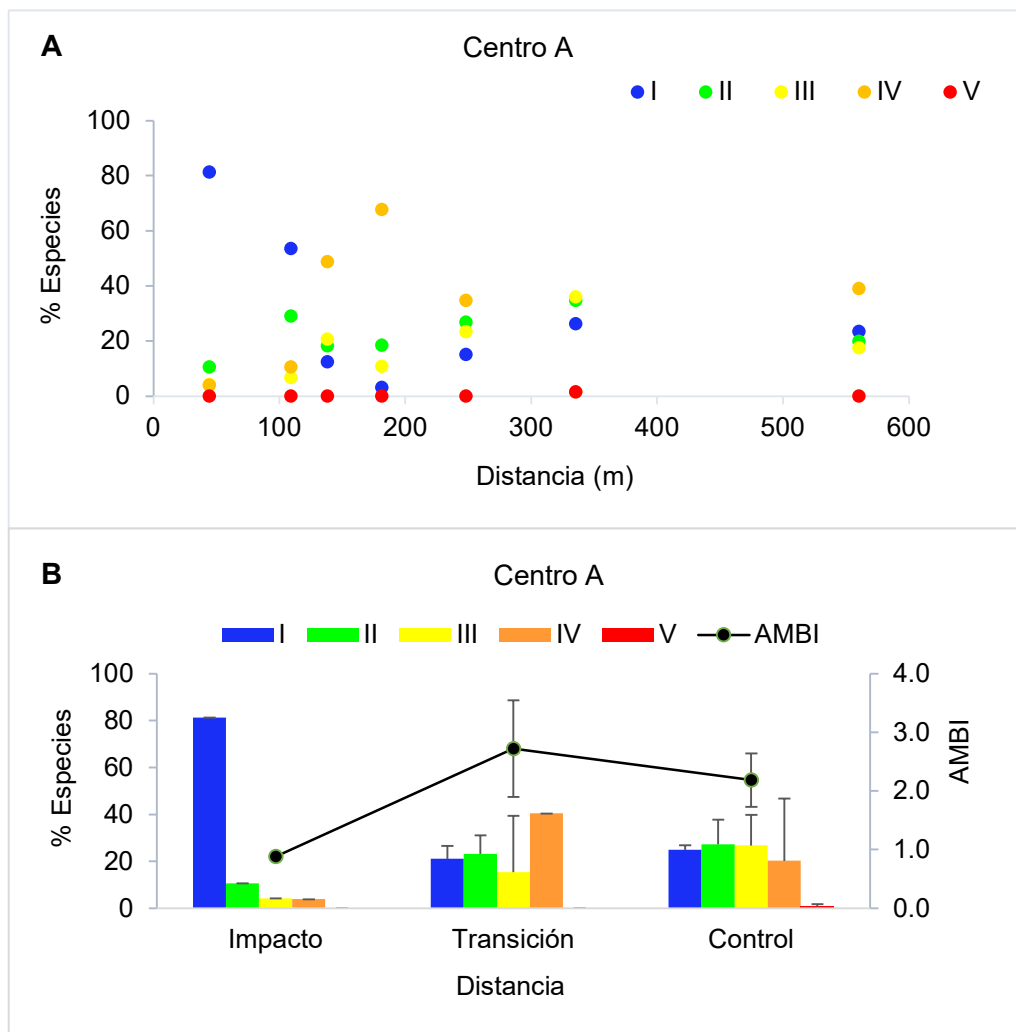


Figura 15. AMBI centro A: A. Porcentaje de especies por grupo ecológico a través de la distancia (m). B. Promedio y desviación estándar del porcentaje de especies por grupo ecológico, en eje principal, índice AMBI en eje secundario, de las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100 – 250 m) y Control (250-560 m).

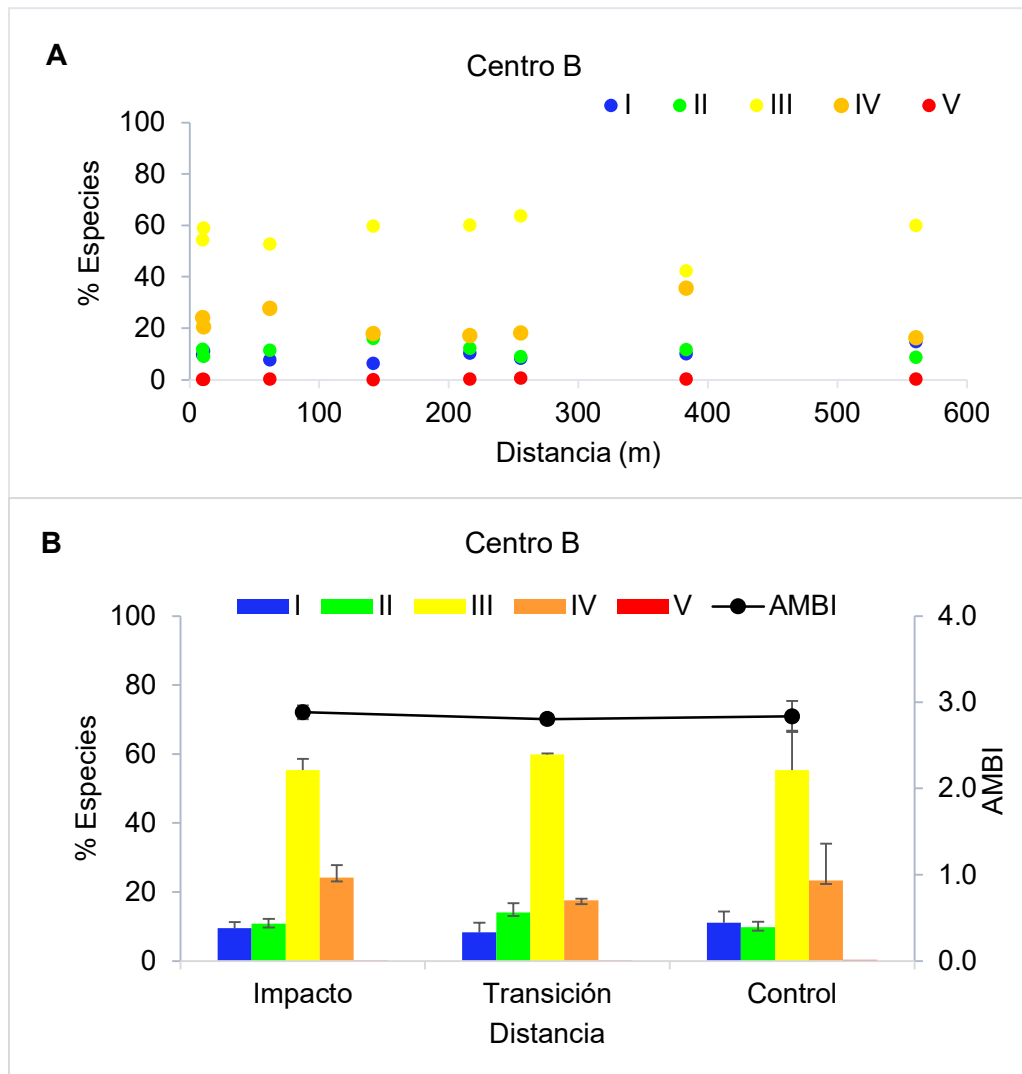


Figura 16. AMBI centro B: A. Porcentaje de especies por grupo ecológico, a través de la distancia (m). B. Promedio y desviación estándar del porcentaje de especies por grupo ecológico, en eje principal, índice AMBI en eje secundario, en las estaciones de Impacto (<100 m), Transición (100 – 250 m) y Control (250 -560 m).

Tabla 1. Estaciones de muestreo en los centros A y B, coordenadas, profundidad (m), distancia con las líneas de cultivo (m) y clasificación de la estación según la distancia en Impacto (<100 m), Transición (100-250 m) y Control (>250-560 m).

Centro	Estación	Coordenadas		Profundidad (m)	Distancia (m)	Distancia Clasificación
		Lat.	Long			
A	A2	-42.525	-73.449	22.6	109.0	Transición
	A3	-42.533	-73.449	57.0	248.0	Transición
	A4	-42.534	-73.454	78.8	560.0	Control
	A5	-42.540	-73.444	40.0	181.0	Transición
	A6	-42.541	-73.443	20.9	335.0	Control
	A7	-42.518	-73.481	22.0	44.0	Impacto
	A8	-42.520	-73.492	67.0	138.0	Transición
B	B1	-42.383	-73.562	55.0	141.7	Transición
	B2	-42.382	-73.560	67.0	61.8	Impacto
	B3	-42.381	-73.568	40.0	216.3	Transición
	B4	-42.382	-73.571	60.0	383.1	Control
	B5	-42.376	-73.563	66.7	255.6	Control
	B6	-42.374	-73.563	66.7	560.5	Control
	B7	-42.378	-73.553	73.3	10.8	Impacto
	B8	-42.378	-73.552	75.0	10.0	Impacto

Tabla 2. Diversidad alfa: promedio $\pm$ desviación estándar de la riqueza (S), Abundancia total (Nt), índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D'), para cada estación y distancia (Impacto, Transición y Control) de los centros A y B.

Estación	S	Nt	H'(ln)	J'	D'
A2	11.7 $\pm$ 4.9	656.7 $\pm$ 667.1	1.765 $\pm$ 0.460	0.762 $\pm$ 0.221	0.257 $\pm$ 0.145
A3	34.3 $\pm$ 1.5	1123.3 $\pm$ 20.8	3.013 $\pm$ 0.126	0.852 $\pm$ 0.027	0.079 $\pm$ 0.019
A4	21.0 $\pm$ 4.6	543.3 $\pm$ 150.1	2.737 $\pm$ 0.236	0.903 $\pm$ 0.026	0.086 $\pm$ 0.019
A5	14.3 $\pm$ 2.1	490.0 $\pm$ 140.0	2.092 $\pm$ 0.270	0.788 $\pm$ 0.083	0.188 $\pm$ 0.053
A6	26.3 $\pm$ 7.1	1200.0 $\pm$ 756.2	2.606 $\pm$ 0.297	0.801 $\pm$ 0.030	0.119 $\pm$ 0.040
A7	12.7 $\pm$ 3.5	1273.3 $\pm$ 1120.7	1.600 $\pm$ 1.080	0.608 $\pm$ 0.377	0.387 $\pm$ 0.411
A8	12.7 $\pm$ 1.5	476.7 $\pm$ 92.9	1.909 $\pm$ 0.280	0.755 $\pm$ 0.119	0.231 $\pm$ 0.094
Total	19.0 $\pm$ 8.9	823.3 $\pm$ 590.1	2.246 $\pm$ 0.656	0.781 $\pm$ 0.171	0.193 $\pm$ 0.177
Impacto	12.7 $\pm$ 3.5	1273.3 $\pm$ 1120.7	1.600 $\pm$ 1.080	0.608 $\pm$ 0.377	0.387 $\pm$ 0.411
Transición	18.3 $\pm$ 10.1	686.7 $\pm$ 401.2	2.195 $\pm$ 0.572	0.789 $\pm$ 0.120	0.189 $\pm$ 0.105
Control	23.7 $\pm$ 6.1	871.7 $\pm$ 605.9	2.671 $\pm$ 0.250	0.852 $\pm$ 0.061	0.103 $\pm$ 0.033
B1	31.3 $\pm$ 10.6	1896.7 $\pm$ 412.0	2.471 $\pm$ 0.600	0.719 $\pm$ 0.102	0.180 $\pm$ 0.127
B2	51.3 $\pm$ 10.7	5396.7 $\pm$ 2511.6	2.693 $\pm$ 0.197	0.687 $\pm$ 0.036	0.146 $\pm$ 0.038
B3	47.3 $\pm$ 7.8	3353.3 $\pm$ 574.5	2.995 $\pm$ 0.256	0.777 $\pm$ 0.034	0.087 $\pm$ 0.023
B4	34.0 $\pm$ 7.0	1196.7 $\pm$ 466.9	2.790 $\pm$ 0.021	0.797 $\pm$ 0.048	0.117 $\pm$ 0.020
B5	39.3 $\pm$ 10.3	3473.3 $\pm$ 2069.7	2.735 $\pm$ 0.111	0.752 $\pm$ 0.044	0.117 $\pm$ 0.022
B6	45.0 $\pm$ 1.7	3856.7 $\pm$ 552.2	3.007 $\pm$ 0.047	0.790 $\pm$ 0.019	0.080 $\pm$ 0.005
B7	51.3 $\pm$ 2.5	6206.7 $\pm$ 1824.5	2.979 $\pm$ 0.105	0.757 $\pm$ 0.023	0.092 $\pm$ 0.015
B8	55.0 $\pm$ 10.6	5403.3 $\pm$ 1831.9	2.858 $\pm$ 0.242	0.715 $\pm$ 0.032	0.124 $\pm$ 0.047
Total	44.3 $\pm$ 10.8	3847.9 $\pm$ 2099.8	2.816 $\pm$ 0.300	0.749 $\pm$ 0.055	0.118 $\pm$ 0.054
Impacto	52.6 $\pm$ 7.8	5668.9 $\pm$ 1846.9	2.843 $\pm$ 0.207	0.719 $\pm$ 0.040	0.121 $\pm$ 0.039
Transición	39.3 $\pm$ 12.1	2625.0 $\pm$ 914.6	2.733 $\pm$ 0.503	0.748 $\pm$ 0.075	0.133 $\pm$ 0.097
Control	39.4 $\pm$ 7.9	2842.2 $\pm$ 1659.0	2.844 $\pm$ 0.139	0.780 $\pm$ 0.040	0.105 $\pm$ 0.024

Tabla 3. PERMANOVA univariado de la riqueza (S), abundancia total (Nt), diversidad de Shannon-Wiener (H'), Equidad de Pielou (J') y dominancia de Simpson (D'). PERMANOVA multivariado para los datos de abundancia de cada taxa (N), previa transformación de datos a la raíz cuarta. Factores: Distancia (Impacto, Transición y Control) y Centro (A y B). Número de permutaciones = 999, matriz de similitud de Bray-Curtis. P(perm) <0.05 con asterisco.

Riqueza (S)						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Perm
Centro	1	14608	14608	56.362	0.001*	999
Distancia	2	1229	614.52	2.371	0.089	999
CentroxDistancia	2	2016.8	1008.4	38.906	0.024*	997
Res	39	10108	259.18			
Total	44	30096				
Abundancia total (Nt)						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
Centro	1	22437	22437	32.398	0.001*	997
Distancia	2	2884	1442	20.822	0.089	998
CentroxDistancia	2	2014.2	1007.1	14.542	0.226	998
Res	39	27009	692.54			
Total	44	65157				
Shannon-Wiener (H')						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
Centro	1	1902.2	1902.2	12.878	0.001*	999
Distancia	2	1327	663.48	44.917	0.019*	998
CentroxDistancia	2	1253.2	626.6	42.421	0.009*	997
Res	39	5760.8	147.71			
Total	44	9309.3				
Pielou (J')						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
Centro	1	295.68	295.68	30.164	0.106	999
Distancia	2	976.13	488.06	4.979	0.017*	999
CentroxDistancia	2	633.96	316.98	32.337	0.063	999
Res	39	3822.9	98.024			
Total	44	5148.5				
Simpson (D')						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
Centro	1	1847.8	1847.8	39.731	0.023*	998
Distancia	2	2517.5	1258.8	27.066	0.058	999
CentroxDistancia	2	1514.2	757.12	1.628	0.184	999
Res	39	18138	465.07			
Total	44	23427				
Abundancia (N)						
Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
Centro	1	25940	25940	15.373	0.001*	999
Distancia	2	9196.4	4598.2	2.725	0.001*	996
CentroxDistancia	2	8508	4254	2.521	0.001*	999
Res	39	65809	1687.4			
Total	44	1E+09				

Tabla 4. Variables ambientales: profundidad (m), temperatura T(°C), pH, Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (µm), clasificación (µm), arena (%), fango (%); pH del agua superficial (pH_sw); temperatura (°C) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo (T_bw y DO_bw).

Estación	Profundidad (m)	T (°C)	pH	Rédox (mV)	Media (µm)	Clasificación (µm)	Arena (%)	Fango (%)	pH_sw	T_bw (°C)	DO_bw (mg/L)
A2	22.6	12.3 ± 0.6	7.8 ± 0.1	-118.1 ± 42.2	274.6	1.5	100.0	0.0			
A3	57.0	11.6 ± 0.1	6.7 ± 0.1	-132.8 ± 37.7	166.5	2.7	91.4	8.6	7.9	12.6	9.5
A4	78.8	11.6 ± 0.1	7.7 ± 0.0	-99.3 ± 57	137.9	1.7	96.0	4.0	8.2	12.9	9.6
A5	40.0	11.6 ± 0.5	7.9 ± 0.2	-111.3 ± 12.4	235.3	1.6	98.9	1.1	7.9	13.2	9.8
A6	20.9	13.5 ± 1.0	8.0 ± 0.1	167.7 ± 5.1	488.3	2.3	99.7	0.3	8.1	13.3	9.3
A7	22.0	12.6 ± 0.5	7.6 ± 0.1	-134.0 ± 15.6	151.7	1.8	97.1	2.9	8.5	13.0	9.7
A8	67.0	11.6 ± 0.0	7.6 ± 0.0	-111.8 ± 28.8	265.9	1.8	97.4	2.6	8.1	12.6	9.7
Total	44.0 ± 22.6	12.1 ± 0.8	7.6 ± 0.4	-77.1 ± 106.7	245.8 ± 120.4	1.9 ± 0.4	97.2 ± 2.9	2.8 ± 2.9	8.1 ± 0.0	12.1 ± 0.4	8.4 ± 0.7
Impacto	22.0 ± 0.0	12.6 ± 0.5	7.6 ± 0.1	-134.0 ± 15.6	151.7 ± 0.0	1.8 ± 0.0	97.1 ± 0.0	2.9 ± 0.0	8.2 ± 0.0	12.3 ± 0.0	8.8 ± 0.0
Transición	46.7 ± 17.7	11.8 ± 0.4	4.5 ± 0.5	-115.5 ± 29.0	235.6 ± 49.1	1.9 ± 0.5	97.0 ± 3.8	3.0 ± 3.8	8.1 ± 0.0	11.8 ± 0.3	7.9 ± 0.5
Control	49.9 ± 31.7	12.5 ± 1.2	7.8 ± 0.2	34.2 ± 150.6	313.1 ± 247.7	2.0 ± 0.4	97.8 ± 2.6	2.2 ± 2.6	8.1 ± 0.0	12.4 ± 0.4	9.0 ± 0.4

Continuación Tabla 4.

Estación	Profundidad (m)	T (°C)	pH	Rédox (mV)	Media (μm)	Clasificación (μm)	Arena (%)	Fango (%)	pH_sw	T_bw (°C)	DO_bw (mg/L)
B1	55.0	11.6 ± 0.2	7.4 ± 0.1	-59.0 ± 49.1	141.5	2.4	89.8	10.2	7.9	14.1	10.4
B2	67.0	11.8 ± 0.4	7.4 ± 0.0	-78.1 ± 14.9	62.4	3.6	67.5	32.5	7.9	13.4	11.2
B3	40.0	11.5 ± 0.1	7.4 ± 0.1	-35.4 ± 24.2	79.3	2.6	80.3	19.7	7.8	13.8	10.8
B4	60.0	11.6 ± 0.1	7.3 ± 0.1	-44.9 ± 26.6	160.1	2.3	91.9	8.1	7.8	13.8	10.9
B5	66.7	11.6 ± 0.2	7.4 ± 0.0	-36.2 ± 9.8	33.1	3.1	44.7	55.3	7.9	13.6	11.3
B6	66.7	11.5 ± 0.1	7.4 ± 0.1	-34.9 ± 12.0	41.0	2.9	59.2	40.8	7.9	13.6	11.3
B7	7.3	11.5 ± 0.2	7.4 ± 0.1	-48.7 ± 26.9	51.7	3.4	63.4	36.6	7.9	13.8	11.0
B8	75.0	11.5 ± 0.1	7.4 ± 0.1	-22.8 ± 11.8	39.0	2.8	55.3	44.7	7.9	13.9	11.7
Total	63.0 ± 10.8	11.6 ± 0.2	7.4 ± 0.1	-45.0 ± 26.6	76.0 ± 48.7	2.9 ± 0.5	69.9 ± 16.9	31.0 ± 16.9	8.2 ± 0.1	11.6 ± 0.1	7.7 ± 0.2
Impacto	71.8 ± 3.6	11.6 ± 0.3	7.4 ± 0.1	-49.9 ± 29.1	51.0 ± 11.7	3.3 ± 0.4	62.1 ± 6.2	37.9 ± 6.2	8.2 ± 0.0	11.6 ± 0.1	7.8 ± 0.2
Transición	47.5 ± 8.2	11.6 ± 0.1	7.4 ± 0.1	-47.2 ± 36.9	110.4 ± 44.0	2.5 ± 0.1	85.1 ± 6.7	14.9 ± 6.7	8.2 ± 0.0	11.6 ± 0.1	7.7 ± 0.1
Control	64.5 ± 3.3	11.6 ± 0.1	7.3 ± 0.1	-38.7 ± 16.1	78.1 ± 71.1	2.8 ± 0.5	65.3 ± 24.2	34.7 ± 24.2	8.3 ± 0.0	11.6 ± 0.1	7.6 ± 0.3

Tabla 5. PERMANOVA univariado para variables ambientales: pH, Rédox (mV), media (μm), clasificación (μm), arena (%) y fango (%). y PERMANOVA multivariado para el conjunto de variables ambientales: profundidad (m), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH, Rédox (mV) del sedimento; granulometría: media (μm), clasificación (μm), arena (%) y fango (%); pH del agua superficial; y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua de fondo. Matriz de distancia euclidiana, previa normalización de datos. Número de permutaciones = 999. Factores: Distancia con niveles de Transición, Control e Impacto, y Centro con los niveles A y B. Nivel de significancia $P(\text{perm}) < 0.05$ con asterisco.

Variable	Fuente	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms
pH	Centro	1	73.229	73.229	8.798	0.008*	998
	Distancia	2	18.933	0.94664	11.373	0.308	999
	CentroxDistancia	2	30.787	15.393	18.494	0.186	999
	Res	39	32.461	0.83235			
	Total	44	44				
Rédox	Centro	1	12.077	12.077	19.702	0.158	999
	Distancia	2	11.15	55.749	90.945	0.002*	999
	CentroxDistancia	2	87.417	43.709	71.303	0.006*	999
	Res	39	23.907	0.613			
	Total	44	44				
Media	Centro	1	48.304	48.304	80.978	0.031*	995
	Distancia	2	11.261	0.56304	0.9439	0.400	999
	CentroxDistancia	2	0.73048	0.36524	0.61231	0.564	999
	Res	9	53.685	0.5965			
	Total	14	14				
Clasificación	Centro	1	62.826	62.826	13.813	0.008*	993
	Distancia	2	0.51484	0.25742	0.56597	0.585	999
	CentroxDistancia	2	0.85967	0.42983	0.94504	0.448	999
	Res	9	40.935	0.45483			
	Total	14	14				
Arena	Centro	1	60.493	60.493	14.526	0.006*	997
	Distancia	2	0.93825	0.46913	11.265	0.364	999
	CentroxDistancia	2	10.442	0.52209	12.537	0.344	998
	Res	9	3.748	0.41644			
Fango	Centro	1	60.493	60.493	14.526	0.008*	997
	Distancia	2	0.93825	0.46913	11.265	0.409	998
	CentroxDistancia	2	10.442	0.52209	12.537	0.325	999
	Res	9	3.748	0.41644			
	Total	14	14				
Conjunto	Centro	1	48.288	48.288	71.539	0.002*	998
	Distancia	2	16.914	84.569	12.529	0.294	999
	CentroxDistancia	2	21.897	10.949	16.221	0.155	999
	Res	8	53.999	67.499			
	Total	13	143				

**CAPÍTULO 2. MEGA PERTURBACIONES NATURALES CONDUCEN
CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE DEL
PEJESAPO *APHOS POROSUS*.**

Capitulo publicado en:

Vásquez C, Vera-Escalona I, Brante A, Silva F, Hernández-Miranda E. 2023.
Natural mega disturbances drive spatial and temporal changes in diversity and
genetic structure on the toadfish *Aphos porosus*. Scientific Reports 13(1):13902.
doi: 10.1038/s41598- 023-40698-1.

RESUMEN

Perturbaciones naturales pueden modificar las dinámicas de extinción-colonización, impulsando cambios en la diversidad y estructura genética de las poblaciones marinas. En la costa chilena (36°S, 73°O), el fuerte evento de hipoxia del 2008, producido por intensas surgencias costeras, y el mega terremoto-tsunami del 2010 provocaron la mortalidad masiva del pejesapo *Aphos porosus*. En este capítulo se evaluaron los efectos de ambas perturbaciones sobre la diversidad y estructura genética espaciotemporal de *A. porosus* en dos áreas vecinas, usando 13 microsatélites en individuos colectados entre los años 2008-2015. Los resultados mostraron que después de ambas perturbaciones las poblaciones de *A. porosus* mostraron menor diversidad genética, un tamaño poblacional efectivo reducido ($N_e < 20$), migración asimétrica y mayor estructura genética espacio-temporal. Estos hallazgos sugieren que las poblaciones locales de *A. porosus* aumentaron la dinámica de extinción-recolonización después de las perturbaciones, aumentando la deriva y flujo de genes, causando la pérdida de diversidad local y el aumento en la estructuración genética espacio-temporal. Se

sugiere que se necesita un seguimiento genético continuo, para evaluar el potencial riesgo de *A. porosus* frente a nuevas perturbaciones naturales y antropogénicas.

INTRODUCCIÓN

La diversidad genética es esencial para la supervivencia, adaptabilidad y evolución de las poblaciones¹¹⁷. Los eventos de mortalidad masiva provocados por fuertes perturbaciones naturales en los ecosistemas marinos pueden modificar la dinámica de extinción-colonización de las especies e impulsar cambios en la diversidad y la estructura genética espaciotemporal de las poblaciones, disminuyendo el tamaño de las poblaciones, afectando la conectividad y en última instancia, aumentando los efectos locales de la deriva genética, y flujo de genes^{118–120}.

Las especies marinas están expuestas a diferentes regímenes de perturbaciones naturales, especialmente en las costas del Pacífico Sureste, donde ocurren frecuentes surgencias hipóxicas y mega terremotos y tsunamis que son menos frecuentes pero más intensos^{121,122}. Varios estudios sugieren que el proceso de surgencia, más allá de las condiciones de estrés hipóxico generadas en períodos cortos, puede afectar la conectividad entre las poblaciones marinas locales, actuando como una barrera para la dispersión,

aumentando la estructura genética^{123–125}, como se observa, por ejemplo, en el pez *Sebastes thompsoni*¹²⁶. Por otro lado, los terremotos y tsunamis pueden promover el flujo de genes entre las poblaciones, aumentando la diversidad genética local y disminuyendo la estructura genética de la población, como se observó en la planta de pantano *Carex rugulosa* después del mega terremoto-tsunami ocurrido en 2011 en Japón¹¹⁸. Sin embargo, la respuesta de las especies a una misma perturbación puede ser extremadamente diversa y dependerá del régimen de perturbación (es decir, frecuencia, intensidad y extensión) y de las características de la historia de vida de las especies afectadas (es decir, potencial de dispersión, tamaño de la población y tiempo generacional)¹²⁷.

En la costa del centro-sur de Chile (34°-39°S) dos fuertes perturbaciones naturales afectaron una extensión de aproximadamente 500 km de costa; el 3 de enero de 2008 un evento de surgencia-hipóxica ($< 0.5 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$ en la columna de agua) provocó la mortalidad masiva de organismos pelágicos y bentónicos, principalmente especies de peces en la Bahía de Coliumo^{128,129}. El 27 de febrero de 2010 un mega terremoto-tsunami (8.8 Mw, el sexto terremoto más fuerte desde 1900) afectó la costa del Centro-Sur de Chile, levantando parte del litoral en más de 3 m, generando un maremoto con olas de hasta 14 m, que devastó extensas áreas de fondos marinos costeros, modificando los ambientes bentónicos y costeros y provocando una mortalidad masiva de diferentes

especies de los hábitats intermareales y submareales, impactando fuertemente a la Bahía de Coliumo^{36,130,131}. Ambas perturbaciones, presentaron diferentes grados de magnitud a lo largo del área afectada, creando un paisaje parcheado complejo que afectó principalmente a la Bahía de Coliumo y, en menor medida, a la zona norte circundante de la plataforma de Itata. En la plataforma de Itata, el evento de surgencia hipóxica disminuyó el oxígeno disuelto en la superficie, pero los valores se mantuvieron en niveles de normoxia ($>2 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$) en el fondo marino, y durante el mega terremoto el tsunami fue menos destructivo, con altura de ola casi la mitad que en la Bahía de Coliumo²³ (Fig. 1).

El pejesapo *Aphos porosus* (Valenciennes, 1837) fue una de las especies más afectadas por el evento de surgencia hipóxica de 2008 y por el mega terremoto-tsunami de 2010. *Aphos* es un género monotípico, y *A. porosus* es la única especie de la familia Batrachoididae presente en Chile¹³³. Este pez bentónico-demersal se distribuye en el Pacífico Sudoccidental, entre 3°-53°S, desde Puerto Pizarro, Perú hasta el Estrecho de Magallanes, Chile, y desde la costa hasta el ambiente demersal somero (0-100 m)¹³⁴⁻¹³⁶. *A. porosus* presenta un tiempo generacional de 3 años, con un período reproductivo durante la temporada austral de primavera-verano y cuidado biparental. Las hembras eligen un sitio protegido en pozas intermareales y rocosos submareales, donde depositan hasta 167 huevos que luego son fecundados por un macho. El macho ayuda a la

hembra a desovar y aparentemente secreta una sustancia adhesiva que ayuda a que los huevos se adhieran a la roca, además protege los huevos emitiendo gruñidos. Los estados embrionario y larval se desarrollan adheridos a las rocas hasta el día 65, luego una vez liberados como larvas nadadoras, continúan asociados al fondo marino^{137,138}. El largo tiempo generacional y las larvas sin comportamiento pelágico hacen que esta especie sea vulnerable a las perturbaciones naturales y antropogénicas debido a su bajo potencial de dispersión¹³⁷.

El evento de surgencia-hipóxica de 2008 y el mega terremoto-tsunami de 2010 ocurrieron durante la época reproductiva de *Aphos porosus*, en los meses de enero y febrero, afectando severamente las áreas donde la especie pone sus huevos y se desarrollan las larvas. Los estudios indican que después del fuerte afloramiento hipóxico de 2008, la densidad de población promedio de *A. porosus* disminuyó drásticamente un 75 % y un 54 % en la Bahía de Coliumo y en la Plataforma del Itata, respectivamente, en comparación con el año 2007 antes de esta perturbación¹³⁷. Dos años más tarde, después del mega terremoto-tsunami de 2010, la densidad de población promedio de *A. porosus* volvió a disminuir drásticamente en un 83 % y un 64 % en la Bahía de Coliumo y en la Plataforma de Itata, respectivamente, en comparación con el año 2009 antes de esta perturbación.

El principal objetivo de este estudio fue evaluar los efectos de dos perturbaciones naturales fuertes, el evento de surgencia-hipóxica de 2008 y el mega terremoto-tsunami de 2010, sobre la diversidad y estructura genética del pejesapo *Aphos porosus*. Para ello, se analizaron marcadores microsatélites de individuos de poblaciones locales después de los dos disturbios (período 2008-2015) en Bahía Coliumo y Plataforma del Itata, dos localidades vecinas que sufrieron distintos niveles de impacto debido a sus características geomorfológicas (Fig. 1). Se plantea como hipótesis que ambas perturbaciones afectaron la diversidad y estructura genética de *A. porosus*, a través de mecanismos neutrales de deriva y dispersión. De esta forma se predice que dado el bajo potencial de dispersión y el largo tiempo generacional de *A. porosus*, la diversidad genética local disminuiría después de las perturbaciones y que la estructura genética aumentaría entre las dos áreas.

METODOLOGÍA

Área de Estudio

Se recolectaron un total de 565 individuos de *Aphos porosus* entre los años 2008-2015 en la Bahía de Coliumo y en la Plataforma del Itata (Fig.1). Los muestreos bentónicos se realizaron cada tres meses utilizando una red de arrastre Agassiz modificada (1 m de ancho x 1 m de largo x 30 cm de alto, revestida con una red “nudo a nudo” de 5 mm). Todos los muestreos se realizaron con el R.V. Kay–Kay I y R.V. Kay–Kay II (Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción). Se estandarizó la densidad de población (individuos m^{-2}) de acuerdo a la cantidad de peces capturados en cada arrastre en relación al área barrida^{40,128,131,137}. Todos los individuos colectados fueron genotipados usando 18 marcadores microsatélites, desarrollados previamente por Silva *et al.* (2015)¹³⁹. Todos los métodos utilizados en este estudio se realizaron de acuerdo con los lineamientos y normas bioéticas de Chile. El protocolo de eutanasia física para peces recolectados moribundos se desarrolló de acuerdo con el “Manual de Normas de Bioseguridad y Riesgos Asociados de FONDECYT-CONICYT” y sus referencias.

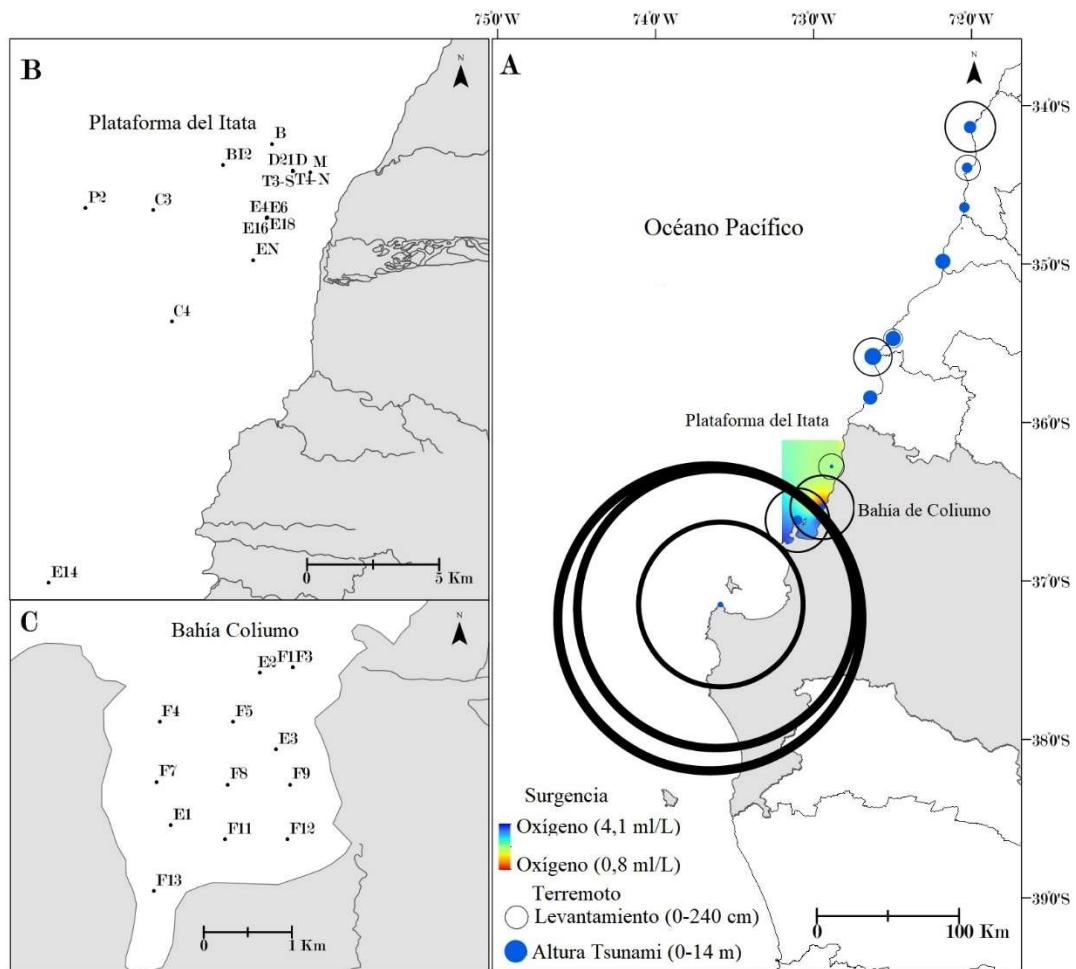


Figura 1. Mapa del área de estudio; A. Costa SO del Pacífico, centro-sur de Chile, surgencia-hipóxica del 2008 con gradiente de concentración superficial de oxígeno disuelto (mL/L) altos en azul y bajos en rojo¹²⁸, levantamiento del mega terremoto del 2010 (cm) con círculos negro de tamaño proporcional y la altura del tsunami (m) con un círculo de tamaño proporcional en azul¹³². B y C. Estaciones de muestreo en Plataforma de Itata. y Bahía Coliumo, respectivamente Región del Bío Bío (36°S, 72°O).

El genotipado de microsatélites y la detección de errores de amplificación se realizaron locus por locus utilizando el procedimiento automático con corrección manual de Geneious v7.1¹⁴⁰. La presencia de alelos nulos y otros errores de genotipado se evaluaron con MICRO-CHECKER v2.2.3¹⁴¹. Se evaluaron las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y el desequilibrio de ligamiento (LD) para cada loci por localidad y año utilizando un algoritmo de cadena de Markov¹⁴² con desmemorización = 1000, lotes = 100, iteraciones por lote = 1000 en GENEPOP v4.7+^{143,144}. Debido a múltiples comparaciones, aplicamos una corrección de Bonferroni a los valores p de HWE y LD, con un nuevo valor $p = 0.004$.

Las desviaciones de las expectativas neutrales se evaluaron con el método bayesiano implementado en BayeScan v2.1¹⁴⁵, utilizando un Número de ejecuciones piloto = 20, Longitud de quemado = 50,000, Número de iteraciones de salida = 100,000, y Tamaño del intervalo de reducción = 10. Para corregir las pruebas múltiples, el programa calcula los valores q en función de la probabilidad posterior de cada locus. Los valores $q < 0.05$ y los valores α significativamente > 0 sugieren una selección diversificada, mientras que los valores $q < 0.05$ y los valores α significativamente < 0 sugieren una selección equilibrada o purificadora.

Las estimaciones de diversidad genética intrapoblacional sobre todos los loci por localidad y año se evaluaron a través de Número de alelos (N_a) = Número de alelos diferentes; Números de alelos privados (N_{ap}) = Número de alelos exclusivos de una sola población; Número de alelos comunes (N_{ac}) = Número de alelos comunes localmente (frecuencia $\geq 5\%$), que se encuentran en el 50 % o menos de las poblaciones; heterocigosidad observada (H_o) y heterocigosidad esperada corregida (uHe). Todos los índices se estimaron en GenAlex v6.5¹⁴⁶ de acuerdo con Hartl y Clark (1989), y Peakall y Smouse (2012)¹⁴⁶. Las comparaciones entre localidades y años antes y después de las perturbaciones (cuando fue posible) se realizaron con la prueba t de dos muestras asumiendo varianzas desiguales en Excel, aplicando una corrección de Bonferroni, para resolver problemas con comparaciones múltiples. El tamaño efectivo de la población (N_e) para ambas localidades se estimó con NeEstimator v2.1¹⁴⁷, usando el Modelo II del método temporal de Nei y Tajima (1981)¹⁴⁸, con un intervalo de confianza de Jackknife de 95% y PCrit = 0.020, asumiendo un tiempo de generación de tres años según un estudio previo¹³⁷. Los individuos recolectados en Bahía de Coliumo en 2008 fueron eliminados de este análisis, para poder comparar entre ambas localidades, ya que los individuos recolectados en 2008 en la Plataforma de Itata fueron insuficientes para el análisis genético. Así, se consideró a los individuos del año 2009 como generación 0 y al año 2015 como generación 2.

Para evaluar la estructura genética espacial y temporal se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) con GenAlex v6.5¹⁴⁶, que permite visualizar la diferenciación genética entre localidades (Bahía de Coliumo y Plataforma del Itata) y en el tiempo (2008-2015). Luego, se realizó un análisis de conglomerados con STRUCTURE v2.3¹⁴⁹, para inferir la estructura poblacional entre las dos localidades y años. Se utilizó un modelo mixto, con $k = 1$ a $k = 15$, cada uno con 10 repeticiones, quema = 50,000 pasos, repetición = 1,000,000 pasos y LocPrior = 0. La selección de k se realizó con el mayor valor de Delta K ¹⁵⁰ en Structure Harvester¹⁵¹. Las réplicas del análisis de conglomerados se alinearon con CLUMPP v1.1.2¹⁵², y luego se trazaron con DISTRUCT¹⁵³. Luego se contrastó el número de clúster genéticos o poblaciones (k) inferidas con STRUCTURE con un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA), utilizando el método de la distancia = Número de alelos diferentes (F_{ST}), Número de permutaciones = 999, considerando 14 poblaciones dentro de 3 grupos; 1 = Bahía de Coliumo (con los años 2008-2011 anidados), 2 = Bahía de Coliumo (con los años 2012-2015 anidados) y 3 = Plataforma del Itata (con los años 2009-2015 anidados) con Arlequin v3.5¹⁵⁴. Además, se realizaron pruebas de F_{ST} pareadas entre 14 poblaciones, utilizando el método de distancia = Número de alelos diferentes (F_{ST}), Número de permutaciones = 999, aplicando correcciones de Bonferroni, para resolver problemas de comparaciones múltiples. El F_{IS} se estimó para cada localidad y año, siguiendo el método de Weir y Cockerham (1984) en GENEPOP v4.7^{51,34,135,146}.

El flujo de genes entre la Bahía de Coliumo y la Plataforma de Itata, la tasa reciente de migración por generación (m) y la probabilidad posterior de la distribución ancestral individual de los inmigrantes se estimaron a través de un método bayesiano implementado en BayesASS v3.0¹⁵⁶, configurando los siguientes parámetros: generador de semillas $s = 100$, iteraciones $l = 10,000,000$ - $100,000,000$, quema = $1,000,000$, intervalos de muestreo $n = 100$, frecuencias alélicas $a = 0.30$, coeficiente de consanguinidad $f = 0.50$ y tasa de migración $m = 0.10$. La convergencia de los CMCM se revisó en Tracer v1.7¹⁵⁷.

RESULTADOS

Entre los 18 loci, 5 presentaron alelos nulos y fueron eliminados de los análisis, junto con 118 individuos que presentaron errores de amplificación. Por lo tanto, se utilizaron para los análisis un total de 13 loci y 447 individuos recolectados entre 2008 y 2015 (305 individuos de la Bahía de Coliumo y 142 individuos de la Plataforma del Itata; Tabla 1). Se observaron desviaciones de HWE en la Bahía de Coliumo y la Plataforma de Itata en todos los años, excepto durante el 2010 en la Plataforma de Itata. Bahía de Coliumo mostró mayores desviaciones de HWE que la Plataforma del Itata, las que aumentaron entre los años 2014 y 2015 (Suplementario, Tabla 1). También se observaron LD en la Bahía de Coliumo en todos los años excepto en 2011 y en la Plataforma de Itata en los años 2009, 2014 y 2015 (Suplementario, Tabla 2). Además, se demostró que 8 de los 13 loci estaban bajo selección de equilibrio o purificación (Suplementario, Tabla 3).

La diversidad genética de *Aphos porosus* mostró diferencias entre y dentro de las localidades, en los años posteriores a los disturbios; Bahía Coliumo mostró una menor heterocigosidad observada que Plataforma del Itata en los años 2009

y 2010 (Tabla 1 y Suplementario Fig. 1). En Bahía de Coliumo, el número de alelos (N_a) fue significativamente menor después del 2008 (año de hipoxia) que el observado en los años 2009, 2013, 2014 y 2015 ($p < 0.004$). De manera similar, la heterocigosidad observada (H_o) y la heterocigosidad esperada corregida (uHe) fueron significativamente menores después de 2008 (año de hipoxia) y 2010 (año de mega terremoto-tsunami) que, en 2013, 2014 y 2015 ($p < 0.004$), mientras que, en la Plataforma de Itata, el número de alelos (N_a) fue significativamente más bajo después de 2010 (año del mega terremoto-tsunami) que en 2009 ($p < 0.004$) (Tabla 1, Suplementario Fig. 1 y Tabla 4). En ambas localidades el coeficiente de endogamia (F_{IS}) presentó valores negativos en todos los años estudiados (Tabla 2). La media armónica del tamaño efectivo de la población entre las generaciones 0 y 2 (2009 y 2015) fue $N_e = 17.4$ (95 % IC 10.0-29.9) y $N_e = 19.1$ (95 % IC 11.0-34.1) para Bahía de Coliumo y Plataforma del Itata, respectivamente. (Suplementario, Tabla 5).

En el análisis de PCoA, los ejes 1 y 2 explicaron el 44 % de la varianza total, revelando 3 grupos: (1) Bahía de Coliumo años 2008-2012, (2) Bahía de Coliumo años 2013-2015 y (3) Plataforma de Itata, todos los años incluidos (Fig. 2). Este agrupamiento fue concordante con los resultados obtenidos en STRUCTURE que arrojaron un $k = 3$: (1) Bahía Coliumo años 2008-2011; (2) Bahía Coliumo años 2012-2015, y (3) Plataforma del Itata, todos los años incluidos (Fig. 3A). El

análisis jerárquico de STRUCTURE mostró una subestructura temporal en (1) Bahía Coliumo, con $k = 3$ (2008, 2009-2010 y 2011) (Fig. 3B); y (2) Bahía Coliumo con $k = 4$ (2012, 2013, 2014 y 2015) (Fig. 3C). A diferencia de la plataforma de Itata, donde no se encontró ninguna subestructura temporal (Fig. 3D).

Los resultados del análisis AMOVA revelaron 3 grupos = 1.17 %; (1) Bahía de Coliumo (años 2008-2011), (2) Bahía de Coliumo (años 2012-2015) y (3) Plataforma de Itata (todos los años incluidos) ($F_{CT} = 0.012$, $p < 0.05$). Entre poblaciones dentro de grupos = 3.52%; ($F_{SC} = 0.036$, $p < 0.05$), y entre individuos dentro de poblaciones = -27.27% ($F_{IS} = -0.286$, $p > 0.05$) (Tabla 3). Los análisis de F_{ST} por pares de todas las poblaciones fueron significativos ($p < 0.0001$) pero extremadamente pequeños (0.011-0.077); la diferenciación genética entre Bahía de Coliumo y Plataforma del Itata fue mayor en 2012 y 2013 ($F_{ST} = 0.071$ y $F_{ST} = 0.050$ respectivamente). La mayor diferencia dentro de la Bahía de Coliumo se observó entre el 2008 (año de hipoxia) y los años 2013 y 2015 ($F_{ST} = 0.076$ y $F_{ST} = 0.077$, respectivamente). En la Plataforma de Itata, la mayor diferencia se observó entre los años 2012 y 2013 ($F_{ST} = 0.039$), pero en general las diferencias interanuales fueron menores en comparación con la Bahía de Coliumo (Fig. 4, ver también Material Suplementario, Tablas 6 y 7).

El flujo de genes entre la Bahía de Coliumo y la Plataforma de Itata, durante los años posteriores a 2008 (año de hipoxia), fue asimétrico desde la Bahía de Coliumo hacia la Plataforma de Itata. En la Bahía de Coliumo, la tasa de inmigrantes por generación desde Plataforma del Itata fue cercana a cero, excepto en 2013 donde aumentó a 0.3. En la Plataforma de Itata, la tasa de inmigrantes por generación desde la Bahía de Coliumo fue igual a 0.3, excepto en 2013 cuando el flujo de genes disminuyó a 0 (Tabla 1)

DISCUSIÓN

Fuertes perturbaciones naturales, incluidos los eventos de afloramientos hipóxicos, terremotos y tsunamis que provocan mortalidades masivas en las poblaciones marinas pueden provocar cuellos de botella, que aumentan la fuerza de la deriva y afectan el flujo de genes, causando la pérdida de diversidad genética y cambios en la estructuración genética poblacional^{118–120,126,158}. Por lo tanto, comprender la relación entre los cambios demográficos y genéticos a lo largo del tiempo es de vital importancia para predecir la persistencia de poblaciones en riesgo, particularmente en poblaciones estructuradas espacialmente (es decir, meta poblaciones) en las que la disposición espacial de las poblaciones locales puede modular los cambios¹⁵⁹. Considerando esto, evaluamos los efectos del fuerte evento de surgencia-hipóxica del 2008 y del mega terremoto-tsunami del 2010 sobre la diversidad genética y la estructura genética del pejesapo *Aphos porosus* en dos localidades cercanas, Bahía de Coliumo y Plataforma del Itata, con diferentes magnitudes de impactos¹³⁷. Los resultados mostraron que la diversidad genética y el tamaño efectivo de la población de *A. porosus* fue menor después de los dos disturbios, principalmente en la Bahía de Coliumo, la localidad más impactada, con una mayor estructura genética espaciotemporal y migración asimétrica durante los años estudiados.

Las características biológicas y ecológicas de *A. porosus*, y las características oceanográficas de las áreas donde habitan, aumentarían la probabilidad de aislamiento y estructura genética, y limitarían su distribución geográfica^{138,160}, que en combinación con los efectos de las perturbaciones podría explicar el patrón de diversidad genética observado. En primer lugar, *A. porosus* tiene un potencial de dispersión de larvas limitado y la movilidad de los adultos también estaría restringida, como se ha visto en *Opsanus tau*, otro Batrachoididae^{161,162}. Asimismo, la literatura sugiere un aislamiento reproductivo temporal de las poblaciones de *A. porosus* en su gradiente latitudinal como se ha observado respecto a otras regiones de Chile^{137,138}. Por ejemplo, estudios previos en Chile han mostrado una brecha de uno a dos meses en la temporada reproductiva de esta especie entre las poblaciones de Valparaíso (32° S, 71° O) y Bahía de Coliumo (36° S, 72° O) separadas aproximadamente por 500 km^{137,138}. En segundo lugar, desde un punto de vista oceanográfico, los estudios han sugerido que la surgencia, un proceso físico que ocurre regularmente en esta área geográfica del Pacífico sur, puede actuar como una fuerza hidrodinámica, afectando la conectividad entre las poblaciones locales, actuando como una barrera física a la dispersión. y promover la estructura genética de la población, como se observa, por ejemplo, en los peces *Merluccius capensis*¹²⁵, *Epinephelus andersoni*¹²³ y *Pomacanthus maculosus*¹²⁴ en otras áreas de surgencia. En tercer lugar, la surgencia hipóxica de 2008 y el mega terremoto-tsunami de 2010

provocaron una disminución drástica de la densidad de las poblaciones de *A. porosus* ($> 60 \%$)¹³⁷, en la Bahía de Coliumo y en la Plataforma de Itata, en un período de tiempo corto (2 años), lo que provocó una menor diversidad genética y una mayor estructuración genética temporal y espacial, similar a los efectos de un cuello de botella¹⁶³. En última instancia, la baja dispersión desde la Plataforma de Itata hacia la Bahía de Coliumo podría generar una diferenciación genética entre ambas poblaciones. Las diferencias en la intensidad de ambas perturbaciones sobre la densidad poblacional de *A. porosus* de la Bahía de Coliumo y Plataforma del Itata, junto con el tiempo generacional de 3 años, brechas reproductivas espaciales y una barrera oceanográfica, podrían ayudar a explicar la diversidad y estructura genética observada^{127,164}.

Estudios anteriores demostraron que la densidad de población de *A. porosus* en la Bahía de Coliumo era sesenta veces mayor que en la Plataforma de Itata antes de la surgencia-hipóxica del 2008, y sugieren que la Bahía de Coliumo podría usarse como un área de cría para diferentes especies de peces, incluidas *A. porosus*^{128,137}. La disminución de la densidad de población en la Bahía de Coliumo y la Plataforma de Itata después de ambos disturbios, y las diferencias entre estas localidades antes y después de los disturbios, podrían explicar la migración asimétrica y la estructura genética espacial observada. Debido a que la deriva genética tiende a ser mayor en las poblaciones más pequeñas, la

Plataforma de Itata podría verse más afectada por la deriva, generando una población diferenciada de la Bahía de Coliumo debido a una rápida fijación de alelos y la rápida pérdida de alelos privados. La estructura genética también se ha observado en el pez sapo *Porichthys notatus*, el género hermano de *Aphos*, en la costa del Pacífico de América del Norte de EE. UU. y en *Opsanus tau* y *O. beta*, otras especies de Batrachoididae en la costa occidental del Atlántico de EE. UU.^{160,165,166}.

La subestructura genética temporal sólo se observó dentro de la Bahía de Coliumo, probablemente asociada a la mayor intensidad de ambos disturbios en esta localidad. Bahía de Coliumo presentó una mayor diferenciación genética entre 2008 (año hipóxico-surgencia) y los años 2013, 2015 (después de mega terremoto-tsunami). La subestructura interanual observada dentro de la Bahía de Coliumo, puede reflejar el aumento en la deriva y el flujo de genes después de las perturbaciones, probablemente producto del reclutamiento estacional (verano-otoño) de nuevas cohortes e inmigrantes de localidades vecinas con nuevos alelos. Desafortunadamente, esta hipótesis no pudo ser corroborada, debido a que otras áreas circundantes no fueron muestreadas genéticamente y el método utilizado en este estudio no incluye la migración de poblaciones no observadas¹⁴⁸. Sin embargo, otros estudios genéticos sugieren que perturbaciones como terremotos y tsunamis pueden permitir la colonización de

nuevos linajes^{167,168}. Por ejemplo, otra especie de pez sapo del género *Poricthys* ha demostrado que puede navegar 25 millas sobre troncos durante el período de verano y *Opsanus beta* dentro de esponjas puede navegar durante las épocas de tormenta¹⁶⁹. Además, todas las muestras y años revelaron evidencia de F_{IS} negativo, una señal de exogamia, que podría explicarse en la plataforma de Itata debido a la gran cantidad de inmigrantes provenientes desde la Bahía de Coliumo. La heterocigosidad aumentó un 10% en la Bahía de Coliumo después de 2011, lo que junto con un F_{IS} negativo podrían ser una señal de inmigración de una población no muestreada, pero también puede ser una señal de los efectos de la deriva genética como consecuencia de las perturbaciones. Lo último se sustenta en la alta diferenciación poblacional que se produjo a partir del año 2011.

La deriva, la inmigración y la subestructura también pueden causar otro patrón observado, en las poblaciones de *A. porosus*, por ejemplo, las desviaciones de HWE y la evidencia de LD, que en general fueron mayores en la Bahía de Coliumo con respecto a la Plataforma del Itata. Las desviaciones de HWE y LD pueden aparecer como consecuencia de una gran cantidad de inmigrantes que difieren genéticamente de las poblaciones locales debido a la mezcla y la abundancia de poblaciones finitas que producen frecuencias de heterocigotos más altas de lo esperado, pero también debido a la subestructura^{170–172}. Las

señales de selección de equilibrio o purificación observadas pueden deberse a LD entre un loci neutral y uno sujeto a selección, debido a la deriva en poblaciones finitas^{173,174}.

Los efectos del mega terremoto-tsunami del 2010 sobre la diversidad genética de otros organismos, sugieren que no todas las especies se vieron afectadas de manera similar. Por ejemplo, el alga roja *Agarophyton chilense* mostró una disminución de la población y una pérdida del 10-40 % en la diversidad alélica, recuperándose dos años después de la perturbación, debido a la migración¹⁷⁵. Los crustáceos intermareales *Emerita analoga* y *Excirolana hirsuticauda* mostraron una baja diversidad de haplotipos después del mega terremoto-tsunami de 2010, seguido de una recuperación después de tres años¹²⁷. Como consecuencia de esta perturbación, *E. analoga* reveló una menor diferenciación genética y un mayor flujo de genes después de la perturbación, probablemente debido a su alto potencial de dispersión larval. A diferencia de *A. chilense* o *E. analoga*, *A. porosus* no mostró recuperación en la diversidad genética ni en la densidad poblacional después de 5 años del mega terremoto-tsunami del 2010. El bajo potencial de dispersión y el tiempo generacional de 3 años limitarían su capacidad de recuperación en las áreas afectadas^{127,164}. Por otro lado, *E. hirsuticauda* mostró un ligero aumento en la diferenciación de la población y pocos cambios en el flujo de genes¹²⁷. En este caso la recuperación se asoció

con la supervivencia de los adultos y la rápida colonización, debido a la alta capacidad de natación de los juveniles y adultos¹²⁷. De manera similar a lo observado con *E. hirsuticauda*, *A. porosus* mostró un aumento en la estructura genética en la Bahía de Coliumo después del mega terremoto-tsunami de 2010, probablemente explicado por el efecto combinado del aumento de la deriva, el reclutamiento de nuevas cohortes de sobrevivientes y la inmigración asimétrica de los vecinos. localidades que introducen nuevos alelos.

Los efectos de las perturbaciones sobre la diversidad genética dependen tanto del régimen de perturbación como de las características de la historia de vida de cada especie, que en su conjunto determinan la capacidad de resiliencia de las poblaciones para resistir y su posterior recuperación¹⁷⁶. Por esta razón la respuesta de las especies, incluso ante una misma perturbación, puede ser sumamente diversa como se ha demostrado anteriormente^{127,176}. Los estudios sugieren que las especies con alta abundancia poblacional y alta dispersión o movilidad han mostrado una mayor capacidad de resiliencia^{127,164}. Para *A. porosus*, especie con bajo potencial de dispersión, no existen estudios previos sobre la diversidad y estructura genética en todo su rango de distribución geográfica, ni información sobre la capacidad de movilidad de adultos ni juveniles. Nuestros resultados, sin embargo, sugieren que después de las dos perturbaciones, las poblaciones locales que habitan la Bahía de Coliumo y la

Plataforma del Itata disminuyeron la diversidad genética y aumentan la estructura genética espaciotemporal, debido a la deriva y el flujo de genes.

CONCLUSIONES

Varios estudios han examinado cómo las especies marinas pueden verse afectadas por la hipoxia y los terremotos por separado, pero no por el efecto combinado de ambas perturbaciones. Aquí se aporta evidencia de cómo las poblaciones de *A. porosus* responde secuencialmente a diferentes intensidades de impacto. Estos resultados cobran importancia bajo una perspectiva global, ya que se espera que los regímenes de perturbaciones naturales como los eventos de surgencia hipóxica se intensifiquen debido al cambio climático^{177,178}. Por lo cual, el monitoreo, la conservación y el mantenimiento de la diversidad genética deberían ser una prioridad de gestión esencial para garantizar la resiliencia futura y el potencial de adaptación de las poblaciones marinas en todo el mundo^{22,179}.

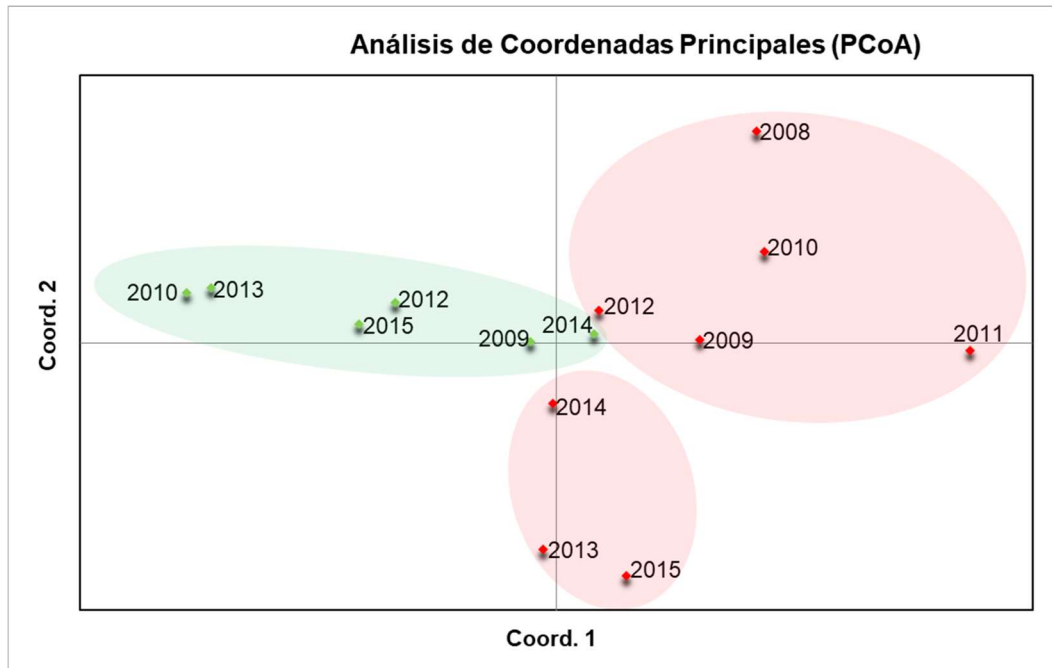


Figura 2. PCoA con los datos genéticos de *Aphos porosus*, por año y localidad; Bahía Coliumo (en rojo) y Plataforma de Itata (en verde). Los ejes 1 y 2 explicaron 23.8 % y 20.2 % de variación de datos respectivamente.

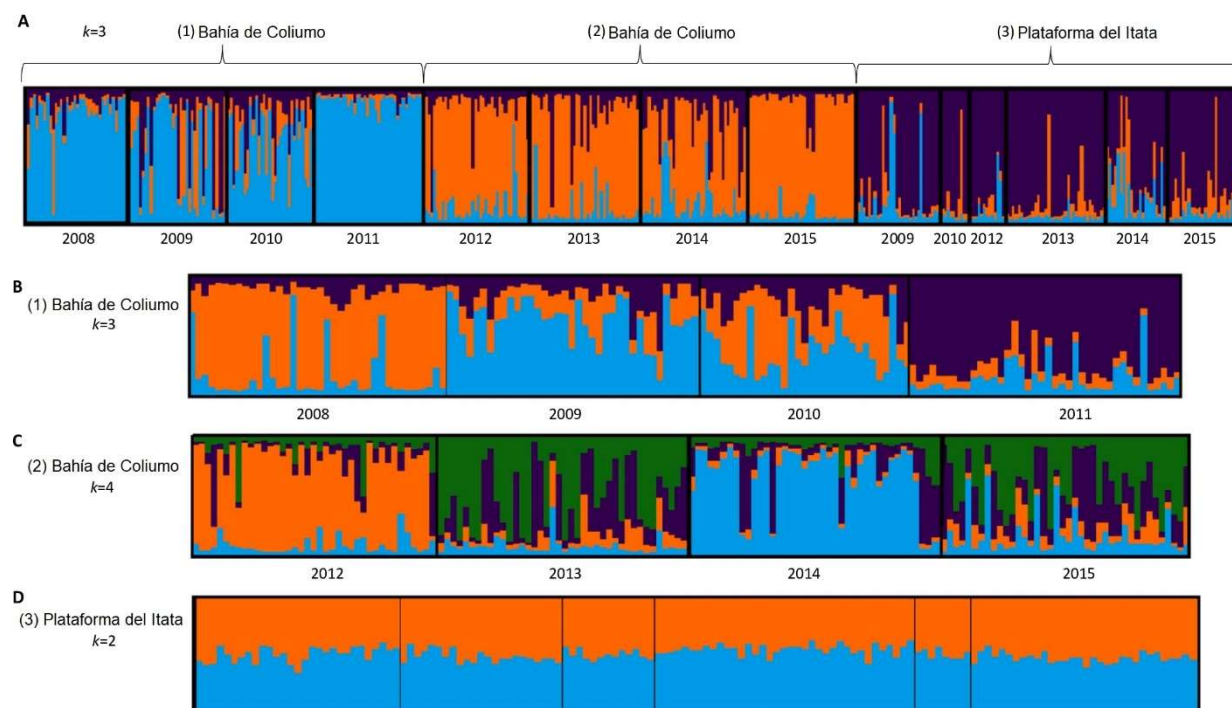


Figura 3. Análisis de estructuración poblacional de *Aphos porosus*: **A.** Estructura genética global, $k=3$; (1) Bahía de Coliumo años 2008-2011, (2) Bahía de Coliumo años 2012-2015 y (3) Plataforma de Itata años 2009-2015. **B.** **C** y **D.** Análisis de la estructuración temporal; (1) Bahía de Coliumo años 2008-2011, $k=3$, (2) Bahía de Coliumo años 2012-2015, $k=4$ y (3) Plataforma de Itata 2009-2015, $k=2$ respectivamente.

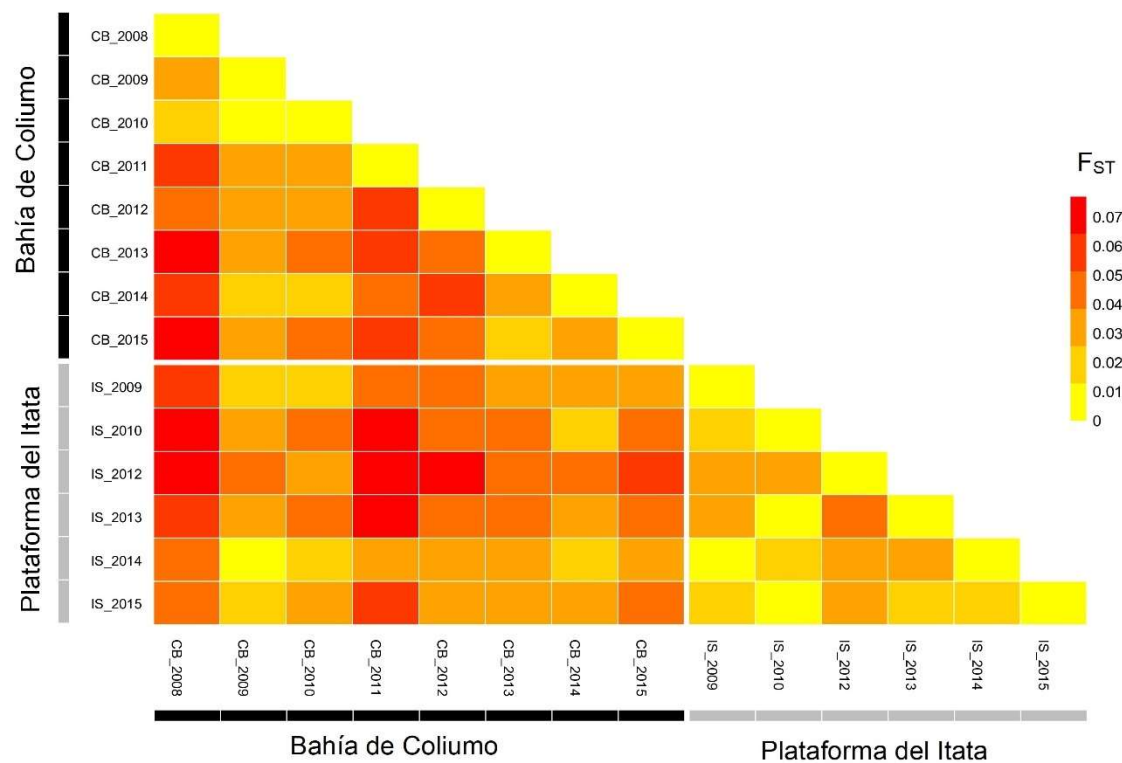


Figura 4. F_{ST} entre de Bahía de Coliumo (CB) y Plataforma del Itata (IS) y entre los distintos años. Método de distancia= N° de alelos diferentes. Todos los F_{ST} fueron significativos por pares después de la corrección de Bonferroni ($p < 0.004$).

Tabla 1. Diversidad genética poblacional de *Aphos porosus*; promedio y desviación estándar ($x \pm d.s.$), para cada loci, localidad y año. Número de individuos genotipados (N° Ind.), número de alelos (Na), Número de alelos privados (Nap), número de alelos comunes (Nac), hererocigocidad observada (H_o), heterocigocidad esperada corregida (uHe), coeficiente de endogamia (F_{IS}) a través de todos los loci, tasa de inmigración (m) desde Plataforma del Itata hacia Bahía Coliumo y desde Bahía de Coliumo hacia Plataforma del Itata.

Área	Año	N° Ind.	Na x (d.s)	Nap x (d.s)	Nac x (d.s)	H_o x (d.s)	uHe x (d.s)	F_{IS}	m x (d.s)
Bahía Coliumo	2008	38	4.692 (0.511)	0.231 (0.166)	0.846 (0.249)	0.557 (0.071)	0.520 (0.047)	-0.079	-
	2009	37	8.000 (0.920)	0.846 (0.436)	2.077 (0.473)	0.755 (0.041)	0.671 (0.031)	-0.130	0.011 (0.010)
	2010	31	7.077 (0.930)	0.385 (0.180)	1.846 (0.390)	0.705 (0.045)	0.619 (0.031)	-0.130	0.013 (0.013)
	2011	40	6.231 (0.735)	0.692 (0.263)	1.077 (0.309)	0.869 (0.043)	0.643 (0.031)	-0.359	-
	2012	39	6.000 (0.892)	0.308 (0.175)	1.692 (0.328)	0.771 (0.069)	0.615 (0.047)	-0.253	0.016 (0.011)
	2013	40	7.615 (0.665)	0.615 (0.266)	2.000 (0.376)	0.906 (0.028)	0.694 (0.027)	-0.311	0.301 (0.084)
	2014	40	7.538 (0.748)	0.769 (0.323)	2.000 (0.424)	0.958 (0.018)	0.686 (0.019)	-0.390	0.014 (0.014)
	2015	40	7.308 (0.711)	0.385 (0.140)	1.846 (0.355)	0.962 (0.016)	0.706 (0.026)	-0.368	0.009 (0.009)
Plataforma Del Itata	2009	32	7.692 (1.077)	1.100 (0.473)	1.923 (0.415)	0.945 (0.020)	0.710 (0.016)	-0.340	0.324 (0.010)
	2010	8	4.615 (0.154)	0.200 (0.104)	1.308 (0.263)	0.922 (0.050)	0.696 (0.035)	-0.358	0.300 (0.030)
	2012	13	4.462 (0.077)	0.100 (0.077)	0.923 (0.309)	0.851 (0.057)	0.668 (0.040)	-0.289	0.305 (0.044)
	2013	37	6462 (0.154)	0.200 (0.104)	2.000 (0.408)	0.873 (0.049)	0.671 (0.035)	-0.307	0.010 (0.009)
	2014	23	6231 (0.385)	0.400 (0.241)	1.538 (0.351)	0.895 (0.052)	0.678 (0.037)	-0.321	0.320 (0.013)
	2015	29	6.923 (0.231)	0.200 (0.166)	2.154 (0.492)	0.872 (0.060)	0.679 (0.047)	-0.297	0.320 (0.026)

Tabla 2. Coeficiente de endogamia (F_{IS}), para cada locus, año y localidad. Desviaciones de Hardy-Weinberg son indicadas con asterisco.

	Año	Bahía de Coliumo							Plataforma del Itata					
Locus	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2009	2010	2012	2013	2014	2015
A1	0.055	-0.071	-0.216*	-0.345*	-0.422*	-0.210	-0.325*	-0.341*	-0.384*	-0.534	-0.258	-0.346*	-0.284*	-0.306
A2	0.076	-0.108	-0.126	-0.473*	0.076	0.346	-0.288	-0.370*	-0.391	-0.105	-0.532	-0.221	-0.153	0.150
A4	-0.138	-0.226*	-0.127	-0.270*	-0.182*	-0.319*	-0.381*	-0.324*	-0.357*	-0.436	-0.399	-0.361*	-0.316*	-0.331*
A7	-0.106	-0.435*	-0.247	-0.731*	-0.490	-0.506*	-0.671*	-0.703*	-0.292	-0.143	-0.143	-0.521*	-0.415	-0.318
A12	-0.052	-0.278	-0.265*	-0.295	-0.016	-0.410	-0.434*	-0.409	-0.337	-0.333	-0.125	-0.252	-0.183	-0.446*
A8	-0.022	0.171*	-0.237	-0.365	0.100	-0.617*	-0.459*	-0.313*	-0.449*	-0.493	-0.057	-0.436*	-0.428	-0.343*
B	-0.463*	-0.234*	0.097*	-0.296*	-0.411*	-0.255*	-0.310*	-0.395*	-0.435*	-0.383	-0.405*	-0.443*	-0.434*	-0.212
D	-0.562*	-0.553*	-0.515	-0.526*	-0.790*	-0.479*	-0.457*	-0.452*	-0.526*	-0.366	-0.399	-0.495*	-0.467*	-0.540*
M	0.064	0.081*	-0.177	-0.294	-0.120	-0.159	-0.232*	-0.187	-0.236	-0.155	-0.151	-0.139	-0.130	-0.132*
Z	0.038	-0.277	0.009	-0.298	-0.079*	-0.169	-0.261	-0.210*	-0.364*	-0.534	-0.382	-0.311	-0.377*	-0.335
F	0.002	-0.310	0.054	-0.234	-0.268	-0.162	-0.412*	-0.207	-0.219	-0.318	-0.418	-0.320*	-0.239	-0.239*
R	0.222	0.161*	-0.105	-0.119	-0.197	-0.105	-0.402*	-0.514*	-0.081	-0.318	-0.151	0.032	-0.302*	-0.295
T	0.220*	0.133*	0.164	-0.477*	-0.344	-0.459*	-0.528*	-0.586*	-0.417	-0.474	-0.278	-0.217	-0.450*	-0.275

Tabla 3. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA); 14 subpoblaciones correspondientes a cada año por localidad en 3 grupos; 1 = Coliumo Bay (con los años 2008-2011 anidados), 2 = Coliumo Bay (con los años 2012-2015 anidados) y 3 = Plataforma de Itata (con los años 2009-2015). Método de distancia = No. de alelos diferentes. Índices de fijación; Coeficiente de diferenciación entre grupos (F_{CT}), Coeficiente de diferenciación entre poblaciones dentro de grupos (F_{SC}), Coeficientes de consanguinidad individual en relación con la subpoblación (F_{IS}) y Coeficientes de consanguinidad individual en relación con la prueba de significación total (F_{IT}) con 1023 permutaciones. Valor p de significación <0.05.

Fuente de Variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación	Índices de Fijación		P-valor
Entre grupos	2	58.738	0.05195 Va	1.17	F_{CT}	0.012	<0.001
Entre poblaciones Dentro de grupos	11	140.316	0.15634 Vb	3.52	F_{SC}	0.036	<0.001
Entre individuos dentro de Poblaciones	433	1310.241	-1.21241 Vc	-27.27	F_{IS}	-0.286	>0.05
Dentro de Individuos	447	2436.500	5.45078 Vd	122.58	F_{IT}	-0.226	>0.05
Total	893	3945.795	4.44666				

CONCLUSIONES

Esta investigación entrega antecedentes sobre como mecanismos neutrales conducen a cambios en la diversidad ecológica y genética frente a perturbaciones antropogénicas y naturales, respectivamente. Los resultados del capítulo 1 fueron consistentes con las predicciones de la Teoría Neutral de Biodiversidad y Biogeografía²⁵, es decir, los sitios más cercanos a los cultivos de mitílidos y con mayores niveles de perturbación mostraron una disminución en la diversidad alfa y un aumento en la diversidad beta, debido a mecanismos neutrales de deriva ecológica y dispersión azarosa limitada. Estos resultados aportan información relevante para la conservación de la biodiversidad, ya que las comunidades de macroinvertebrados bentónicos presentaron altos porcentajes de especies raras, las cuales tienen mayor probabilidad de extinción local. En el capítulo 2, los resultados estuvieron en línea con las predicciones de la Teoría Neutral y Cercanamente Neutral de la Evolución Molecular^{26,27}. Las poblaciones de *Aphos porosus* mostraron una drástica disminución en el tamaño poblacional posterior a dos severas perturbaciones naturales (surgencia hipóxica 2008 y mega terremoto tsunami 2010), lo que causó una disminución en la diversidad genética local y un aumento en la estructuración espacio-temporal debido a un aumento en la deriva genética y en el flujo de genes. La diversidad genética en poblaciones marinas bentónicas ha sido positivamente relacionada con la capacidad de resiliencia¹⁸⁰ (ANEXO), por lo que la

perdida de diversidad genética sufrida por *A. pororus*, junto al bajo potencial de dispersión y largo tiempo generacional, lo hace vulnerable a nuevas perturbaciones.

En base a los resultados obtenidos en ambos capítulos, se acepta la hipótesis general de que las perturbaciones naturales y antropogénicas, afectan la estructura espacial y temporal de la diversidad ecológica y genética, a través de mecanismos neutrales de deriva (ecológica y genética) y dispersión azarosa limitada. Sin embargo, las conclusiones de ambos capítulos presentan limitaciones, debido a la falta de datos temporales y a la escala espacial de este estudio. Dado que, tanto la fuerza de la deriva ecológica como genética son directamente proporcionales al tiempo y que la dispersión puede contrarrestar sus efectos, son necesarios monitoreos temporales y con enfoques meta-comunitarios y meta-poblacionales para una evaluación más completa de los efectos de las perturbaciones sobre la biodiversidad.

REFERENCIAS

1. Sousa, W. P. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**, 353–391 (1984).
2. Turner, M. G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* **91** (10), 2833–2849 (2010).
3. Banks, S. C. *et al.* How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends Ecol. Evol.* **28**, 670–679 (2013).
4. Peters, D. P. C., Bestelmeyer, B. T. & Turner, M. G. Cross – Scale Interactions and Changing Pattern – Process Relationships: Consequences for System Dynamics. *Ecosystems* **10**, 790–796 (2007).
5. Willig, M. R. *et al.* Cross-Scale Responses of Biodiversity to Hurricane and Anthropogenic Disturbance in a Tropical Forest. **10**, 824–838 (2007).
6. Zhou, A. S. & Zhang, D. A Nearly Neutral Model of Biodiversity. *Ecology* **89**, 248–258 (2008).
7. Fisher, C. K. & Mehta, P. The transition between the niche and neutral regimes in ecology. **111**, 13111–13116 (2014).
8. White, P. S. & Pickett, S. T. A. *Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (ACADEMIC PRESS, INC., 1985). doi:10.1016/B978-0-08-050495-7.50006-5.
9. Wu, J. & Loucks, O. L. From Balance of Nature to Hierarchical Patch Dynamics: A Paradigm Shift in Ecology. *Q. Rev. Biol.* **70**, 439–466 (1995).
10. Pickett, S. T. A., Wu, J. & Cadenasso, M. L. Patch Dynamics And The Ecology Of Disturbed Ground: A Framework For Synthesis. 707–722 (1999).
11. Hoegh-Guldberg, O. & Bruno, J. F. The Impact of Climate Change on the World's

- Marine Ecosystems. *Science* (80-.). **328**, 1523–1528 (2010).
12. Vellend, M. & Geber, M. A. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecol. Lett.* **8**, 767–781 (2005).
 13. Whittaker, A. R. H. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* **21**, 213–251 (1972).
 14. Magurran, A. E. Measuring Biological Diversity. 215 pp. (2004).
 15. Hu, X.-S. & He, F. Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos* **0**, 1–9 (2006).
 16. Wright, S. The Interpretation of Population Structure by F-Statistics with Special Regard to Systems of Mating. *Evolution* (N. Y). **19**, 395–420 (1965).
 17. Carpenter, S. R., Turner, M. G., Carpenter, S. R. & Turner, M. G. Hares and Tortoises : Interactions of Fast and Slow Variables in Ecosystems. *Ecosystems* **3**, 495–497 (2001).
 18. Peters, D. P. C. *et al.* Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. **101**, 15130–15135 (2004).
 19. Willig, M. R. & Presley, S. J. *Biodiversity and disturbance. Encyclopedia of the Anthropocene* vols 1–5 (Elsevier Inc., 2017).
 20. Sanford, E. & Kelly, M. W. Local adaptation in marine invertebrates. *Ann. Rev. Mar. Sci.* **3**, 509–535 (2011).
 21. Burton, P. J., Jentsch, A. & Walker, L. R. The ecology of disturbance interactions. *Bioscience* **70**, 854–870 (2020).
 22. Thomson, A. I. *et al.* Charting a course for genetic diversity in the UN Decade of Ocean Science. *Evol. Appl.* **14**, 1497–1518 (2021).
 23. Connell, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs High diversity of trees and corals is maintained. *Science* (80-.). **199**, 1302–1310 (1978).
 24. Freeland, J. R. *Molecular Ecology. John Wiley & Sons, Ltda.* (2005). doi:10.1002/9780470979365.
 25. Hubbell, S. P. *The Unified Neutral Theory Of Biodiversity and Biogeography.* (Monographs In Population Biology, 2001).
 26. Kimura, M. *The Neutral Theory of Molecular Evolution.* (Cambridge University Press, 1983).
 27. Ohta, T. The Nearly Neutral Theory Of Molecular. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **23**, 263–86 (1992).

28. Stokes, C. J. & Archer, S. R. Niche differentiation and neutral theory : an integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna. *Ecology* **91**, 1152–1162 (2010).
29. Chase, J. M. & Leibold, M. A. *Ecological Niches Linking Classical and Contemporary Approaches*. (2003).
30. Vellend, M. *et al.* Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 1–11 (2014) doi:10.1111/oik.01493.
31. Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C. Reconciling niche and neutrality : the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.* **9**, 399–409 (2006).
32. Leibold, M. A. & McPeck, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* **87**, 1399–1410 (2006).
33. Palma, A. ¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente? *Ecol. Austral* **20**, 63–69 (2010).
34. Scheffer, M., Nes, E. H. Van & Vergnon, R. Toward a unifying theory of biodiversity. **115**, 639–641 (2018).
35. Saravia, L. A. & Momo, F. R. Biodiversity collapse and early warning indicator in a spatial phase transition between neutral and niche communities. *Oikos* **127**, 111–124 (2018).
36. Castilla, J. C., Manríquez, P. H. & Camaño, A. Effects of rocky shore coseismic uplift and the 2010 Chilean mega-earthquake on intertidal biomarker species Effects of rocky shore coseismic uplift and the 2010 Chilean mega-earthquake on intertidal biomarker species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **418**, 17–23 (2010).
37. Jaramillo, E., Manzano, M., Morales, G. & Velásquez, C. Interacción entre defensas costeras arti fi ciales en playas arenosas y perturbaciones naturales de gran escala : el terremoto del 27F de 2010 en la costa del centro-sur de Chile 1. **84**, 75–84 (2012).
38. Veas, R., Hernández-Miranda, E., Martínez, C., Lercari, D. & Quiñones, R. A. Spatial-temporal changes of the morphodynamic beach state before and after the 2010 mega- earthquake and tsunami along south-central Chile. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 1–4 (2016) doi:10.1080/00288330.2016.1206577.
39. Veas, R., Hernández-Miranda, E., Quiñones, R. A. & Carrasco, F. D. Spatio-temporal biodiversity of soft bottom macrofaunal assemblages in shallow coastal waters exposed to episodic hypoxic events. *Mar. Environ. Res.* **78**, 1–14 (2012).
40. Hernández-Miranda, E., Veas, R., Labra, F. A., Salamanca, M. & Quiñones, R. A. Response of the epibenthic macrofaunal community to a strong upwelling-driven hypoxic event in a shallow bay of the southern Humboldt Current System. *Mar.*

Environ. Res. **79**, 16–28 (2012).

41. Quiñones, R. A., Fuentes, M., Montes, R. M., Soto, D. & León-Muñoz, J. Environmental issues in Chilean salmon farming: a review. *Rev. Aquac.* **11**, 375–402 (2019).
42. McKindsey, C. W., Archambault, P., Callier, M. D. & Olivier, F. Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review ¹ This review is part of a virtual symposium on current topics in aquaculture of marine fish and shellfish. *Can. J. Zool.* **89**, 622–646 (2011).
43. Harvey, B., Soto, D., Carolsfeld, J., Beveridge, M. & Bartley, D. M. Planning for aquaculture diversification: the importance of climate change and other driver. *FAO Fish. Aquac. Proceeding* **47**, 154.pp (2017).
44. Suplicy, F. M. A review of the multiple benefits of mussel farming. *Rev. Aquac.* **12**, 204–223 (2020).
45. Hartstein, N. D. & Rowden, A. A. Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Mar. Environ. Res.* **57**, 339–357 (2004).
46. Giles, H., Broekhuizen, N., Bryan, K. R. & Pilditch, C. A. Modelling the dispersal of biodeposits from mussel farms: The importance of simulating biodeposit erosion and decay. *Aquaculture* **291**, 168–178 (2009).
47. Weise, A. M. *et al.* Shellfish-DEPOMOD: Modelling the biodeposition from suspended shellfish aquaculture and assessing benthic effects. *Aquaculture* **288**, 239–253 (2009).
48. Whittaker, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains , Oregon and California. *Ecol. Monogr.* **30**, 279–338 (1960).
49. Hargrave, B. T., Doucette, L. I., Cranford, P. J., Law, B. A. & Milligan, T. G. Influence of mussel aquaculture on sediment organic enrichment in a nutrient-rich coastal embayment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **365**, 137–149 (2008).
50. Wilding, T. A. & Nickell, T. D. Changes in Benthos Associated with Mussel (*Mytilus edulis* L.) Farms on the West-Coast of Scotland. *PLoS One* **8**, (2013).
51. Hewitt, J. ., Thrush, S. ., Halliday, J. & Duffy, C. The Importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* **86**, 1619–1626 (2005).
52. Chamberlain, J., Fernandes, T. F., Read, P., Nickell, T. D. & Davies, I. M. Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding surficial sediments. *ICES J. Mar. Sci.* **58**, 411–416 (2001).
53. Witman, J. D., Etter, R. J. & Smith, F. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: A global perspective. *Proc. Natl.*

Acad. Sci. U. S. A. **101**, 15664–15669 (2004).

54. Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E. & Edwards, D. P. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol. Evol.* **31**, 67–80 (2016).
55. Bevilacqua, S. *et al.* β -diversity reveals ecological connectivity patterns underlying marine community recovery: Implications for conservation. *Ecol. Appl.* 1–20 (2023) doi:10.1002/eap.2867.
56. Podani, J. & Schmera, D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos* **120**, 1625–1638 (2011).
57. Baselga, A. The relationship between species replacement , dissimilarity derived from nestedness , and nestedness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **21**, 1223–1232 (2012).
58. Whittaker, R. H. A Study of Summer Foliage Insect Communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* **22**, 1–44 (1952).
59. Legendre, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **23**, 1324–1334 (2014).
60. Leprieux, F. *et al.* Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecol. Lett.* **14**, 325–334 (2011).
61. Atmar, W. & Patterson, B. D. International Association for Ecology The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. *Source: Oecologia* **96**, 373–382 (1993).
62. Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. *Pattern and Process in Macroecology. Pattern and Process in Macroecology* (Blackwell, 2000). doi:10.1002/9780470999592.
63. Baselga, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19**, 134–143 (2010).
64. Kraft, N. J. B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* **29**, 592–599 (2015).
65. Myers, J. A., Chase, J. M., Crandall, R. M. & Jiménez, I. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *J. Ecol.* **103**, 1291–1299 (2015).
66. Pearson, T. H. & Rosenberg, R. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **16**, 229–311 (1978).
67. Nilsson, H. C. & Rosenberg, R. Hypoxic response of two marine benthic communities. **115**, 209–217 (1994).

68. Nilsson, H. C. & Rosenberg, R. Succession in marine benthic habitats and fauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **197**, 139–149 (2000).
69. Shivarudrappa, S. K., Rakocinski, C. F. & Briggs, K. B. Vertical Distribution of Macrobenthos in Hypoxia-Affected Sediments of the Northern Gulf of Mexico: Applying Functional Metrics. *Estuaries and Coasts* **42**, 250–263 (2019).
70. Chu, J. W. & Tunnicliffe, V. Oxygen limitations on marine animal distributions and the collapse of epibenthic community structure during shoaling hypoxia. *Glob. Chang. Biol.* **21**, 2989–3004 (2015).
71. Levin, L. A., Whitcraft, C. R., Mendoza, G. F., Gonzalez, J. P. & Cowie, G. Deep-Sea Research II Oxygen and organic matter thresholds for benthic faunal activity on the Pakistan margin oxygen minimum zone (700 – 1100 m). *Deep. Res. Part II* **56**, 449–471 (2009).
72. Chu, J. W. F., Curkan, C. & Tunnicliffe, V. Drivers of temporal beta diversity of a benthic community in a seasonally hypoxic fjord. *R. Soc. Open Sci.* **5**, 172284 (2018).
73. Mermillod-Blondin, F. The functional significance of bioturbation and biodeposition on biogeochemical processes at the water-sediment interface in freshwater and marine ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* **30**, 770–778 (2011).
74. Rosenberg, R., Grémare, A., Duchêne, J. C., Davey, E. & Frank, M. 3D visualization and quantification of marine benthic biogenic structures and particle transport utilizing computer-aided tomography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **363**, 171–182 (2008).
75. Alves, A. & Kijjoa, A. Marine-Derived Compounds with Potential Use as. *Molecules* **25**, 2536 (2020).
76. Chen, E. Y. S. Often Overlooked: Understanding and Meeting the Current Challenges of Marine Invertebrate Conservation. *Front. Mar. Sci.* **8**, 1–20 (2021).
77. Jaramillo, E., Bertran, C. & Bravo, A. Community Structure of the Subtidal Macroinfauna in an Estuarine Mussel Bed in Southern Chile. **13**, 317–331 (1992).
78. Lopez, D. A., Lopez, B. A. & Gonzalez, M. L. Shellfish culture in Chile. *Int. J. Environ. Pollut.* **33**, 401 (2008).
79. Pino, L., Marín, S. L. & Núñez, R. Biotic indicators and their relationship to the lower limit of the definition of the macrofauna. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* **43**, 329–336 (2015).
80. Hernández-Miranda, E. *et al.* Macrofauna community patterns in a Chiloe Island channel used intensely for aquaculture: the ecological status of its benthic environment. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **94**, 1–19 (2021).

81. Folk, R. L. *Petrology of Sedimentary Rocks*. (Hemphill Publishing Company, 1974).
82. Blott, S. J. & Pye, K. Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Process. Landforms* **26**, 1237–1248 (2001).
83. Anderson, M. J., Gorley, R. N. & Clarke, K. . R. PERMANOVA + for PRIMER : Guide to Software and Statistical Methods. 214 pp. (2008).
84. Gaston, K. J. *Population and Community Biology Series. Population and Community Biology Series* (1994).
85. Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D. & Podani, J. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* **122**, 825–834 (2013).
86. Baselga, A. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: Balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 552–557 (2013).
87. Dray, A. S. *et al.* Package ‘adespatial’. (2017).
88. Chase, J. M., Kraft, N. J. B., Smith, K. G., Vellend, M. & Inouye, B. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in a - diversity. *Ecosphere* **2**, 1–11 (2011).
89. Oksanen, J. *et al.* Package ‘vegan’ Title Community Ecology Package. *Community ecology package* vol. 2 1–297 (2019).
90. Baselga, A. & Orme, C. D. L. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* **3**, 808–812 (2012).
91. Martín-Devasa, R., Martínez-Santalla, S., Gómez-Rodríguez, C., Crujeiras, R. M. & Baselga, A. Species range size shapes distance-decay in community similarity. *Divers. Distrib.* **28**, 1348–1357 (2022).
92. Borja, A., Franco, J. & Pérez, V. A marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Mar. Pollut. Bull.* **40**, 1100–1114 (2000).
93. Borja, A. & Muxika, I. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Mar. Pollut. Bull.* **50**, 787–789 (2005).
94. Grall, J. & Glemarec, M. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **44**, 43–53 (1997).

95. Shoemaker, L. G. *et al.* Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology. *Ecology* **101**, 1–17 (2020).
96. Hernández, C. E., Moreno, R. A. & Rozbaczylo, N. Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography (Cop.)*. **28**, 363–373 (2005).
97. Sean, A. S., Drouin, A., Archambault, P. & McKindsey, C. W. Influence of an Offshore Mussel Aquaculture Site on the Distribution of Epibenthic Macrofauna in Îles de la Madeleine, Eastern Canada. *Front. Mar. Sci.* **9**, 1–11 (2022).
98. Callier, M. D., McKindsey, C. W. & Desrosiers, G. Multi-scale spatial variations in benthic sediment geochemistry and macrofaunal communities under a suspended mussel culture. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **348**, 103–115 (2007).
99. Forget, N. L., Duplisea, D. E., Sardenne, F. & McKindsey, C. W. Using qualitative network models to assess the influence of mussel culture on ecosystem dynamics. *Ecol. Modell.* **430**, 109070 (2020).
100. Gray, J. S. & Elliott, M. *Ecology of Marine Sediments*. (Oxford University Press, 2009).
101. Mori, A. S., Isbell, F. & Seidl, R. β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends Ecol. Evol.* **33**, 549–564 (2018).
102. Rolls, R. J. *et al.* Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biol. Rev.* (2023) doi:10.1111/brv.12958.
103. Menegotto, A., Dambros, C. S. & Netto, S. A. The scale-dependent effect of environmental filters on species turnover and nestedness in an estuarine benthic community. *Ecology* **100**, 1–9 (2019).
104. Baselga, A. & Leprieur, F. Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods Ecol. to Sep. components beta Divers.* **6**, 1069–1079 (2015).
105. Ramorino, L. PELECYPODA DEL FONDO DE LA BAHIA DE VALPARAISO. *Rev. Biol. Mar.* **XIII**, 176–266 (1968).
106. Lacson, A. Z. *et al.* A multimetric approach to evaluate offshore mussel aquaculture effects on the taxonomical and functional diversity of macrobenthic communities. *Mar. Environ. Res.* (2019) doi:10.1016/j.marenvres.2019.104774.
107. Siqueira, T. *et al.* Community size can affect the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. *Ecology* **101**, 1–10 (2020).
108. Troell, M., Metian, M., Beveridge, M., Verdegem, M. & Deutsch, L. Comment on 'Water footprint of marine protein consumption - Aquaculture's link to agriculture'. *Environ. Res. Lett.* **9**, (2014).

109. Tacon, A. G. J., Metian, M., Turchini, G. M. & de Silva, S. S. Responsible aquaculture and trophic level implications to global fish supply. *Rev. Fish. Sci.* **18**, 94–105 (2010).
110. Moreno, R. A., Hernández, C. E., Rivadeneira, M. M., Vidal, M. A. & Rozbaczylo, N. Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *J. Biogeogr.* **33**, 750–759 (2006).
111. Rivadeneira, M. M., Thiel, M., González, E. R. & Haye, P. A. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: Out of the deep south. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **20**, 437–448 (2011).
112. Valdovinos, C., Navarrete, S. A. & Marquet, P. A. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: Why are there more species towards the pole? *Ecography (Cop.)*. **26**, 139–144 (2003).
113. LANCELOTI, D. A. & VASQUEZ, J. A. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista chilena de historia natural* vol. 73 (2000).
114. Díaz-Díaz, O. & Rozbaczylo, N. *Poliquetos Bentónicos en Chile Asociados a Hábitats Vulnerables*. (2021).
115. IUCN. The IUCN Red List Of Threatened Species. (2015).
116. Collier, K. J., Probert, P. K. & Jeffries, M. Conservation of aquatic invertebrates: concerns, challenges and conundrums. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* **26**, 817–837 (2016).
117. Nonié, M. & Šijačić-Nikolić. *Life on Land. Genomics* vol. 79 (Springer International Publishing, 2021).
118. Ohbayashi, K., Hodoki, Y., I. Kondo, N., Kunii, H. & Shimada, M. A massive tsunami promoted gene flow and increased genetic diversity in a near threatened plant species. *Sci. Rep.* **7**, 10933 (2017).
119. Parvizi, E., Fraser, C. I., Dutoit, L., Craw, D. & Waters, J. M. The genomic footprint of coastal earthquake uplift. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **287**, 20200712 (2020).
120. Peters, J. C., Waters, J. M., Dutoit, L. & Fraser, C. I. SNP analyses reveal a diverse pool of potential colonists to earthquake-uplifted coastlines. *Mol. Ecol.* **29**, 149–159 (2020).
121. Madariaga, R., Métois, M., Vigny, C. & Campos, J. Central Chile Finally Breaks. *Science (80-.)*. **328**, 181–182 (2010).
122. Kämpf, J. & Chapman, P. *Upwelling Systems of the World*. (Springer International Publishing, 2016). doi:10.1007/978-3-319-42524-5.

123. Coppinger, C. R. *et al.* Assessing the genetic diversity of catface grouper *Epinephelus andersoni* in the subtropical Western Indian Ocean. *Fish. Res.* **218**, 186–197 (2019).
124. Torquato, F. *et al.* Consequences of marine barriers for genetic diversity of the coral-specialist yellowbar angelfish from the Northwestern Indian Ocean. *Ecol. Evol.* **9**, 11215–11226 (2019).
125. Kapula, V. *et al.* Genetic assessment of seasonal alongshore migration in *Merluccius capensis* in the Benguela region. *Fish. Res.* **250**, 106293 (2022).
126. Yu, H. J. & Kim, J. Upwelling and eddies affect connectivity among local populations of the goldeye rockfish, *Sebastes thompsoni* (Pisces, Scorpaenoidei). *Ecol. Evol.* **8**, 4387–4402 (2018).
127. Brante, A. *et al.* Post-Disturbance Genetic Changes: The Impact of the 2010 Mega-Earthquake and Tsunami on Chilean Sandy Beach Fauna. *Sci. Rep.* **9**, 14239 (2019).
128. Hernández-Miranda, E. *et al.* A major fish stranding caused by a natural hypoxic event in a shallow bay of the eastern South Pacific Ocean. *J. Fish Biol.* **76**, 1543–1564 (2010).
129. Hernández-Miranda, E., Veas, R., Anabalón, V. & Quiñones, R. A. Short-term alteration of biotic and abiotic components of the pelagic system in a shallow bay produced by a strong natural hypoxia event. *PLoS One* **12**, e0179023 (2017).
130. Sobarzo, M., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., Tassara, A. & Quiñones, R. A. Observing sea level and current anomalies driven by a megathrust slope-shelf tsunami: The event on February 27, 2010 in central Chile. *Cont. Shelf Res.* **49**, 44–55 (2012).
131. Hernández-Miranda, E., Cisterna, J., Díaz-Cabrera, E., Veas, R. & Quiñones, R. A. Epibenthic macrofaunal community response after a mega-earthquake and tsunami in a shallow bay off central-south Chile. *Mar. Biol.* **161**, 681–696 (2014).
132. Vargas, G. *et al.* Levantamiento cosismico e impacto del tsunami a lo largo de la costa de Chile central asociado al terremoto del Maule Mw8,8 de 2010. *Andean Geol.* **38**, 219–238 (2011).
133. Ojeda, F. P., Labra, F. A. & Muñoz, A. A. Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **73**, 625–641 (2000).
134. Chirichingo, N. Clave para identificar los peces marinos del Perú. *Inst. del Mar del Perú* **44**, 1–387 (1974).
135. Sielfeld K., W. & Vargas F., M. Composición y estructura de la ictiofauna demersal en la zona norte de Chile. *Investig. Mar.* **24**, 3–17 (1996).

136. Cortés, Y. & Muñoz, G. Infracomunidades de parásitos eumetazoos del bagre de mar *Aphos porosus* (Valenciennes, 1837) (Actinopterygii: Batrachoidiformes) en Chile central. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* **43**, 255–263 (2008).
137. Hernández-Miranda, E., Quiñones, R. A., Aedo, G., Díaz-Cabrera, E. & Cisterna, J. The impact of a strong natural hypoxic event on the toadfish *Aphos porosus* in Coliumo Bay, south-central Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* **47**, 475–487 (2012).
138. Balbontín, F., Bustos, C. A. & Landaeta, M. F. Comportamiento reproductivo y desarrollo de los estadios tempranos del bagre marino *Aphos porosus*, de la bahía de Valparaíso, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* **53**, 77 (2018).
139. Silva, F., Hernández-Miranda, E. & Brante, A. Development and characterization of microsatellite markers for the toadfish *Aphos porosus*. *Conserv. Genet. Resour.* **7**, 411–413 (2015).
140. index @ www.geneious.com.
141. Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. & Shipley, P. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* **4**, 535–538 (2004).
142. Raymond, M. & Rousset, F. An exact test for population differentiation. *Evolution* (N. Y.) **49**, (1995).
143. Raymond, M. & Rousset, F. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism. *J. Hered.* **86**, 248–249 (1995).
144. Rousset F. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* **8**, (2008).
145. Foll, M. & Gaggiotti, O. A Genome-Scan Method to Identify Selected Loci Appropriate for Both Dominant and Codominant Markers: A Bayesian Perspective. *Genetics* **180**, 977–993 (2008).
146. Peakall, R. & Smouse, P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. *Bioinformatics* **28**, 2537–2539 (2012).
147. Do, C. *et al.* NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size from genetic data. *Mol. Ecol. Resour.* **14**, 209–214 (2014).
148. Nei, M. & Tajima, F. GENETIC DRIFT AND ESTIMATION OF EFFECTIVE POPULATION SIZE. *Genetics* **98**, 625–640 (1981).
149. Pritchard, J., Stephens, M. & Donnelly, P. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* **155**, 945–959 (2000).

150. Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol. Ecol.* **14**, 2611–2620 (2005).
151. Earl, D. A. & VonHoldt, B. M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* **4**, 359–361 (2012).
152. Jakobsson, M. & Rosenberg, N. A. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* **23**, 1801–1806 (2007).
153. Rosenberg, N. A. distruct: a program for the graphical display of population structure. *Mol. Ecol. Notes* **4**, 137–138 (2003).
154. Excoffier, L. & Lischer, H. L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* **10**, 564–567 (2010).
155. Weir, B. S. & Cockerham, C. C. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution (N. Y.)*. **38**, 1358–1370 (1984).
156. Wilson, G. A. & Rannala, B. Bayesian Inference of Recent Migration Rates Using Multilocus Genotypes. *Genetics* **163**, 1177–1191 (2003).
157. Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M. A. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* **67**, 901–904 (2018).
158. Parvizi, E., Fraser, C. I. & Waters, J. M. Genetic impacts of physical disturbance processes in coastal marine ecosystems. *J. Biogeogr.* **49**, 1877–1890 (2022).
159. Mathieu-Bégné, E., Loot, G., Chevalier, M., Paz-Vinas, I. & Blanchet, S. Demographic and genetic collapses in spatially structured populations: insights from a long-term survey in wild fish metapopulations. *Oikos* **128**, 196–207 (2019).
160. Greenfield, D. W., Winterbottom, R. & Collette, B. B. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae). *Proc. Calif. Acad. Sci.* **59**, 665–710 (2008).
161. Isaacson, P. A. Summer Movement of the Toadfish, *Opsanus Tau*. *Ecology* **45**, 655–656 (1964).
162. Schwartz, F. J. Movements of the oyster toadfish (Pisces: Batrachoididae) about Solomons, Maryland. *Chesap. Sci.* **15**, 155–159 (1974).
163. Shama, L. N. S., Kubow, K. B., Jokela, J. & Robinson, C. T. Bottlenecks drive temporal and spatial genetic changes in alpine caddisfly metapopulations. *BMC Evol. Biol.* **11**, (2011).

164. Hirase, S., Ikeda, M., Hayasaka, S., Iwasaki, W. & Kijima, A. Stability of genetic diversity in an intertidal goby population after exposure to tsunami disturbance. *Mar. Ecol.* **37**, 1161–1167 (2016).
165. Avise, J. C., Reeb, C. A. & Saunders, N. C. Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae). *Evolution* (N. Y). **41**, 991–1002 (1987).
166. Cogliati, K. M. *et al.* Comparing population level sexual selection in a species with alternative reproductive tactics. *Behav. Ecol.* **25**, 1524–1533 (2014).
167. Kume, M., Mori, S., Kitano, J., Sumi, T. & Nishida, S. Impact of the huge 2011 Tohoku-oki tsunami on the phenotypes and genotypes of Japanese coastal threespine stickleback populations. *Sci. Rep.* **8**, 1–11 (2018).
168. Vaux, F., Craw, D., Fraser, C. I. & Waters, J. M. Northward range extension for *Durvillaea poha* bull kelp: Response to tectonic disturbance? *J. Phycol.* **57**, 1411–1418 (2021).
169. Walters, V. & Robins, C. R. A new toadfish (Batrachoididae) considered to be a glacial relict in the West Indies. *Am. Museum Novit.* 1–24 (1961).
170. Waples, R. S. & England, P. R. Estimating contemporary effective population size on the basis of linkage disequilibrium in the face of migration. *Genetics* **189**, 633–644 (2011).
171. Waples, R. S. & Allendorf, F. Testing for hardy-weinberg proportions: Have we lost the plot? *J. Hered.* **106**, 1–19 (2015).
172. Chen, B., Cole, J. W. & Grond-Ginsbach, C. Departure from Hardy Weinberg Equilibrium and genotyping error. *Front. Genet.* **8**, 1–6 (2017).
173. Ohta, T. & Kimura, M. Development of associative overdominance through linkage disequilibrium in finite populations. *Genet. Res.* **16**, 165–177 (1970).
174. Ohta, T. Associative overdominance caused by linked detrimental mutations. *Genet. Res.* **18**, 277–286 (1971).
175. Becheler, R. *et al.* After a catastrophe, a little bit of sex is better than nothing: Genetic consequences of a major earthquake on asexual and sexual populations. *Evol. Appl.* **13**, 2086–2100 (2020).
176. Hodgson, D., McDonald, J. L. & Hosken, D. J. What do you mean, ‘resilient’? *Trends Ecol. Evol.* **30**, 503–506 (2015).
177. Wang, D., Gouhier, T. C., Menge, B. A. & Ganguly, A. R. Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change. *Nature* **518**, 390–394 (2015).

178. Oyarzún, D. & Brierley, C. M. The future of coastal upwelling in the Humboldt current from model projections. *Clim. Dyn.* **52**, 599–615 (2019).
179. Hoban, S. *et al.* Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biol. Conserv.* **248**, 108654 (2020).
180. Vásquez, C., Quiñones, R. A., Brante, A. & Hernández-Miranda, E. Genetic diversity and resilience in benthic marine populations. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **96**, 1–10 (2023).

ANEXOS

SUPLEMENTARIO CAPÍTULO 1

Tabla 1. Listado de especies.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Annelida		<i>Oligochaeta</i>
Annelida	Amphinomidae	<i>Linopherus annulata</i>
Annelida	Echiuridae	<i>Echiurus antarcticus</i>
Annelida	Dorvilleidae	<i>Schistomeringos longicornis</i>
Annelida	Lumbrineridae	<i>Abyssoninoe abyssorum</i>
Annelida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris cingulata</i>
Annelida	Lumbrineridae	<i>Ninoe leptognatha</i>
Annelida	Lumbrineridae	<i>Lumbrineridae sp.</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Drilonereis chilensis</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Drilonereis n.sp.</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Drilonereis tenuis</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Drilonereis viborita</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Notocirrus virginis</i>
Annelida	Oeonidae	<i>Oeonidae sp.</i>
Annelida	Glyceridae	<i>Glycera americana</i>
Annelida	Glyceridae	<i>Glycera capitata</i>
Annelida	Goniadidae	<i>Glycinde armata</i>
Annelida	Hesionidae	<i>Gyptis incompta</i>
Annelida	Hesionidae	<i>Podarkeopsis sp.</i>
Annelida	Hesionidae	<i>Psamathe ancuda</i>
Annelida	Hesionidae	<i>Hesionidae sp.1</i>
Annelida	Hesionidae	<i>Hesionidae sp.2</i>
Annelida	Nephtyidae	<i>Aglaophamus sp.</i>
Annelida	Nereididae	<i>Nereis sp.</i>
Annelida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce sp.</i>
Annelida	Phyllodocidae	<i>Phyllodocidae</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Eunoe sp.</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Harmothoe cf. commensalis</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Harmothoe exanthema</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Harmothoe sp.</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Lepidastheniinae sp.</i>

Continuación Tabla 1.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Annelida	Polynoidae	<i>Polynoe sp.</i>
Annelida	Polynoidae	<i>Polynoidae sp.</i>
Annelida	Sigalionidae	<i>Leanira quatrefagesi</i>
Annelida	Sigalionidae	<i>Sthenelais helenae</i>
Annelida	Sigalionidae	<i>Sigalionidae</i>
Annelida	Syllidae	<i>Eusyllis sp.</i>
Annelida	Syllidae	<i>Trypanosyllis sp.</i>
Annelida	Syllidae	<i>Anoplosyllinae sp.</i>
Annelida	Syllidae	<i>Exogoninae sp.</i>
Annelida	Sabellidae	<i>Acromegalomma pigmentum</i>
Annelida	Sabellidae	<i>Chone rosea</i>
Annelida	Sabellidae	<i>Myxicolinae</i>
Annelida	Sabellidae	<i>Sabellidae</i>
Annelida	Cossuridae	<i>Cossura chilensis</i>
Annelida	Apistobanchidae	<i>Apistobanchus sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Aurospio sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Boccardia wellingtonensis</i>
Annelida	Spionidae	<i>Dipolydora socialis</i>
Annelida	Spionidae	<i>Dipolydora sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Laonice sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Prionospio orensanzi</i>
Annelida	Spionidae	<i>Prionospio sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Scolecopsis sp.</i>
Annelida	Spionidae	<i>Spiophanes duplex</i>
Annelida	Spionidae	<i>Spionidae sp.</i>
Annelida	Ampharetidae	<i>Ampharete kerguelensis</i>
Annelida	Ampharetidae	<i>Amphicteis chilensis</i>
Annelida	Cirratulidae	<i>Aphelochaeta sp.</i>
Annelida	Cirratulidae	<i>Chaetozone sp.</i>
Annelida	Cirratulidae	<i>Cirratulus sp.</i>
Annelida	Flabelligeridae	<i>Bradabyssa sp.</i>
Annelida	Flabelligeridae	<i>Lamispina gymnopapillata</i>
Annelida	Sternaspididae	<i>Sternaspis chilensis</i>

Continuación tabla 1.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Annelida	Terebellidae	<i>Artacama proboscidea</i>
Annelida	Terebellidae	<i>Pista corrientis</i>
Annelida	Terebellidae	<i>Polycirrus hamiltoni</i>
Annelida	Terebellidae	<i>Streblosoma bairdi</i>
Annelida	Terebellidae	<i>Streblosoma chilensis</i>
Annelida	Terebellidae	<i>Terebellidae sp.</i>
Annelida	Trichobanchidae	<i>Terebellides kerguelensis</i>
Annelida	Trichobanchidae	<i>Trichobanchidae</i>
Annelida	Capitellidae	<i>Mediomastus sp.</i>
Annelida	Capitellidae	<i>Notomastus chilensis</i>
Annelida	Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus monroi</i>
Annelida	Magelonidae	<i>Magelona phyllisae</i>
Annelida	Maldanidae	<i>Asychis amphiglyptus</i>
Annelida	Maldanidae	<i>Euclymene sp.</i>
Annelida	Maldanidae	<i>Praxillella kerguelensis</i>
Annelida	Maldanidae	<i>Maldanidae sp.</i>
Annelida	Maldanidae	<i>Notoproctinae</i>
Annelida	Nephtyidae	<i>Aglaophamus sp.</i>
Annelida	Opheliidae	<i>Ophelia bipartita</i>
Annelida	Opheliidae	<i>Ophelina syringopyge</i>
Annelida	Opheliidae	<i>Opheliidae sp.</i>
Annelida	Orbiniidae	<i>Califia chilensis</i>
Annelida	Orbiniidae	<i>Leitoscoloplos chilensis</i>
Annelida	Orbiniidae	<i>Phylo felix</i>
Annelida	Orbiniidae	<i>Orbiniidae sp.</i>
Annelida	Oweniidae	<i>Myriochele sp.</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Aricidea sp.</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Aricidea (Acmira) strelzovi</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Aricidea (Aricidea) longicirrata</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Cirrophorus cf. branchiatus</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Cirrophorus longifurcatus</i>
Annelida	Paraonidae	<i>Levinsenia gracilis</i>
Annelida	Polygordiidae	<i>Polygordius sp.</i>

Annelida	Scalibregmatidae	<i>Scalibregma sp.</i>
----------	------------------	------------------------

Continuación Tabla 1.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Annelida	Travisiidae	<i>Travisia chiloensis</i>
Annelida	Golfingiidae	<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>
Arthropoda	Caligidae	<i>Caligidae</i>
Arthropoda		<i>Copepoda</i>
Arthropoda	Corophiidae	<i>Haplocheira balssi</i>
Arthropoda		<i>Corophiidae</i>
Arthropoda	Ischyroceridae	<i>Jassa sp.</i>
Arthropoda	Ischyroceridae	<i>Ischyroceridae</i>
Arthropoda		<i>Amphilochidea</i>
Arthropoda		<i>Amphipoda</i>
Arthropoda		<i>Senticaudata</i>
Arthropoda	Oedicerotidae	<i>Oedicerotidae</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Harpiniopsis fulgens</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Heterophoxus oculatus</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Metharpinia longirostris</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Microphoxus cornutus</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Proharpinia antipoda</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Pseudharpinia dentata</i>
Arthropoda		<i>Harpiniinae</i>
Arthropoda	Phoxocephalidae	<i>Phoxocephalidae</i>
Arthropoda	Urothoidae	<i>Urothoe falcata</i>
Arthropoda	Urothoidae	<i>Urothoidae</i>
Arthropoda	Diastylidae	<i>Diastylis argentata</i>
Arthropoda	Diastylidae	<i>Diastylis sp.</i>
Arthropoda	Leuconidae	<i>Eudorella sp.</i>
Arthropoda	Leuconidae	<i>Leucon sp.</i>
Arthropoda	Alpheidae	<i>Betaeus truncatus</i>
Arthropoda	Alpheidae	<i>Alpheidae sp.</i>
Arthropoda	Callianassidae	<i>Notiax brachyophthalma</i>
Arthropoda	Pinnotheridae	<i>Pinnixa transversalis</i>
Arthropoda	Pinnotheridae	<i>Pinnixa valdiviensis</i>
Arthropoda	Trichopeltariidae	<i>Peltarion spinulosum</i>

Continuación Tabla 1.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Arthropoda	Cirolanidae	<i>Natatolana chilensis</i>
Arthropoda	Ionidae	<i>Ione ovata</i>
Arthropoda		<i>Tanaidacea</i>
Arthropoda		<i>Ostracoda sp.1</i>
Arthropoda		<i>Ostracoda sp.2</i>
Arthropoda		<i>Ostracoda sp.3</i>
Arthropoda		<i>Ostracoda sp.4</i>
Arthropoda		<i>Ostracoda sp.5</i>
Arthropoda	Phoxichilidiidae	<i>Anoplodactylus californicus</i>
Brachiopoda	Terebratulidae	<i>Magellania venosa</i>
Cnidaria		<i>Actiniaria</i>
Echinodermata	Asteriidae	<i>Anasterias antarctica</i>
Echinodermata	Asterinidae	<i>Cycethra verrucosa</i>
Echinodermata	Schizasteridae	<i>Tripylaster philippi</i>
Echinodermata	Phyllophoridae	<i>Pentamera chiloensis</i>
Echinodermata		<i>Holothuroidea sp.1</i>
Echinodermata	Amphiuridae	<i>Ophiophragmus chilensis</i>
Echinodermata	Ophiactidae	<i>Ophiactis cf. asperula</i>
Echinodermata	Amphiuridae	<i>Ophiophragmus chilensis</i>
Echinodermata	Amphiuridae	<i>Amphiura (Amphiura) magellanica</i>
Echinodermata		<i>Ophiuroidea sp.1</i>
Echinodermata		<i>Ophiuroidea sp.2</i>
Echinodermata		<i>Ophiuroidea sp.3</i>
Foraminifera	Cyclamminidae	<i>Cyclammina cancellata</i>
Foraminifera	Hormosinidae	<i>Hormosina sp.</i>
Mollusca	Solenidae	<i>Solen thuelchus</i>
Mollusca	Tellinidae	<i>Macoploma inornata</i>
Mollusca	Carditidae	<i>Cyclocardia thovarsii</i>
Mollusca	Lasaeidae	<i>Altenaeum mabillei</i>
Mollusca	Lasaeidae	<i>Lasaea petitiana</i>
Mollusca	Thyasiriidae	<i>Thyasira sp.</i>

Continuación Tabla 1.

Phylum	Familia	Especie o Taxa
Mollusca	Mytilidae	<i>Mytilus chilensis</i>
Mollusca	Malletidae	<i>Malletia chilensis</i>
Mollusca	Neilonellidae	<i>Neilonella sulculata</i>
Mollusca	Nuculidae	<i>Ennucula grayi</i>
Mollusca	Nuculidae	<i>Nucula falklandica</i>
Mollusca	Nuculidae	<i>Nucula semiornata</i>
Mollusca	Pectinidae	<i>Zygochlamys patagonica</i>
Mollusca	Ungulinidae	<i>Zemysina inconspicua</i>
Mollusca	Veneridae	<i>Leukoma thaca</i>
Mollusca	Veneridae	<i>Retrotapes exalbidus</i>
Mollusca		<i>Bivalvia sp.1</i>
Mollusca		<i>Bivalvia sp.2</i>
Mollusca	Pandoridae	<i>Pandora cystula</i>
Mollusca	Fissurellidae	<i>Fissurella oriens fulvescens</i>
Mollusca	Cominellidae	<i>Pareuthria atrata</i>
Mollusca	Nassariidae	<i>Nassarius coppingeri</i>
Mollusca	Nassariidae	<i>Nassarius gayii</i>
Mollusca	Tegulidae	<i>Tegula luctuosa</i>
Mollusca	Cerithiopsidae	<i>Cerithiopsis caelata</i>
Mollusca	Tornidae	<i>Cyclostremiscus sp.</i>
Mollusca	Caecidae	<i>Caecum chilense</i>
Mollusca	Chitonidae	<i>Tonicia argyrosticta</i>
Mollusca	Chitonidae	<i>Tonicia sp.1</i>
Mollusca	Chitonidae	<i>Tonicia sp.2</i>
Mollusca	Ischnochitonidae	<i>Ischnochiton pusio</i>
Mollusca	Ischnochitonidae	<i>Ischnochiton sp.</i>
Mollusca	Leptochitonidae	<i>Leptochiton medinae</i>
Mollusca		<i>Polyplacophora sp.1</i>
Mollusca		<i>Polyplacophora sp.2</i>
Mollusca	Dentaliidae	<i>Dentalium majorinum</i>
Nematoda		<i>Nematoda</i>
Nemertea		<i>Nemertea</i>
Priapulida		<i>Priapulida</i>

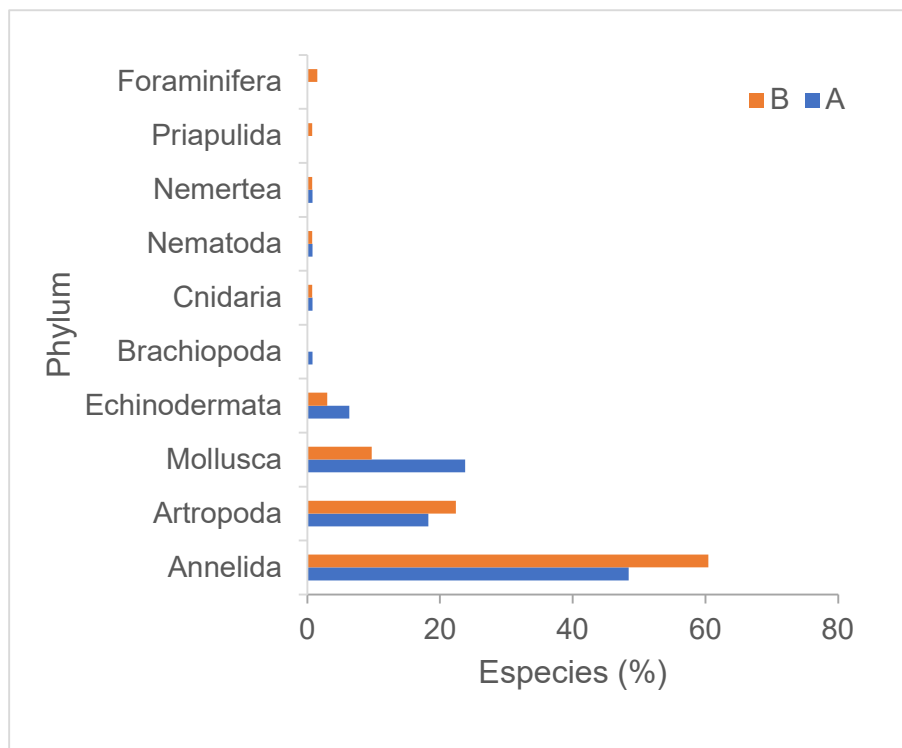


Figura 1. Porcentaje de especies por Phylum, presentes en el centro A (azul) y B (naranja).

Tabla 2. SIMPER. Porcentaje de similitud y disimilitud entre y dentro de los Centros A y B. Con las abundancias y los porcentajes de contribución de cada especie. En base a una matriz de similitud de Bray-Curtis, previa transformación de datos a la raíz cuarta.

Similitud promedio dentro del centro A = 30.59					
Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Chaetozone sp.</i>	2.28	4.82	1.07	15.74	15.74
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	2.22	4.49	1.42	14.68	30.42
<i>Glycera capitata</i>	1.65	2.28	0.93	7.46	37.88
<i>Aglaophamus sp.</i>	1.53	1.89	0.81	6.16	44.05
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.62	1.72	0.61	5.63	49.68
<i>Aphelochaeta sp.</i>	1.43	1.67	0.58	5.45	55.12
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.09	1.50	0.56	4.91	60.03
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.59	0.92	0.36	2.99	63.03
<i>Proharpinia antipoda</i>	0.64	0.89	0.36	2.90	65.93
<i>Nucula semiornata</i>	0.84	0.77	0.34	2.51	68.44
<i>Heterophoxus oculatus</i>	0.68	0.76	0.44	2.49	70.93
<i>Polygordius sp.</i>	1.31	0.69	0.27	2.27	73.20
<i>Nereis sp.</i>	1.01	0.67	0.47	2.20	75.39
<i>Magellania venosa</i>	0.86	0.66	0.46	2.16	77.56
<i>Euclymene sp.</i>	0.80	0.53	0.42	1.72	79.28
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	0.95	0.51	0.40	1.68	80.96
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.74	0.51	0.37	1.68	82.64
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.68	0.50	0.41	1.63	84.27
<i>Spiophanes duplex</i>	0.66	0.47	0.35	1.53	85.80
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.61	0.36	0.22	1.17	86.97
<i>Nematoda</i>	0.75	0.34	0.34	1.12	88.08
<i>Neilonella sulculata</i>	0.56	0.29	0.22	0.94	89.02
<i>Phyllodoce sp.</i>	0.60	0.28	0.27	0.91	89.94
<i>Notiax brachyophthalma</i>	0.67	0.26	0.27	0.85	90.79

Continuación Tabla 2.

Similitud promedio dentro del Centro B: 56.71					
Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Malletia chilensis</i>	5.05	4.20	5.24	7.41	7.41
<i>Thyasira sp.</i>	4.11	3.25	4.96	5.74	13.14
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	3.94	3.19	4.93	5.62	18.77
<i>Aphelochaeta sp.</i>	3.71	2.34	1.70	4.12	22.89
<i>Heterophoxus oculatus</i>	2.82	2.19	5.21	3.86	26.75
<i>Chaetozone sp.</i>	3.01	2.06	1.81	3.63	30.38
<i>Nematoda</i>	2.92	2.01	1.43	3.55	33.93
<i>Ennucula grayi</i>	2.57	1.92	2.74	3.38	37.31
<i>Notiax brachyophthalma</i>	2.26	1.63	1.94	2.87	40.18
<i>Ostracoda sp.1</i>	2.53	1.63	1.55	2.87	43.06
<i>Asychis amphiglyptus</i>	2.21	1.47	1.68	2.59	45.65
<i>Aglaophamus sp.</i>	2.14	1.45	1.69	2.56	48.21
<i>Bradabyssa sp.</i>	2.05	1.43	1.27	2.52	50.73
<i>Nemertea</i>	2.07	1.40	1.57	2.48	53.20
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	2.05	1.25	1.28	2.20	55.40
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.88	1.20	1.29	2.12	57.52
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	1.99	1.16	1.23	2.04	59.56
<i>Aricidea sp.</i>	2.20	1.12	0.91	1.98	61.54
<i>Nereis sp.</i>	1.89	1.12	1.19	1.97	63.51
<i>Eudorella sp.</i>	1.90	1.11	1.25	1.95	65.46
<i>Mediomastus sp.</i>	1.76	1.09	1.07	1.93	67.38
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.77	1.03	1.15	1.81	69.20
<i>Levinsenia gracilis</i>	1.78	0.91	0.91	1.60	70.80
<i>Apistobranchus sp.</i>	1.78	0.87	0.90	1.54	72.33
<i>Pseudharpinia dentata</i>	1.54	0.86	0.79	1.52	73.86
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.56	0.83	0.90	1.46	75.31
<i>Neilonella sulculata</i>	1.28	0.71	0.71	1.25	76.56
<i>Macoploma inornata</i>	1.40	0.66	0.83	1.17	77.74
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	1.43	0.65	0.61	1.14	78.88
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	1.34	0.64	0.83	1.13	80.01
<i>Hormosina sp.</i>	1.38	0.62	0.74	1.10	81.10

<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	1.38	0.59	0.67	1.04	82.14
<i>Priapulida</i>	1.39	0.58	0.79	1.03	83.17
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	1.25	0.54	0.62	0.95	84.12

Continuación Tabla 2.

<i>Exogoninae sp.</i>	1.32	0.54	0.65	0.95	85.07	
<i>Pinnixa transversalis</i>	1.21	0.47	0.63	0.83	85.90	
<i>Glycera capitata</i>	1.02	0.42	0.56	0.73	86.63	
<i>Dentalium majorinum</i>	0.87	0.37	0.53	0.65	87.29	
<i>Ophelina syringopyge</i>	1.02	0.37	0.56	0.65	87.93	
<i>Chone rosea</i>	0.99	0.36	0.56	0.63	88.57	
<i>Linopherus annulata</i>	1.02	0.35	0.50	0.62	89.19	
<i>Ostracoda sp.3</i>	0.88	0.34	0.45	0.59	89.78	
<i>Urothoe falcata</i>	1.18	0.34	0.39	0.59	90.38	
Disimilitud promedio entre Centros = 78.19	Centro A	Centro B				
Especies	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Malletia chilensis</i>	0.17	5.05	3.44	3.15	4.40	4.40
<i>Thyasira sp.</i>	0.08	4.11	2.68	3.31	3.43	7.83
<i>Nematoda</i>	0.75	2.92	1.85	1.49	2.37	10.20
<i>Aphelochaeta sp.</i>	1.43	3.71	1.77	1.49	2.26	12.46
<i>Ennucula grayi</i>	0.42	2.57	1.54	1.84	1.98	14.43
<i>Heterophoxus oculatus</i>	0.68	2.82	1.52	2.10	1.95	16.38
<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.00	2.21	1.46	2.31	1.86	18.25
<i>Ostracoda sp.1</i>	0.17	2.53	1.32	1.60	1.69	19.94
<i>Nemertea</i>	0.28	2.07	1.23	1.52	1.57	21.50
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	2.22	3.94	1.22	1.26	1.56	23.06
<i>Apistobranchus sp.</i>	0.00	1.78	1.21	1.29	1.55	24.61
<i>Notiax brachyophthalma</i>	0.67	2.26	1.17	1.52	1.50	26.11
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	0.08	2.05	1.17	1.48	1.50	27.60
<i>Chaetozone sp.</i>	2.28	3.01	1.17	1.07	1.49	29.10
<i>Aricidea sp.</i>	0.24	2.20	1.15	1.13	1.47	30.57
<i>Nereis sp.</i>	1.01	1.89	1.15	1.45	1.47	32.04
<i>Levinsenia gracilis</i>	0.00	1.78	1.13	1.42	1.44	33.48
<i>Eudorella sp.</i>	0.00	1.90	1.12	1.62	1.44	34.91
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	0.95	1.77	1.08	1.32	1.38	36.29
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.62	1.88	1.07	1.29	1.37	37.67
<i>Bradabyssa sp.</i>	0.00	2.05	1.06	1.21	1.36	39.02
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	0.00	1.99	1.05	1.32	1.35	40.37

<i>Urothoe falcata</i>	0.48	1.18	1.01	1.08	1.29	41.66
<i>Neilonella sulculata</i>	0.56	1.28	1.00	1.11	1.28	42.94

Continuación Tabla 2.

<i>Exogoninae sp.</i>	0.60	1.32	0.99	1.18	1.26	44.20
<i>Polygordius sp.</i>	1.31	0.10	0.94	0.64	1.20	45.40
<i>Mediomastus sp.</i>	0.29	1.76	0.92	1.18	1.18	46.58
<i>Altenaeum mabillei</i>	0.00	0.67	0.92	0.76	1.18	47.75
<i>Glycera capitata</i>	1.65	1.02	0.89	1.07	1.13	48.89
<i>Macoploma inornata</i>	0.31	1.40	0.88	1.21	1.13	50.02
<i>Aglaophamus sp.</i>	1.53	2.14	0.84	1.10	1.07	51.09
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.09	1.56	0.81	1.06	1.04	52.13
<i>Pinnixa transversalis</i>	0.47	1.21	0.80	1.11	1.03	53.16
<i>Priapulida</i>	0.00	1.39	0.76	1.09	0.98	54.13
<i>Anoplosyllinae sp.</i>	0.00	0.63	0.76	0.97	0.97	55.10
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.74	0.84	0.72	0.96	0.92	56.03
<i>Cirrophorus cf. branchiatus</i>	0.00	0.90	0.71	0.89	0.91	56.94
<i>Phyllodoce sp.</i>	0.60	0.51	0.71	0.93	0.91	57.85
<i>Linopherus annulata</i>	0.00	1.02	0.70	1.02	0.90	58.75
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	0.50	1.34	0.70	0.96	0.90	59.64
<i>Chone rosea</i>	0.00	0.99	0.70	0.96	0.89	60.54
<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	0.12	1.38	0.68	0.91	0.87	61.41
<i>Hormosina sp.</i>	0.00	1.38	0.67	0.94	0.86	62.27
<i>Pseudharpinia dentata</i>	0.10	1.54	0.67	0.75	0.86	63.13
<i>Cossura chilensis</i>	0.55	0.82	0.67	0.95	0.86	63.99
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	0.08	1.43	0.65	0.71	0.83	64.82
<i>Nucula semiornata</i>	0.84	0.00	0.63	0.75	0.80	65.62
<i>Magellania venosa</i>	0.86	0.00	0.60	0.81	0.77	66.39
<i>Euclymene sp.</i>	0.80	0.16	0.60	0.85	0.77	67.16
<i>Amphicteis chilensis</i>	0.08	0.59	0.56	0.69	0.72	67.88
<i>Spiophanes duplex</i>	0.66	0.38	0.55	0.77	0.70	68.58
<i>Ophelina syringopyge</i>	0.00	1.02	0.55	0.84	0.70	69.28
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.59	0.32	0.54	0.61	0.69	69.98
<i>Drilonereis tenuis</i>	0.00	0.63	0.52	0.58	0.67	70.64
<i>Streblosoma bairdi</i>	0.17	0.48	0.52	0.67	0.66	71.31
<i>Leanira quatrefagesi</i>	0.00	0.95	0.51	0.88	0.66	71.96
<i>Ostracoda sp.2</i>	0.08	0.69	0.50	0.71	0.65	72.61
<i>Ostracoda sp.4</i>	0.00	0.89	0.50	0.75	0.64	73.25

<i>Califia chilensis</i>	0.00	0.77	0.49	0.78	0.62	73.87
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	0.11	1.25	0.48	0.64	0.62	74.49
<i>Proharpinia antipoda</i>	0.64	0.00	0.48	0.55	0.61	75.10

Continuación Tabla 2.

<i>Ostracoda sp.3</i>	0.00	0.88	0.48	0.52	0.61	75.71
<i>Caligidae</i>	0.08	0.93	0.47	0.69	0.60	76.32
<i>Lumbrineridae sp.</i>	0.00	0.84	0.47	0.68	0.60	76.92
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.68	0.00	0.45	0.73	0.58	77.50
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.61	0.00	0.44	0.53	0.57	78.06
<i>Nassarius coppingeri</i>	0.25	0.30	0.43	0.58	0.55	78.61
<i>Oligochaeta</i>	0.00	0.68	0.40	0.69	0.51	79.12
<i>Dentalium majorinum</i>	0.00	0.87	0.39	0.62	0.50	79.61
<i>Artacama proboscidea</i>	0.25	0.58	0.39	0.65	0.49	80.11
<i>Natatolana chilensis</i>	0.08	0.30	0.38	0.51	0.49	80.60
<i>Prionospio sp.</i>	0.34	0.36	0.37	0.59	0.47	81.06
<i>Tanaidacea</i>	0.00	0.57	0.36	0.60	0.46	81.53
<i>Terebellidae sp.</i>	0.20	0.24	0.36	0.63	0.46	81.98
<i>Ampharete kerguelensis</i>	0.08	0.43	0.34	0.52	0.43	82.41
<i>Harmothoe exanthema</i>	0.40	0.00	0.31	0.51	0.40	82.81
<i>Microphoxus cornutus</i>	0.39	0.00	0.30	0.50	0.38	83.19
<i>Nassarius gayii</i>	0.41	0.00	0.29	0.47	0.37	83.56
<i>Travisia chiloensis</i>	0.00	0.43	0.28	0.46	0.36	83.92
<i>Ione ovata</i>	0.19	0.16	0.27	0.50	0.35	84.27
<i>Ophiuroidea sp.3</i>	0.00	0.37	0.26	0.48	0.33	84.60
<i>Prionospio orensanzii</i>	0.34	0.00	0.25	0.41	0.32	84.91
<i>Lamispina gymnopapillata</i>	0.40	0.00	0.23	0.38	0.30	85.21
<i>Acromegalomma pigmentum</i>	0.08	0.22	0.23	0.47	0.29	85.50
<i>Maldanidae sp.</i>	0.20	0.22	0.22	0.43	0.29	85.79
<i>Hesionidae sp.2</i>	0.00	0.52	0.22	0.52	0.28	86.07
<i>Podarkeopsis sp.</i>	0.00	0.47	0.21	0.49	0.27	86.35
<i>Drilonereis viborita</i>	0.25	0.17	0.21	0.45	0.27	86.61
<i>Psamathe ancuda</i>	0.25	0.15	0.20	0.45	0.25	86.87
<i>Tripylaster philippi</i>	0.08	0.22	0.20	0.42	0.25	87.12
<i>Bivalvia sp.1</i>	0.00	0.15	0.20	0.32	0.25	87.37
<i>Gyptis incompta</i>	0.00	0.50	0.19	0.43	0.25	87.62
<i>Urothoidae</i>	0.00	0.71	0.19	0.36	0.24	87.86
<i>Lasaea petitiana</i>	0.00	0.19	0.19	0.32	0.24	88.10
<i>Harmothoe sp.</i>	0.34	0.00	0.19	0.41	0.24	88.34

<i>Diastylis argentata</i>	0.08	0.30	0.19	0.40	0.24	88.58
<i>Oedicerotidae</i>	0.00	0.41	0.18	0.43	0.23	88.81
<i>Trichobranchidae</i>	0.08	0.07	0.18	0.39	0.23	89.04

Continuación Tabla 2.

<i>Pista corrientis</i>	0.20	0.00	0.17	0.35	0.22	89.26
<i>Fissurella oriens fulvescens</i>	0.23	0.00	0.17	0.35	0.22	89.48
<i>Zemysina inconspicua</i>	0.19	0.00	0.16	0.35	0.21	89.69
<i>Diastylis sp.</i>	0.00	0.48	0.16	0.39	0.21	89.90
<i>Leucon sp.</i>	0.00	0.30	0.16	0.39	0.21	90.10

Similitud promedio entre las estaciones de Transición de ambos centros= 35.80

Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%	
<i>Chaetozone sp.</i>	3.18	5.32	1.27	14.86	14.86	
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	2.61	4.72	1.68	13.18	28.03	
<i>Glycera capitata</i>	1.53	2.10	0.91	5.87	33.90	
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.87	1.90	0.71	5.32	39.22	
<i>Aphelochaeta sp.</i>	2.01	1.77	0.62	4.93	44.15	
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.42	1.66	0.64	4.63	48.78	
<i>Aglaophamus sp.</i>	1.47	1.36	0.68	3.79	52.57	
<i>Heterophoxus oculatus</i>	1.56	1.25	0.69	3.49	56.06	
<i>Malletia chilensis</i>	1.84	1.00	0.48	2.79	58.85	
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.69	0.95	0.37	2.65	61.50	
<i>Nematoda</i>	1.79	0.93	0.57	2.60	64.10	
<i>Proharpinia antipoda</i>	0.61	0.92	0.36	2.57	66.68	
<i>Nereis sp.</i>	1.27	0.70	0.54	1.95	68.62	
<i>Ennucula grayi</i>	1.32	0.68	0.56	1.89	70.51	
<i>Thyasira sp.</i>	1.24	0.66	0.46	1.85	72.36	
<i>Neilonella sulculata</i>	1.14	0.65	0.45	1.82	74.18	
<i>Nucula semiornata</i>	0.43	0.52	0.27	1.46	75.64	
<i>Golfingia margaritacea</i>	1.25	0.51	0.47	1.42	77.06	
<i>Notiax brachyophthalma</i>	1.01	0.51	0.51	1.42	78.48	
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.85	0.51	0.37	1.42	79.90	
<i>Spiophanes duplex</i>	0.75	0.51	0.37	1.42	81.32	
<i>Magellania venosa</i>	0.54	0.44	0.35	1.22	82.54	
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.49	0.41	0.36	1.14	83.67	
<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.74	0.40	0.47	1.11	84.78	
<i>Urothoe falcata</i>	0.97	0.39	0.33	1.08	85.87	
<i>Altenaeum mabillei</i>	0.77	0.36	0.36	1.00	86.87	
<i>Anoplosyllinae sp.</i>	0.59	0.36	0.46	1.00	87.86	

<i>Polygordius sp.</i>	0.61	0.32	0.19	0.88	88.75	
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.35	0.27	0.19	0.75	89.50	
<i>Nemertea</i>	0.90	0.26	0.35	0.73	90.22	

Continuación Tabla 2.

Similitud promedio entre las estaciones de Control de ambos centros = 44.13					
<i>Species</i>	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	3.29	3.14	1.82	7.11	7.11
<i>Malletia chilensis</i>	2.71	2.85	1.49	6.47	13.58
<i>Thyasira sp.</i>	2.37	2.16	1.41	4.90	18.48
<i>Aglaophamus sp.</i>	2.07	2.10	1.22	4.75	23.23
<i>Aphelochaeta sp.</i>	2.62	2.08	1.17	4.72	27.95
<i>Chaetozone sp.</i>	2.28	1.83	1.14	4.15	32.10
<i>Heterophoxus oculatus</i>	1.80	1.65	1.48	3.74	35.84
<i>Nematoda</i>	1.86	1.57	1.14	3.57	39.40
<i>Bradabyssa sp.</i>	1.47	1.39	1.06	3.15	42.56
<i>Mediomastus sp.</i>	1.39	1.23	1.07	2.79	45.35
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.65	1.21	0.91	2.75	48.10
<i>Notiax brachyophthalma</i>	1.60	1.16	0.88	2.63	50.73
<i>Ennucula grayi</i>	1.30	1.13	1.07	2.56	53.29
<i>Aricidea sp.</i>	1.51	1.09	0.82	2.46	55.75
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.59	1.03	0.68	2.34	58.10
<i>Nereis sp.</i>	1.56	1.02	0.75	2.31	60.40
<i>Ostracoda sp.1</i>	1.40	0.90	0.81	2.04	62.45
<i>Levinsenia gracilis</i>	1.25	0.89	0.81	2.02	64.47
<i>Eudorella sp.</i>	1.08	0.79	0.81	1.78	66.25
<i>Pseudharpinia dentata</i>	1.42	0.77	0.63	1.74	67.99
<i>Nemertea</i>	0.92	0.74	0.82	1.69	69.67
<i>Euclymene sp.</i>	0.82	0.70	0.48	1.59	71.26
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	1.05	0.67	0.62	1.52	72.78
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	1.04	0.62	0.63	1.42	74.19
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	1.23	0.62	0.57	1.40	75.60
<i>Pinnixa transversalis</i>	1.18	0.59	0.51	1.35	76.94
<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.99	0.58	0.63	1.32	78.27
<i>Apistobranchus sp.</i>	0.76	0.56	0.63	1.27	79.54
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	1.08	0.55	0.49	1.24	80.78
<i>Glycera capitata</i>	1.11	0.51	0.42	1.14	81.93
<i>Ninoe leptognatha</i>	0.90	0.48	0.48	1.10	83.03

<i>Phyllodoce sp.</i>	0.72	0.46	0.36	1.04	84.07
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	0.91	0.41	0.48	0.93	85.00
<i>Lumbrineridae sp.</i>	0.69	0.41	0.47	0.93	85.92

Continuación Tabla 2.

<i>Macoploma inornata</i>	0.97	0.41	0.46	0.92	86.85
<i>Magellania venosa</i>	0.55	0.40	0.36	0.90	87.74
<i>Hormosina sp.</i>	0.76	0.36	0.48	0.82	88.57
<i>Dentalium majorinum</i>	0.68	0.36	0.48	0.81	89.38
<i>Cossura chilensis</i>	0.81	0.31	0.34	0.70	90.08

Promedio Similitud entre las estaciones de Impacto de ambos centros= 60.34

Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Malletia chilensis</i>	4.25	3.65	3.05	6.05	6.05
<i>Thyasira sp.</i>	3.55	3.05	3.12	5.05	11.11
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	3.74	2.89	3.05	4.79	15.90
<i>Aphelochaeta sp.</i>	3.63	2.42	2.15	4.01	19.91
<i>Ostracoda sp.1</i>	2.66	2.16	3.08	3.57	23.49
<i>Ennucula grayi</i>	2.27	1.89	3.02	3.13	26.62
<i>Nemertea</i>	2.13	1.80	3.28	2.98	29.60
<i>Heterophoxus oculatus</i>	2.25	1.77	2.85	2.94	32.54
<i>Aglaophamus sp.</i>	2.18	1.74	1.97	2.88	35.42
<i>Asychis amphiglyptus</i>	2.08	1.69	3.07	2.80	38.22
<i>Notiax brachyophthalma</i>	2.17	1.62	2.75	2.69	40.91
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	2.05	1.61	3.05	2.67	43.58
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	2.04	1.59	2.84	2.64	46.22
<i>Chaetozone sp.</i>	2.38	1.52	2.56	2.52	48.74
<i>Bradabyssa sp.</i>	1.91	1.32	1.49	2.20	50.94
<i>Nematoda</i>	2.14	1.24	1.04	2.05	52.99
<i>Nereis sp.</i>	1.68	1.16	1.53	1.92	54.90
<i>Eudorella sp.</i>	1.70	1.15	1.50	1.91	56.82
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.81	1.08	1.53	1.79	58.61
<i>Aricidea sp.</i>	2.12	1.03	0.94	1.71	60.32
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.78	1.00	0.91	1.66	61.98
<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	1.55	0.94	1.05	1.55	63.53
<i>Pseudharpinia dentata</i>	1.49	0.92	1.04	1.53	65.06
<i>Hormosina sp.</i>	1.51	0.87	1.03	1.45	66.50
<i>Polygordius sp.</i>	1.36	0.84	0.28	1.39	67.89
<i>Glycera capitata</i>	1.24	0.82	0.49	1.37	69.26

<i>Apistobranchus sp.</i>	1.52	0.81	1.00	1.33	70.60
<i>Macoploma inornata</i>	1.32	0.80	1.03	1.33	71.93
<i>Exogoninae sp.</i>	1.39	0.78	1.05	1.30	73.23

Continuación Tabla 2.

<i>Mediomastus sp.</i>	1.64	0.78	1.02	1.30	74.53	
<i>Priapulida</i>	1.34	0.78	1.05	1.29	75.82	
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.27	0.76	1.04	1.26	77.08	
<i>Ostracoda sp.3</i>	1.43	0.75	0.77	1.24	78.32	
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	1.51	0.73	0.77	1.21	79.53	
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	1.42	0.73	1.03	1.21	80.73	
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	1.55	0.67	0.76	1.10	81.84	
<i>Neilonella sulculata</i>	1.36	0.66	0.65	1.10	82.93	
<i>Urothoidae</i>	1.41	0.65	0.76	1.08	84.02	
<i>Nucula semiornata</i>	0.67	0.57	0.28	0.95	84.96	
<i>Levinsenia gracilis</i>	1.31	0.56	0.75	0.93	85.90	
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	1.04	0.51	0.77	0.84	86.74	
<i>Ophelina syringopyge</i>	1.06	0.50	0.77	0.83	87.57	
<i>Caligidae</i>	1.08	0.50	0.77	0.82	88.39	
<i>Chone rosea</i>	0.98	0.47	0.78	0.78	89.17	
<i>Ostracoda sp.4</i>	0.92	0.38	0.57	0.64	89.80	
<i>Artacama proboscidea</i>	0.83	0.37	0.57	0.61	90.41	
Promedio disimilitud entre estaciones de Transición y Control =64.30	Transición	Control				
Especies	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Chaetozone sp.</i>	3.18	2.28	1.58	1.03	2.46	2.46
<i>Aphelochaeta sp.</i>	2.01	2.62	1.52	1.06	2.36	4.82
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	2.61	3.29	1.44	1.14	2.24	7.06
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.87	1.59	1.39	0.97	2.15	9.22
<i>Nereis sp.</i>	1.27	1.56	1.27	1.03	1.98	11.20
<i>Glycera capitata</i>	1.53	1.11	1.23	1.02	1.92	13.12
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.25	1.65	1.22	0.96	1.90	15.02
<i>Aglaophamus sp.</i>	1.47	2.07	1.17	0.90	1.82	16.84
<i>Phyllodoce sp.</i>	0.33	0.72	1.10	0.93	1.72	18.56
<i>Euclymene sp.</i>	0.47	0.82	1.09	0.92	1.69	20.25
<i>Nematoda</i>	1.79	1.86	1.06	1.02	1.65	21.90

Continuación Tabla 2.

<i>Urothoe falcata</i>	0.97	0.75	1.02	0.91	1.59	23.50
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.42	0.90	1.02	0.93	1.59	25.09
<i>Pinnixa transversalis</i>	0.59	1.18	1.02	0.88	1.58	26.67
<i>Exogoninae sp.</i>	0.98	0.68	0.98	1.06	1.52	28.19
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	0.40	1.23	0.97	0.77	1.51	29.70
<i>Notiax brachyophthalma</i>	1.01	1.60	0.92	0.86	1.43	31.13
<i>Cossura chilensis</i>	0.69	0.81	0.87	0.74	1.35	32.48
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.85	0.52	0.87	0.80	1.35	33.83
<i>Heterophoxus oculatus</i>	1.56	1.80	0.87	0.84	1.35	35.18
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.69	0.24	0.83	0.62	1.29	36.46
<i>Macoploma inornata</i>	0.53	0.97	0.81	0.71	1.26	37.73
<i>Neilonella sulculata</i>	1.14	0.38	0.79	0.73	1.23	38.95
<i>Polygordius sp.</i>	0.61	0.19	0.77	0.46	1.20	40.16
<i>Magellania venosa</i>	0.54	0.55	0.76	0.67	1.19	41.35
<i>Proharpinia antipoda</i>	0.61	0.17	0.74	0.58	1.15	42.49
<i>Mediomastus sp.</i>	0.43	1.39	0.71	0.87	1.11	43.61
<i>Pseudharpinia dentata</i>	0.00	1.42	0.71	0.72	1.10	44.70
<i>Spiophanes duplex</i>	0.75	0.24	0.68	0.76	1.06	45.77
<i>Harmothoe exanthema</i>	0.10	0.44	0.67	0.62	1.04	46.81
<i>Aricidea sp.</i>	0.54	1.51	0.66	0.77	1.02	47.83
<i>Nassarius coppingeri</i>	0.33	0.31	0.62	0.49	0.96	48.79
<i>Ostracoda sp. 1</i>	0.64	1.40	0.62	0.73	0.96	49.75
<i>Ennucula grayi</i>	1.32	1.30	0.59	0.68	0.92	50.67
<i>Ione ovata</i>	0.10	0.40	0.59	0.57	0.92	51.58
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.49	0.36	0.57	0.61	0.89	52.47
<i>Nassarius gayii</i>	0.20	0.34	0.55	0.53	0.86	53.33
<i>Altenaeum mabillei</i>	0.77	0.00	0.55	0.71	0.86	54.19
<i>Terebellidae sp.</i>	0.22	0.39	0.54	0.64	0.84	55.03
<i>Nucula semiornata</i>	0.43	0.12	0.54	0.51	0.84	55.87
<i>Streblosoma bairdi</i>	0.35	0.58	0.52	0.63	0.81	56.68
<i>Prionospio sp.</i>	0.20	0.36	0.52	0.57	0.81	57.50
<i>Nemertea</i>	0.90	0.92	0.50	0.77	0.78	58.27
<i>Thyasira sp.</i>	1.24	2.37	0.48	0.67	0.74	59.01
<i>Pista corrientis</i>	0.00	0.27	0.47	0.46	0.73	59.74

<i>Harpiniopsis fulgens</i>	0.10	1.08	0.46	0.62	0.71	60.45
<i>Bradabyssa sp.</i>	0.23	1.47	0.45	0.66	0.70	61.15

Continuación Tabla 2.

<i>Zemysina inconspicua</i>	0.00	0.26	0.44	0.47	0.69	61.84
<i>Fissurella oriens fulvescens</i>	0.00	0.32	0.43	0.47	0.67	62.50
<i>Lamispina gymnopapillata</i>	0.25	0.26	0.43	0.43	0.67	63.17
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.35	0.00	0.40	0.39	0.63	63.80
<i>Malletia chilensis</i>	1.84	2.71	0.40	0.63	0.62	64.41
<i>Apistobranchus sp.</i>	0.73	0.76	0.40	0.68	0.62	65.03
<i>Caligidae</i>	0.15	0.56	0.39	0.56	0.61	65.64
<i>Schistomeringos longicornis</i>	0.00	0.29	0.39	0.47	0.61	66.25
<i>Anoplosyllinae sp.</i>	0.59	0.16	0.38	0.79	0.59	66.84
<i>Artacama proboscidea</i>	0.30	0.26	0.38	0.55	0.59	67.43
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	0.59	1.05	0.37	0.62	0.58	68.01
<i>Ophiophragmus chilensis</i>	0.00	0.26	0.37	0.46	0.57	68.58
<i>Sthenelais helenae</i>	0.00	0.26	0.37	0.46	0.57	69.15
<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	0.34	0.72	0.36	0.60	0.57	69.72
<i>Maldanidae sp.</i>	0.12	0.26	0.36	0.42	0.55	70.27
<i>Ostracoda sp.2</i>	0.43	0.12	0.33	0.54	0.52	70.79
<i>Amphicteis chilensis</i>	0.48	0.26	0.33	0.59	0.52	71.31
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	0.41	1.04	0.32	0.57	0.50	71.81
<i>Harmothoe cf. commensalis</i>	0.10	0.14	0.32	0.37	0.50	72.31
<i>Levinsonia gracilis</i>	0.45	1.25	0.32	0.60	0.49	72.80
<i>Acromegalomma pigmentum</i>	0.10	0.36	0.31	0.49	0.49	73.29
<i>Tonicia sp.1</i>	0.00	0.26	0.31	0.32	0.48	73.77
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	0.00	0.91	0.31	0.54	0.48	74.26
<i>Diastylis argentata</i>	0.00	0.36	0.31	0.44	0.48	74.74
<i>Harmothoe sp.</i>	0.40	0.00	0.31	0.46	0.48	75.22
<i>Cirrophorus cf. branchiatus</i>	0.51	0.24	0.30	0.61	0.47	75.69
<i>Drilonereis viborita</i>	0.20	0.12	0.30	0.41	0.46	76.15
<i>Dipolydora socialis</i>	0.00	0.36	0.28	0.44	0.44	76.59
<i>Eudorella sp.</i>	0.49	1.08	0.28	0.56	0.44	77.03
<i>Psamathe ancuda</i>	0.20	0.12	0.28	0.42	0.44	77.47
<i>Ophiophragmus chilensis</i>	0.10	0.12	0.28	0.36	0.44	77.91
<i>Glycera americana</i>	0.10	0.12	0.28	0.36	0.44	78.34
<i>Chone rosea</i>	0.46	0.24	0.28	0.59	0.43	78.77
<i>Trichobranchidae</i>	0.10	0.12	0.28	0.40	0.43	79.21

<i>Priapulida</i>	0.37	0.70	0.27	0.56	0.42	79.62
<i>Hormosina sp.</i>	0.20	0.76	0.27	0.55	0.41	80.04
<i>Lumbrineridae sp.</i>	0.10	0.69	0.27	0.52	0.41	80.45

Continuación Tabla 2.

<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.74	0.99	0.26	0.53	0.41	80.86
<i>Microphoxus cornutus</i>	0.10	0.12	0.26	0.37	0.41	81.26
<i>Dentalium majorinum</i>	0.00	0.68	0.25	0.53	0.39	81.65
<i>Natatolana chilensis</i>	0.30	0.12	0.24	0.50	0.37	82.03
<i>Echiurus antarcticus</i>	0.00	0.12	0.24	0.31	0.37	82.40
<i>Linopherus annulata</i>	0.43	0.36	0.24	0.55	0.37	82.77
<i>Ampharete kerguelensis</i>	0.25	0.27	0.24	0.47	0.37	83.14
<i>Drilonereis tenuis</i>	0.25	0.27	0.23	0.45	0.35	83.49
<i>Leanira quatrefagesi</i>	0.22	0.64	0.22	0.54	0.35	83.84
<i>Ophiactis cf. asperula</i>	0.33	0.00	0.22	0.40	0.35	84.19
<i>Ophelina syringopyge</i>	0.23	0.50	0.22	0.52	0.34	84.53
<i>Leptochiton medinae</i>	0.10	0.14	0.22	0.38	0.34	84.87
<i>Ostracoda sp.5</i>	0.20	0.00	0.22	0.32	0.34	85.20
<i>Polyplacophora sp.1</i>	0.00	0.12	0.21	0.32	0.33	85.53
<i>Polyplacophora sp.2</i>	0.00	0.12	0.21	0.32	0.33	85.86
<i>Anasterias antarctica</i>	0.00	0.18	0.21	0.32	0.33	86.19
<i>Sigalionidae</i>	0.00	0.12	0.21	0.32	0.33	86.51
<i>Ostracoda sp.4</i>	0.25	0.40	0.20	0.49	0.32	86.83
<i>Tripylaster philippi</i>	0.20	0.12	0.20	0.36	0.32	87.15
<i>Califia chilensis</i>	0.32	0.24	0.20	0.52	0.31	87.46
<i>Ischnochiton pusio</i>	0.00	0.17	0.20	0.32	0.31	87.77
<i>Ophelia bipartita</i>	0.00	0.12	0.19	0.32	0.30	88.07
<i>Tegula luctuosa</i>	0.00	0.12	0.19	0.32	0.30	88.37
<i>Tonicia argyrosticta</i>	0.00	0.12	0.19	0.32	0.30	88.66
<i>Ischnochiton sp.</i>	0.00	0.12	0.19	0.32	0.30	88.96
<i>Eunoe sp.</i>	0.00	0.12	0.19	0.32	0.29	89.26
<i>Oligochaeta</i>	0.20	0.41	0.19	0.48	0.29	89.55
<i>Betaeus truncatus</i>	0.10	0.12	0.19	0.38	0.29	89.85
<i>Ophiuroidea sp.1</i>	0.10	0.12	0.19	0.38	0.29	90.14

Continuación Tabla 2.

Disimilitud promedio entre las estaciones de Transición e Impacto= 58.41						
	Transición	Impacto				
Especies	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Polygordius sp.</i>	0.61	1.36	2.56	0.63	4.38	4.38
<i>Chaetozone sp.</i>	3.18	2.38	1.90	0.91	3.25	7.63
<i>Aphelochaeta sp.</i>	2.01	3.63	1.68	1.06	2.87	10.50
<i>Nucula semiornata</i>	0.43	0.67	1.16	0.66	1.99	12.49
<i>Neilonella sulculata</i>	1.14	1.36	1.16	0.77	1.98	14.47
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.35	0.53	1.15	0.58	1.98	16.44
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	2.61	3.74	1.15	0.83	1.96	18.40
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.87	1.81	1.11	0.64	1.89	20.30
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	0.00	1.55	1.00	0.72	1.72	22.01
<i>Ninoe leptognatha</i>	1.42	1.78	0.97	0.82	1.66	23.67
<i>Prionospio orensanzii</i>	0.12	0.42	0.95	0.56	1.62	25.29
<i>Microphoxus cornutus</i>	0.10	0.39	0.92	0.56	1.57	26.86
<i>Spiophanes duplex</i>	0.75	0.51	0.89	0.63	1.53	28.39
<i>Aglaophamus sp.</i>	1.47	2.18	0.88	0.74	1.50	29.89
<i>Metharpinia longirostris</i>	0.00	0.37	0.86	0.58	1.48	31.37
<i>Glycera capitata</i>	1.53	1.24	0.80	0.70	1.38	32.75
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.69	0.34	0.80	0.51	1.37	34.12
<i>Aricidea sp.</i>	0.54	2.12	0.80	0.88	1.37	35.48
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.85	1.04	0.79	0.76	1.35	36.83
<i>Leukoma thaca</i>	0.00	0.32	0.76	0.57	1.30	38.13
<i>Urothoe falcata</i>	0.97	0.81	0.76	0.83	1.30	39.43
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	0.40	1.42	0.76	0.82	1.30	40.73
<i>Heterophoxus oculatus</i>	1.56	2.25	0.73	0.71	1.25	41.98
<i>Nematoda</i>	1.79	2.14	0.72	0.73	1.24	43.22
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.25	1.27	0.67	0.68	1.15	44.37
<i>Notiax brachyophthalma</i>	1.01	2.17	0.66	0.63	1.14	45.51
<i>Nereis sp.</i>	1.27	1.68	0.66	0.71	1.13	46.64
<i>Proharpinia antipoda</i>	0.61	0.00	0.65	0.43	1.11	47.75
<i>Mediomastus sp.</i>	0.43	1.64	0.64	0.80	1.09	48.85

<i>Ostracoda sp.1</i>	0.64	2.66	0.63	0.78	1.09	49.93
<i>Phyllodoce sp.</i>	0.33	0.67	0.61	0.67	1.05	50.98

Continuación Tabla 2.

<i>Altenaeum mabillei</i>	0.77	0.18	0.58	0.91	0.99	51.97
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	0.10	1.51	0.57	0.84	0.98	52.95
<i>Exogoninae sp.</i>	0.98	1.39	0.57	0.75	0.97	53.92
<i>Ennucula grayi</i>	1.32	2.27	0.54	0.61	0.92	54.85
<i>Bradabyssa sp.</i>	0.23	1.91	0.53	0.87	0.92	55.76
<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	0.34	1.55	0.53	0.85	0.91	56.67
<i>Nemertea</i>	0.90	2.13	0.53	0.81	0.91	57.59
<i>Pseudharpinia dentata</i>	0.00	1.49	0.53	0.89	0.91	58.50
<i>Pinnixa transversalis</i>	0.59	0.89	0.49	0.60	0.84	59.33
<i>Cossura chilensis</i>	0.69	0.54	0.48	0.70	0.82	60.15
<i>Urothoidae</i>	0.00	1.41	0.48	0.78	0.82	60.97
<i>Ostracoda sp.3</i>	0.13	1.43	0.46	0.78	0.79	61.76
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	0.41	2.05	0.45	0.79	0.77	62.52
<i>Apistobranchus sp.</i>	0.73	1.52	0.44	0.77	0.76	63.29
<i>Hormosina sp.</i>	0.20	1.51	0.44	0.82	0.76	64.04
<i>Anoplosyllinae sp.</i>	0.59	0.18	0.43	1.07	0.74	64.78
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	0.59	2.04	0.42	0.74	0.73	65.51
<i>Magellania venosa</i>	0.54	0.00	0.42	0.41	0.73	66.23
<i>Artacama proboscidea</i>	0.30	0.83	0.41	0.73	0.70	66.93
<i>Cycethra verrucosa</i>	0.00	0.15	0.41	0.37	0.70	67.63
<i>Prionospio sp.</i>	0.20	0.58	0.39	0.51	0.67	68.30
<i>Ostracoda sp.2</i>	0.43	0.73	0.39	0.61	0.67	68.97
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.49	0.00	0.36	0.42	0.62	69.59
<i>Malletia chilensis</i>	1.84	4.25	0.36	0.60	0.62	70.21
<i>Caligidae</i>	0.15	1.08	0.36	0.78	0.62	70.82
<i>Levinsenia gracilis</i>	0.45	1.31	0.36	0.77	0.62	71.44
<i>Caecum chilense</i>	0.00	0.15	0.36	0.38	0.61	72.05
<i>Cirrophorus cf. branchiatus</i>	0.51	0.74	0.36	0.73	0.61	72.66
<i>Priapulida</i>	0.37	1.34	0.35	0.74	0.60	73.26
<i>Amphicteis chilensis</i>	0.48	0.30	0.35	0.68	0.60	73.86
<i>Macoploma inornata</i>	0.53	1.32	0.35	0.70	0.59	74.46
<i>Eudorella sp.</i>	0.49	1.70	0.34	0.70	0.58	75.03
<i>Retrotapes exalbidus</i>	0.00	0.15	0.33	0.38	0.57	75.60
<i>Ophelina syringopyge</i>	0.23	1.06	0.33	0.74	0.56	76.16

<i>Ostracoda sp.4</i>	0.25	0.92	0.33	0.69	0.56	76.72
<i>Dentalium majorinum</i>	0.00	0.90	0.31	0.69	0.53	77.25
<i>Linopherus annulata</i>	0.43	0.96	0.31	0.73	0.53	77.78

Continuación Tabla 2.

<i>Califia chilensis</i>	0.32	0.78	0.30	0.69	0.51	78.29
<i>Nassarius coppingeri</i>	0.33	0.15	0.30	0.39	0.51	78.80
<i>Euclymene sp.</i>	0.47	0.00	0.29	0.44	0.50	79.30
<i>Streblosoma bairdi</i>	0.35	0.00	0.29	0.46	0.49	79.79
<i>Drilonereis tenuis</i>	0.25	0.55	0.28	0.61	0.49	80.28
<i>Chone rosea</i>	0.46	0.98	0.28	0.69	0.47	80.75
<i>Diastylis sp.</i>	0.00	0.81	0.27	0.67	0.47	81.22
<i>Thyasira sp.</i>	1.24	3.55	0.27	0.82	0.46	81.68
<i>Harmothoe sp.</i>	0.40	0.00	0.27	0.37	0.46	82.14
<i>Leanira quatrefagesi</i>	0.22	0.79	0.26	0.69	0.45	82.59
<i>Ostracoda sp.5</i>	0.20	0.15	0.25	0.32	0.43	83.03
<i>Tanaidacea</i>	0.20	0.67	0.25	0.65	0.43	83.45
<i>Gyptis incompta</i>	0.00	0.68	0.25	0.59	0.43	83.88
<i>Lumbrineridae sp.</i>	0.10	0.67	0.25	0.59	0.42	84.30
<i>Natatolana chilensis</i>	0.30	0.15	0.25	0.55	0.42	84.73
<i>Hesionidae sp.2</i>	0.10	0.74	0.24	0.68	0.42	85.14
<i>Ampharete kerguelensis</i>	0.25	0.30	0.24	0.52	0.42	85.56
<i>Drilonereis viborita</i>	0.20	0.34	0.23	0.46	0.40	85.96
<i>Oligochaeta</i>	0.20	0.55	0.23	0.61	0.40	86.36
<i>Cyclammia cancellata</i>	0.00	0.67	0.23	0.59	0.39	86.75
<i>Psamathe ancuda</i>	0.20	0.30	0.22	0.45	0.38	87.13
<i>Pandora cistula</i>	0.00	0.65	0.22	0.59	0.37	87.50
<i>Tripylaster philippi</i>	0.20	0.15	0.21	0.34	0.37	87.86
<i>Aricidea (Acmira) strelzovi</i>	0.00	0.63	0.20	0.38	0.34	88.20
<i>Ophiactis cf. asperula</i>	0.33	0.00	0.19	0.33	0.32	88.52
<i>Leucon sp.</i>	0.10	0.44	0.18	0.54	0.30	88.82
<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.74	2.08	0.17	0.84	0.30	89.12
<i>Maldanidae sp.</i>	0.12	0.30	0.17	0.40	0.29	89.42
<i>Lasaea petitiiana</i>	0.16	0.15	0.16	0.40	0.27	89.68
<i>Travisia chiloensis</i>	0.10	0.32	0.16	0.47	0.27	89.95
<i>Phyllodocidae</i>	0.10	0.15	0.15	0.28	0.26	90.22

Continuación Tabla 2.

Disimilitud promedio entre las estaciones de Control e Impacto = 52.12						
	Control	Impacto				
Especies	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Polygordius sp.</i>	0.19	1.36	1.07	0.44	2.06	2.06
<i>Aphelochaeta sp.</i>	2.62	3.63	1.02	1.12	1.95	4.00
<i>Chaetozone sp.</i>	2.28	2.38	0.87	0.86	1.68	5.68
<i>Nereis sp.</i>	1.56	1.68	0.80	0.84	1.54	7.23
<i>Lumbrineris cingulata</i>	1.59	1.81	0.80	0.77	1.54	8.77
<i>Nematoda</i>	1.86	2.14	0.79	1.04	1.51	10.28
<i>Cirrophorus longifurcatus</i>	3.29	3.74	0.76	0.74	1.46	11.74
<i>Ninoe leptognatha</i>	0.90	1.78	0.75	1.07	1.43	13.17
<i>Exogoninae sp.</i>	0.68	1.39	0.73	1.14	1.41	14.58
<i>Leitoscoloplos chilensis</i>	0.91	1.55	0.73	0.86	1.41	15.99
<i>Neilonella sulculata</i>	0.38	1.36	0.73	0.80	1.40	17.39
<i>Aricidea sp.</i>	1.51	2.12	0.73	1.03	1.39	18.79
<i>Golfingia (Golfingia) margaritacea</i>	1.65	1.27	0.71	0.76	1.37	20.15
<i>Pinnixa transversalis</i>	1.18	0.89	0.70	0.81	1.34	21.49
<i>Glycera capitata</i>	1.11	1.24	0.69	0.87	1.32	22.81
<i>Pinnixa valdiviensis</i>	1.23	1.42	0.67	0.80	1.29	24.10
<i>Urothoe falcata</i>	0.75	0.81	0.67	0.77	1.28	25.39
<i>Ostracoda sp.3</i>	0.12	1.43	0.66	1.06	1.27	26.66
<i>Urothoidae</i>	0.00	1.41	0.65	1.04	1.24	27.90
<i>Pseudharpinia dentata</i>	1.42	1.49	0.64	0.98	1.23	29.13
<i>Ostracoda sp.1</i>	1.40	2.66	0.64	0.91	1.23	30.36
<i>Macoploma inornata</i>	0.97	1.32	0.63	0.79	1.20	31.57
<i>Notiax brachyophthalma</i>	1.60	2.17	0.62	0.78	1.18	32.75
<i>Boccardia wellingtonensis</i>	0.52	1.04	0.60	0.85	1.15	33.90
<i>Harpiniopsis fulgens</i>	1.08	1.51	0.60	0.93	1.15	35.05
<i>Aglaophamus sp.</i>	2.07	2.18	0.60	0.80	1.15	36.20
<i>Prionospio (Minuspio) sp.</i>	0.72	1.55	0.55	0.95	1.06	37.26
<i>Mediomastus sp.</i>	1.39	1.64	0.54	0.98	1.04	38.31

<i>Phyllodoce sp.</i>	0.72	0.67	0.54	0.66	1.04	39.35
<i>Cossura chilensis</i>	0.81	0.54	0.54	0.68	1.04	40.39
<i>Nucula semiornata</i>	0.12	0.67	0.54	0.43	1.03	41.42
<i>Levinsenia gracilis</i>	1.25	1.31	0.53	0.96	1.01	42.42

Continuación Tabla 2.

<i>Thyasira sp.</i>	2.37	3.55	0.52	0.85	1.01	43.43
<i>Hormosina sp.</i>	0.76	1.51	0.51	0.98	0.99	44.42
<i>Caligidae</i>	0.56	1.08	0.51	0.97	0.99	45.40
<i>Malletia chilensis</i>	2.71	4.25	0.49	0.98	0.93	46.33
<i>Asychis amphiglyptus</i>	0.99	2.08	0.49	0.85	0.93	47.27
<i>Nemertea</i>	0.92	2.13	0.49	1.02	0.93	48.20
<i>Eunoe cf. rhizoicola</i>	1.04	2.05	0.48	0.87	0.93	49.12
<i>Apistobranchus sp.</i>	0.76	1.52	0.48	0.97	0.93	50.05
<i>Artacama proboscidea</i>	0.26	0.83	0.48	0.85	0.91	50.97
<i>Abyssoninoe abyssorum</i>	1.05	2.04	0.48	0.87	0.91	51.88
<i>Bivalvia sp.2</i>	0.00	0.53	0.46	0.36	0.89	52.77
<i>Euclymene sp.</i>	0.82	0.00	0.46	0.51	0.88	53.66
<i>Priapulida</i>	0.70	1.34	0.46	0.96	0.88	54.53
<i>Prionospio sp.</i>	0.36	0.58	0.44	0.68	0.85	55.38
<i>Ostracoda sp.4</i>	0.40	0.92	0.43	0.88	0.83	56.21
<i>Linopherus annulata</i>	0.36	0.96	0.42	0.95	0.81	57.02
<i>Eudorella sp.</i>	1.08	1.70	0.41	0.87	0.80	57.81
<i>Dentalium majorinum</i>	0.68	0.90	0.41	0.92	0.78	58.59
<i>Ophelina syringopyge</i>	0.50	1.06	0.41	0.94	0.78	59.37
<i>Spiophanes duplex</i>	0.24	0.51	0.40	0.48	0.77	60.14
<i>Chone rosea</i>	0.24	0.98	0.40	0.97	0.77	60.92
<i>Heterophoxus oculatus</i>	1.80	2.25	0.40	0.64	0.76	61.68
<i>Lumbrineridae sp.</i>	0.69	0.67	0.39	0.89	0.76	62.43
<i>Califia chilensis</i>	0.24	0.78	0.39	0.81	0.74	63.18
<i>Cirrophorus cf. branchiatus</i>	0.24	0.74	0.38	0.73	0.73	63.91
<i>Ennucula grayi</i>	1.30	2.27	0.38	0.83	0.73	64.64
<i>Streblosoma bairdi</i>	0.58	0.00	0.38	0.61	0.72	65.36
<i>Diastylis sp.</i>	0.12	0.81	0.37	0.86	0.71	66.06
<i>Prionospio oreansanzi</i>	0.00	0.42	0.36	0.36	0.70	66.76
<i>Bradabyssa sp.</i>	1.47	1.91	0.36	0.76	0.70	67.46
<i>Leanira quatrefagesi</i>	0.64	0.79	0.35	0.88	0.68	68.14
<i>Gyptis incompta</i>	0.26	0.68	0.35	0.80	0.68	68.81
<i>Ostracoda sp.2</i>	0.12	0.73	0.35	0.76	0.66	69.47

<i>Oligochaeta</i>	0.41	0.55	0.34	0.78	0.66	70.13
<i>Hesionidae sp.2</i>	0.12	0.74	0.33	0.88	0.64	70.77
<i>Microphoxus cornutus</i>	0.12	0.39	0.33	0.35	0.63	71.40
<i>Aricidea (Acmira) strelzovi</i>	0.19	0.63	0.33	0.54	0.63	72.03

Continuación Tabla 2.

<i>Metharpinia longirostris</i>	0.00	0.37	0.32	0.36	0.62	72.64
<i>Tanaidacea</i>	0.14	0.67	0.32	0.76	0.62	73.26
<i>Cyclammia cancellata</i>	0.14	0.67	0.32	0.76	0.62	73.88
<i>Drilonereis tenuis</i>	0.27	0.55	0.31	0.70	0.60	74.48
<i>Podarkeopsis sp.</i>	0.47	0.34	0.30	0.80	0.58	75.07
<i>Pandora cistula</i>	0.12	0.65	0.30	0.77	0.58	75.65
<i>Magallania venosa</i>	0.55	0.00	0.30	0.36	0.57	76.21
<i>Diastylis argentata</i>	0.36	0.30	0.29	0.57	0.56	76.77
<i>Travisia chiloensis</i>	0.31	0.32	0.29	0.64	0.55	77.33
<i>Leukoma thaca</i>	0.00	0.32	0.28	0.36	0.54	77.87
<i>Maldanidae sp.</i>	0.26	0.30	0.28	0.48	0.53	78.40
<i>Oedicerotidae</i>	0.40	0.32	0.27	0.71	0.52	78.92
<i>Nassarius coppingeri</i>	0.31	0.15	0.26	0.32	0.49	79.41
<i>Ione ovata</i>	0.40	0.00	0.26	0.37	0.49	79.91
<i>Ampharete kerguelensis</i>	0.27	0.30	0.25	0.63	0.49	80.39
<i>Dipolydora socialis</i>	0.36	0.15	0.24	0.52	0.47	80.86
<i>Sigalionidae</i>	0.12	0.34	0.24	0.46	0.47	81.33
<i>Amphicteis chilensis</i>	0.26	0.30	0.24	0.61	0.46	81.79
<i>Drilonereis viborita</i>	0.12	0.34	0.23	0.45	0.45	82.24
<i>Hesionidae sp.1</i>	0.24	0.34	0.23	0.62	0.45	82.69
<i>Cyclostremiscus sp.</i>	0.24	0.34	0.23	0.63	0.44	83.12
<i>Harmothoe exanthema</i>	0.44	0.00	0.23	0.31	0.44	83.56
<i>Ophiuroidea sp.3</i>	0.24	0.30	0.22	0.62	0.42	83.98
<i>Amphilocheia</i>	0.28	0.15	0.21	0.54	0.40	84.38
<i>Sternaspis chilensis</i>	0.24	0.30	0.21	0.62	0.40	84.78
<i>Psamathe ancuda</i>	0.12	0.30	0.21	0.45	0.39	85.17
<i>Acromegalomma pigmentum</i>	0.36	0.00	0.21	0.45	0.39	85.57
<i>Terebellidae sp.</i>	0.39	0.00	0.20	0.36	0.38	85.95
<i>Leucon sp.</i>	0.00	0.44	0.20	0.60	0.38	86.33
<i>Aurospio sp.</i>	0.27	0.15	0.19	0.55	0.36	86.69
<i>Peltarion spinulosum</i>	0.36	0.00	0.19	0.31	0.36	87.05
<i>Haplocheira balssi</i>	0.26	0.15	0.18	0.55	0.35	87.39
<i>Notocirrus virginis</i>	0.12	0.20	0.17	0.43	0.32	87.71

<i>Harpiniinae</i>	0.17	0.20	0.17	0.43	0.32	88.03
<i>Nassarius gayii</i>	0.34	0.00	0.17	0.25	0.32	88.35
<i>Pista corrientis</i>	0.27	0.00	0.16	0.25	0.31	88.66
<i>Lepidastheniinae sp.</i>	0.14	0.18	0.16	0.43	0.30	88.96

Continuación Tabla 2.

<i>Anoplosyllinae sp.</i>	0.16	0.18	0.16	0.43	0.30	89.26
<i>Zemysina inconspicua</i>	0.26	0.00	0.15	0.25	0.29	89.55
<i>Cycethra verrucosa</i>	0.00	0.15	0.15	0.25	0.28	89.83
<i>Fissurella oriens fulvescens</i>	0.32	0.00	0.15	0.25	0.28	90.11

Tabla 3. Particionamiento aditivo de Beta (BD) en Remplazo (Repl) y Diferencia de Riqueza (Rich Dif) según Podani; y en Remplazo (Rep) y Anidamiento (N) según Baselga; con los índices de Jaccard (J) y Sorensen (S) para los datos de presencia/ausencia y Ruzicka (R) y Porcentaje de Diferencia (%Dif) para los datos de abundancia (previa transformación de datos a la raíz cuarta). Para los factores Distancia, Centro y para la distancia dentro del centro A (Dis (A)) y distancia dentro del centro B (Dis (B)). Y para el total de las estaciones de cada uno de los centros (A y B).

Factor	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
Distancia	J	0.238	0.200	0.038	0.840	0.160
	S	0.157	0.132	0.025	0.841	0.159
	x	0.198	0.166	0.032	0.841	0.159
	d.s	0.058	0.048	0.009	0.001	0.001
	R	0.244	0.207	0.038	0.846	0.154
	% Dif	0.162	0.137	0.025	0.844	0.156
	x	0.203	0.172	0.031	0.845	0.155
	d.s	0.058	0.050	0.009	0.001	0.001
	Podani x	0.200	0.169	0.031	0.843	0.157
	Podani d.s	0.047	0.040	0.007	0.003	0.003
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.238	0.216	0.023	0.905	0.095
	S	0.157	0.138	0.018	0.882	0.118
	x	0.198	0.177	0.021	0.894	0.106
	d.s	0.058	0.055	0.003	0.016	0.016
	R	0.2442	0.2234	0.0208	0.9147	0.0853
	% Dif	0.1618	0.1438	0.0179	0.8891	0.1109
	x	0.203	0.184	0.019	0.902	0.098
	d.s	0.058	0.056	0.002	0.018	0.018
	Baselga x	0.200	0.180	0.020	0.898	0.102
	Baselga ds	0.047	0.046	0.002	0.015	0.015
	Total Presencia/Ausencia					
	x	0.198				
	d.s	0.047				
	Total Abundancia					
	x	0.203				

	d.s	0.048				
--	------------	--------------	--	--	--	--

Continuación Tabla 3

Centro	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
	J	0.391	0.214	0.177	0.548	0.452
	S	0.331	0.179	0.153	0.539	0.461
	x	0.361	0.196	0.165	0.543	0.457
	d.s	0.042	0.025	0.017	0.006	0.006
	R	0.399	0.208	0.191	0.521	0.479
	% Dif	0.343	0.175	0.167	0.512	0.488
	x	0.371	0.192	0.179	0.516	0.484
	d.s	0.040	0.023	0.017	0.006	0.006
	Podani x	0.366	0.194	0.172	0.530	0.470
	Podani d.s	0.034	0.020	0.016	0.016	0.016
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.391	0.333	0.058	0.853	0.147
	S	0.331	0.261	0.071	0.787	0.213
	x	0.361	0.297	0.064	0.820	0.180
	d.s	0.042	0.051	0.009	0.046	0.046
	R	0.399	0.339	0.061	0.848	0.152
	% Dif	0.343	0.267	0.076	0.780	0.220
	x	0.371	0.303	0.068	0.814	0.186
	d.s	0.040	0.050	0.010	0.048	0.048
	Baselga x	0.366	0.300	0.066	0.817	0.183
	Baselga d.s	0.034	0.042	0.008	0.039	0.039
	Total Presencia/ Ausencia					
	x	0.361				
	d.s	0.034				
	Total Abundancia					
	x	0.371				
	d.s	0.033				

Continuación Tabla 3.

Dist(A)	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
	J	0.227	0.188	0.038	0.831	0.169
	S	0.148	0.123	0.024	0.834	0.166
	x	0.187	0.156	0.031	0.833	0.167
	d.s	0.056	0.046	0.010	0.002	0.002
	R	0.384	0.163	0.222	0.424	0.576
	% Dif	0.318	0.129	0.190	0.404	0.596
	x	0.351	0.146	0.206	0.414	0.586
	d.s	0.047	0.024	0.023	0.014	0.014
	Podani x	0.269	0.151	0.118	0.623	0.377
	Podani d.s	0.104	0.031	0.102	0.242	0.242
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.227	0.203	0.024	0.895	0.105
	S	0.148	0.129	0.019	0.873	0.127
	x	0.187	0.166	0.021	0.884	0.116
	d.s	0.056	0.052	0.004	0.015	0.015
	R	0.384	0.288	0.096	0.749	0.251
	% Dif	0.318	0.205	0.113	0.644	0.356
	x	0.351	0.246	0.105	0.696	0.304
	d.s	0.047	0.059	0.012	0.074	0.074
	Baselga x	0.269	0.206	0.063	0.790	0.210
	Baselga d.s	0.104	0.065	0.049	0.117	0.117
	Total Presencia/Ausencia					
	x	0.187				
	d.s	0.046				
	Total Abundancia					
	x	0.351				
	d.s	0.038				

Continuación Tabla 3.

Dist(B)	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
	J	0.296	0.134	0.162	0.453	0.547
	S	0.211	0.095	0.116	0.449	0.551
	x	0.253	0.114	0.139	0.451	0.549
	d.s	0.060	0.028	0.032	0.003	0.003
	R	0.297	0.136	0.161	0.457	0.543
	% Dif	0.212	0.096	0.116	0.452	0.548
	x	0.254	0.116	0.139	0.455	0.545
	d.s	0.060	0.028	0.032	0.003	0.003
	Podani x	0.254	0.115	0.139	0.453	0.547
	Podani d.s	0.049	0.023	0.026	0.003	0.003
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.296	0.192	0.104	0.649	0.351
	S	0.211	0.120	0.090	0.571	0.429
	x	0.253	0.156	0.097	0.610	0.390
	d.s	0.060	0.050	0.010	0.055	0.055
	R	0.297	0.194	0.103	0.654	0.346
	% Dif	0.212	0.122	0.090	0.575	0.425
	x	0.254	0.158	0.096	0.614	0.386
	d.s	0.060	0.051	0.009	0.056	0.056
	Baselga x	0.254	0.157	0.097	0.612	0.388
	Baselga d.s	0.049	0.042	0.008	0.045	0.045
Total Presencia/Ausencia						
	x	0.253				
	d.s	0.049				
Total Abundancia						
	x	0.254				
	d.s	0.049				

Continuación Tabla 3.

A	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
	J	0.415	0.271	0.144	0.653	0.347
	S	0.360	0.234	0.126	0.651	0.349
	x	0.388	0.253	0.135	0.652	0.348
	d.s	0.039	0.026	0.013	0.001	0.001
	R	0.416	0.272	0.144	0.654	0.346
	% Dif	0.360	0.235	0.126	0.651	0.349
	x	0.388	0.253	0.135	0.652	0.348
	d.s	0.039	0.026	0.013	0.001	0.001
	Podani x	0.388	0.253	0.135	0.652	0.348
	Podani d.s	0.032	0.021	0.011	0.001	0.001
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.415	0.376	0.039	0.906	0.094
	S	0.360	0.309	0.051	0.859	0.141
	x	0.388	0.343	0.045	0.883	0.117
	d.s	0.039	0.047	0.008	0.033	0.033
	R	0.416	0.377	0.039	0.906	0.094
	% Dif	0.360	0.310	0.051	0.860	0.140
	x	0.388	0.343	0.045	0.883	0.117
	d.s	0.039	0.047	0.008	0.033	0.033
	Baselga x	0.388	0.343	0.045	0.883	0.117
	Baselga d.s	0.032	0.039	0.007	0.027	0.027
	Total Presencia/Ausencia					
	x	0.388				
	d.s	0.032				
	Total Abundancia					
	x	0.388				
	d.s	0.032				

Continuación Tabla 3.

B	Podani	BDtotal	Repl	RichDif	Repl/BDtotal	RichDif/BDtotal
	J	0.298	0.199	0.099	0.669	0.331
	S	0.217	0.144	0.073	0.664	0.336
	x	0.258	0.172	0.086	0.667	0.333
	d.s	0.057	0.039	0.018	0.004	0.004
	R	0.300	0.199	0.101	0.663	0.337
	% Dif	0.219	0.144	0.075	0.658	0.342
	x	0.259	0.171	0.088	0.660	0.340
	d.s	0.057	0.039	0.018	0.004	0.004
	Podani x	0.258	0.172	0.087	0.663	0.337
	Podani d.s	0.047	0.032	0.015	0.005	0.005
	Baselga	BDtotal	Repl	Nes	Repl/Bdtotal	Nes/BDtotal
	J	0.298	0.246	0.052	0.826	0.174
	S	0.217	0.168	0.049	0.774	0.226
	x	0.258	0.207	0.050	0.800	0.200
	d.s	0.057	0.055	0.002	0.037	0.037
	R	0.300	0.247	0.053	0.823	0.177
	% Dif	0.219	0.169	0.050	0.770	0.230
	x	0.259	0.208	0.052	0.797	0.203
	d.s	0.057	0.055	0.002	0.038	0.038
	Baselga x	0.258	0.207	0.051	0.798	0.202
	Baselga d.s	0.047	0.045	0.002	0.031	0.031
	Total Presencia/Ausencia					
	x	0.258				
	d.s	0.047				
	Total Abundancia					
	x	0.259				
	d.s	0.047				

Tabla 4. DISTLM. Conjunto de variables ambientales: 1) Profundidad (m), 2) T° = temperatura (C°), 3) pH, 4) Rédox (mV), 5) Media (µm), 6) Clasificación (µm), 7) Arena (%), 8) Fango (%), 9) pH_sw = pH del agua superficial, T°_bw = temperatura del agua de fondo (C°) y DO_bw = oxígeno disuelto del agua de fondo (ml/L), datos previamente normalizados. Y matriz de similitud de Bray-Curtis, con los datos de abundancia previamente transformados a la raíz cuarta. Selección de criterio BIC, selección de procedimiento Best.

Total SS(trace): 25380				
Prueba Marginal				
Variable	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.
Profundidad	5179.1	3.0766	0.015	0.20406
T°	5107.3	3.0232	0.009	0.20124
pH	3400.1	1.8563	0.09	0.13397
Rédox	2560.7	1.3467	0.23	0.1009
Media	7376.7	4.917	0.001	0.29066
Clasificación	7372.6	4.9132	0.001	0.2905
Arena	7919	5.4425	0.001	0.31202
Fango	7919	5.4425	0.001	0.31202
pH_sw	5843	3.589	0.009	0.23023
T°_bw	6545.1	4.1701	0.001	0.25789
DO_bw	5570.1	3.3742	0.009	0.21947
res.df: 12				
Mejor solución				
Mejor solución para cada número de variables				
BIC	R^2	RSS	N°.Vars	Selección
105.08	0.31202	17461	1	7
104.23	0.46357	13614	2	4;5
103.4	0.58154	10620	3	4;5;10
103.3	0.65583	8735	4	4;5;9;10
102.97	0.72168	7063.7	5	1;3-5;10
101.89	0.78659	5416.3	6	1;3-5;7;10
100.56	0.83927	4079.3	7	2-5;7;10;11
99.909	0.8729	3225.7	8	2-5;7;9-11
98.829	0.90255	2473.1	9	2-7;9-11
98.193	0.92288	1957.2	10	1-7;9-11
98.193	0.92288	1957.2	11	Todas

Continuación Tabla 4.

Mejor solución general				
BIC	R ²	RSS	N° Vars	Selección
98.193	0.92288	1957.2	10	1-7;9-11
98.193	0.92288	1957.2	10	1-6;8-11
98.193	0.92288	1957.2	11	Todas
98.829	0.90255	2473.1	9	2-7;9-11
98.829	0.90255	2473.1	9	2-6;8-11
98.829	0.90255	2473.1	10	2-11
99.256	0.89953	2549.8	10	1;3-11
99.256	0.89953	2549.8	9	1;3-6;8-11
99.256	0.89953	2549.8	9	1;3-7;9-11
99.789	0.89564	2648.6	10	1-11

SUPLEMENTARIO CAPÍTULO 2.

Tabla 1. Desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) para todos los loci, así como para cada área y año. Estimación de prueba de probabilidad de valores de p exactos con el método de la cadena de Markov. Número total de loci por año y área desviada de HWE; nivel de significación después de la corrección de Bonferroni $p < 0.004^*$

Área	Bahía de Coliumo								Plataforma del Itata					
Loci	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2009	2010	2012	2013	2014	2015
A1	0.606	0.018	0.001*	0.001*	0.000*	0.005	0.001*	0.003*	0.000*	0.248	0.687	0.000*	0.000*	0.052
A2	0.538	0.887	0.005	0.000*	0.548	0.155	0.007	0.000*	0.007	1.000	0.035	0.370	1.000	0.433
A4	0.535	0.001*	0.175	0.001*	0.001*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.094	0.040	0.003*	0.002*	0.000*
A7	1.000	0.000*	0.616	0.000*	0.006	0.000*	0.000*	0.000*	0.372	0.045	1.000	0.000*	0.005	0.821
A12	1.000	0.035	0.001*	0.303	0.623	0.061	0.000*	0.008	0.022	1.000	0.067	0.098	0.419	0.001*
A8	0.032	0.001*	0.481	0.019	0.647	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.238	0.314	0.000*	0.013	0.000*
B	0.000*	0.001*	0.000*	0.003*	0.001*	0.003*	0.000*	0.000*	0.000*	0.645	0.003*	0.000*	0.000*	0.154
D	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.162	0.024	0.000*	0.000*	0.000*
M	0.317	0.000*	0.048	0.000*	0.125	0.098	0.002*	0.012	0.006	0.061	0.491	0.096	0.636	0.000*
Z	0.051	0.114	0.488	0.018	0.000*	0.081	0.131	0.000*	0.001*	0.125	0.200	0.005	0.000*	0.655
F	0.050	0.006	0.038	0.264	0.180	0.033	0.000*	0.037	0.030	0.141	0.119	0.001*	0.018	0.296
R	0.189	0.000*	0.007	0.566	0.301	0.978	0.000*	0.000*	0.291	0.078	0.739	0.082	0.000*	0.000*
T	0.002*	0.000*	0.283	0.000*	0.109	0.000*	0.001*	0.000*	0.007	0.305	1.000	0.007	0.000*	0.485
Total	3	8	4	8	5	6	11	10	7	0	1	7	7	6

Tabla 2. Desequilibrio de ligamiento (LD): número de pares de loci con niveles de significancia después de la corrección de Bonferroni ($p < 0.004$) para cada locus, área y año. Estadística de razón de verosimilitud (prueba G) utilizando un algoritmo de cadena de Markov.

	Bahía de Coliumo									Plataforma del Itata						
Loci	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	Total	2009	2010	2012	2013	2014	2015	Total
A1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
A2	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A7	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
A12	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
A8	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1	1
B	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Z	1	0	0	0	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0
F	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2
R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T	0	1	0	0	1	0	0	1	3	1	0	0	0	0	1	2
Total	2	2	2	0	2	2	4	2	16	2	0	0	0	2	2	6

Tabla 3. Desviaciones de neutralidad para cada locus. Método bayesiano, donde Prob = probabilidad posterior del modelo, incluida la selección. Log₁₀(PO) = el logaritmo de probabilidades posteriores en base 10 para el modelo que incluye la selección, qval = probabilidad posterior para cada locus corregido, Alfa = coeficiente que indica la fuerza y la dirección de la selección. En negrita, los valores $q < 0,05$ y los valores α significativamente > 0 sugieren diversificación de la selección, mientras que los valores $q < 0,05$ y los valores α significativamente < 0 sugieren una selección equilibrante o purificadora.

Loci	Prob	Log ₁₀ (PO)	qval	Alfa
A1	1.000	1000.000	0.000	-1.376
A2	0.024	-1.617	0.374	0.001
A4	1.000	1000.000	0.000	-2.410
A7	0.042	-1.358	0.108	0.011
A12	1.000	1000.000	0.000	-1.512
A8	0.026	-1.567	0.265	0.000
B	1.000	1000.000	0.000	-1.842
D	1.000	1000.000	0.000	-2.045
M	1.000	1000.000	0.000	-1.776
Z	0.986	1.841	0.002	-0.740
F	1.000	1000.000	0.000	-1.430
R	0.032	-1.483	0.194	-0.003
T	0.025	-1.584	0.324	-0.005

Tabla 4. Prueba t de dos muestras asumiendo varianzas desiguales. Número de alelos (Na), número de alelos privados (Nap), N° alelos comunes (Nac), heterocigosidad observada (Ho) y heterocigosidad esperada corregida (uHe). Valor p entre y dentro de áreas para cada año. Nivel de significación después de la corrección de Bonferroni $p < 0,004^*$.

Área	Año	Na	Nap	Nac	Ho	uHe
Bahía de Coliumo	2008-2009	0.003*	0.104	0.017	0.013	0.007
	2008-2010	0.018	0.268	0.021	0.047	0.048
	2008-2011	0.050	0.077	0.283	0.001*	0.021
	2008-2012	0.109	0.376	0.026	0.020	0.085
	2008-2013	0.001*	0.076	0.009	0.000*	0.002*
	2008-2014	0.002*	0.078	0.015	0.000*	0.002*
	2008-2015	0.003*	0.116	0.016	0.000*	0.012
	2009-2010	0.244	0.171	0.355	0.209	0.126
	2009-2011	0.073	0.383	0.046	0.033	0.266
	2009-2012	0.066	0.134	0.256	0.420	0.168
	2009-2013	0.369	0.328	0.320	0.003*	0.287
	2009-2014	0.350	0.444	0.452	0.000*	0.336
	2009-2015	0.279	0.166	0.350	0.000*	0.195
	2010-2011	0.241	0.173	0.068	0.007*	0.299
	2010-2012	0.206	0.381	0.383	0.215	0.471
	2010-2013	0.321	0.241	0.389	0.001*	0.042
	2010-2014	0.351	0.156	0.396	0.000*	0.042
	2010-2015	0.423	0.500	0.500	0.000*	0.022
Plataforma del Itata	2009-2010	0.000*	0.040	0.112	0.338	0.365
	2009-2012	0.000*	0.029	0.033	0.070	0.171
	2009-2013	0.097	0.040	0.448	0.098	0.165
	2009-2014	0.032	0.104	0.243	0.195	0.225
	2009-2015	0.200	0.056	0.362	0.133	0.270
	2010-2012	0.400	0.279	0.176	0.179	0.299
	2010-2013	0.018	0.500	0.084	0.248	0.311
	2010-2014	0.009	0.196	0.302	0.359	0.365
	2010-2015	0.005	0.350	0.073	0.266	0.386
Coliumo & Itata	2009	0.389	0.362	0.405	0.000*	0.137
	2010	0.013	0.141	0.132	0.002*	0.058
	2012	0.073	0.122	0.050	0.193	0.201
	2013	0.127	0.063	0.500	0.285	0.307
	2014	0.081	0.175	0.205	0.138	0.426
	2015	0.352	0.243	0.309	0.085	0.310

Tabla 5. Tamaño poblacional efectivo (N_e) para cada área. Método temporal propuesto por Nei y Tajima (1981), con un intervalo de confianza de Jackknife del 95 %. Generaciones 0.0 (2009) y 2.0 (2015).

	Bahía de Coliumo				Plataforma del Itata			
Frecuencia Alélica mayor que	0.050	0.020	0.010	0+	0.050	0.020	0.010	0+
Alelos Independientes	48	70	99	123	49	76	98	115
N_e	14.7	17.4	24.0	29.1	20.9	19.1	23.9	27.4
Jackknife; Límite inferior	8.0	10.0	13.6	17.3	9.5	11.0	13.9	16.6
Jackknife; Límite superior	26.1	29.9	43.4	51.3	50.2	34.1	43.3	48.2

Tabla 6. Valores de F_{ST} de poblaciones por pares, por área y año. Método de distancia = N° de alelos diferentes.

	Año	Bahía de Coliumo								Plataforma del Itata					
		2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2009	2010	2012	2013	2014	2015
Bahía de Coliumo	2008	0.000													
	2009	0.037	0.000												
	2010	0.013	0.013	0.000											
	2011	0.061	0.031	0.028	0.000										
	2012	0.047	0.033	0.034	0.064	0.000									
	2013	0.076	0.038	0.044	0.054	0.043	0.000								
	2014	0.057	0.019	0.026	0.043	0.055	0.038	0.000							
	2015	0.077	0.029	0.040	0.057	0.048	0.015	0.027	0.000						
	2009	0.051	0.019	0.018	0.043	0.042	0.033	0.030	0.037	0.000					
	2010	0.067	0.034	0.041	0.068	0.045	0.039	0.023	0.048	0.025	0.000				
	2012	0.067	0.040	0.034	0.067	0.071	0.041	0.042	0.057	0.026	0.030	0.000			
	2013	0.060	0.037	0.041	0.076	0.042	0.050	0.034	0.050	0.027	0.004	0.039	0.000		
	2014	0.043	0.013	0.015	0.035	0.036	0.032	0.022	0.032	0.011	0.020	0.031	0.034	0.000	
	2015	0.050	0.025	0.032	0.058	0.035	0.032	0.028	0.041	0.022	0.011	0.035	0.015	0.017	0.000

Tabla 7. Fst por pares de poblaciones, p-valores +/- desviaciones estándar por área y año. Método de distancia = N° de alelos diferentes. Nivel de significación después de la corrección de Bonferroni $p < 0,004$.

		Bahía de Coliumo								Plataforma del Itata					
Años		2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2009	2010	2012	2013	2014	2015
Bahía de Coliumo	2008	*													
	2009	0.00000+- 0.0000	*												
	2010	0.00098+- 0.0010	0.00000+- 0.0000	*											
	2011	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*										
	2012	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*									
	2013	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*								
	2014	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*							
	2015	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*						
Plataforma del Itata	2009	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*					
	2010	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*				
	2012	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*			
	2013	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00781+- 0.0031	0.00000+- 0.0000	*		
	2014	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*	
	2015	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	0.00000+- 0.0000	*

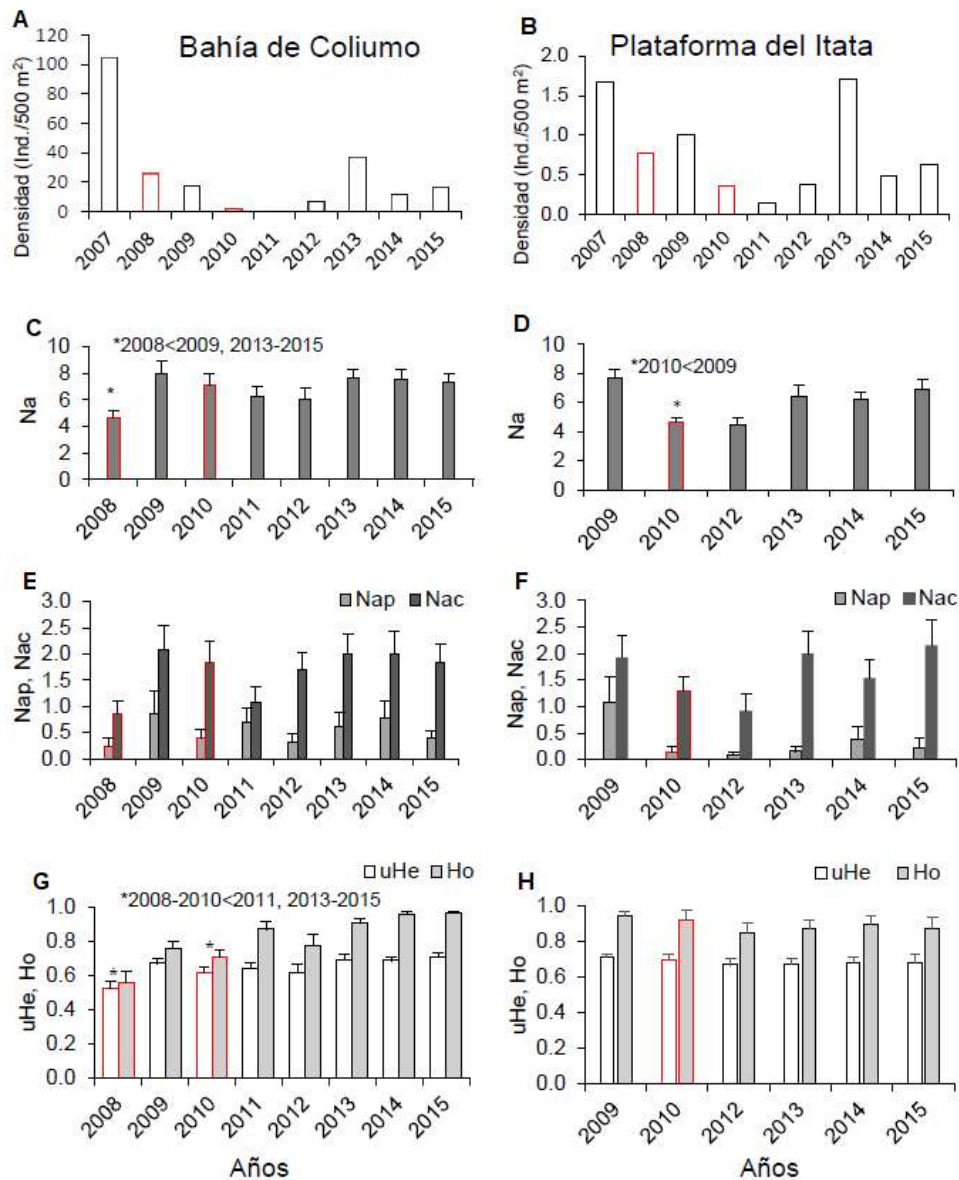


Figura 1. Densidad (N° ind/500 m²) de *Aphos porosus* para cada año en Bahía de Coliumo (A) y Plataforma de Itata (B). Promedios y desviaciones para números de alelos (Na), números de alelos privados (Nap), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada corregida (uHe) para cada año en Coliumo Bay (C, E y G) y Plataforma de Itata (D, F y H). El borde rojo en las barras indica el evento de surgencia hipóxica de 2008 y el mega terremoto-tsunami de 2010. Prueba T, diferencias significativas entre años p<0,004 después de la corrección de Bonferroni.

REVIEW

Open Access

Genetic diversity and resilience in benthic marine populations



Cynthia Vásquez^{1,2}, Renato A. Quiñones^{1,3}, Antonio Brante⁴ and Eduardo Hernández-Miranda^{1,4,5*} 

Abstract

Background Understanding the mechanisms behind resilience has become more relevant in the last decades, due to the increasing and intensifying disturbances from natural and anthropogenic sources that threaten biodiversity. Evidence from terrestrial populations suggests that resilience increases with genetic diversity. Few studies, however, have evaluated the relationship between genetics and resilience in benthic marine populations.

Methods and results For this review, we gathered studies where genetic diversity was the predictor variable, and resilience was the response variable. Twenty-five publications between 2001 and 2018 were included. Thirteen benthic marine species were identified, mainly sea-grass species, among which *Zostera marina* was the most frequently studied. The relationship between genetic diversity and resilience was variable-dependent. Considering all the analyses ($N = 150$) in the studies reviewed, 44% reported positive relationships between genetic diversity and resilience capacity. Negative relationships were found in 6%, and no relationship was found in 50%. Positive relationships indicated that genetic diversity increased resistance and recovery capacity after different types of disturbances. Dominance and complementarity were suggested as the underlying mechanism explaining these findings in the few studies that conducted this type of evaluation.

Conclusions The results of this review suggest that the relationship between genetic diversity and resilience is mainly positive. However, this relationship relies on how genetic diversity and resiliency were measured, as well as on the biological characteristics of the species under study. This reinforces the importance of acknowledging and maintaining genetic diversity for the conservation of benthic populations in marine ecosystems.

Keywords Disturbances, Genetic diversity, Resilience, Resistance, Recovery

Background

Given that the frequency and intensity of disturbances are increasing in marine ecosystems due to anthropogenic activity and climate change, it is important to evaluate underlying mechanisms that increase population resilience capacity [1, 2]. There is supporting evidence for the hypothesis that greater genetic diversity in natural populations would maximize resistance and adaptive potency when facing biotic and abiotic environmental changes. However, recent studies have demonstrated that populations may be able to adapt by means of a few large-effect variants despite low overall genetic diversity [3]. Accordingly, questions have arisen regarding the

*Correspondence:

Eduardo Hernández-Miranda
ehernandez@ucsc.cl

¹ Interdisciplinary Center for Aquaculture Research (INCAR), Universidad de Concepción, Concepción, Chile

² Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

³ Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

⁴ Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de La Santísima Concepción, Concepción, Chile

⁵ Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos (LIInEA), Concepción, Chile



© The Author(s) 2023. **Open Access** This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

importance of neutral genetic diversity versus functional genetic diversity [4].

Genetic diversity has important consequences, to which all organizational levels of biodiversity are connected. It affects individual biological fitness, population viability, adaptability of species to environmental changes, evolutionary potential, as well as the structure and functioning of communities and ecosystems, particularly during periods of environmental stress, providing higher resilience capacity [5–7]. At the individual level, heterozygosity has been positively related to fitness (heterosis), and is associated with higher adaptive phenotype plasticity [8–12]. Genetic variation among individuals within a population provides a base mechanism for plasticity and adaptability. This allows for a greater range of possible functional responses (physiological versatility), occupying different niches, promoting population diversity, and hence, higher resilience under environmental stress or disturbances [5, 7].

Genetic variation among populations and subpopulations may be evaluated based on degrees of relatedness among individuals. Greater endogamy increases homozygosity in the genome and can decrease biological fitness by inbreeding depression and the expression of lethal recessive alleles. On the contrary, extreme exogamy may diminish biological fitness due to heterozygote disadvantage, and the breaking up of complex co-adapted advantageous genes, or because of low adaptation [13].

Under a regime of frequent and expectable disturbances, some organisms, through their evolutionary history and selective processes, have been able to develop local adaptations that reduce the risk of mortality and maximize fitness in temporally unstable environments [14, 15]. However, the capacity to develop adaptations and survive extreme conditions becomes difficult when the frequency and severity of natural and anthropogenic disturbances escalate.

Several studies have evaluated population resilience (e.g., [1, 7]). However, the concept of resilience is quite controversial, given that it involves many definitions that have accumulated over time, producing confusion and the synonymous or complementary use of terms such as *persistence*, *resistance*, *recovery*, and *stability*. The word *resilience* was coined by Elton in 1958. He defined it as “the possibility for communities to resist some disturbance and not suffer structural changes” [16]. In 1973, Holling defined *resilience* as “the measure of the persistence of systems and their capacity to absorb changes and disturbances, keeping the same relations between populations or variable states” [17]. Later in 1996, this author distinguished between *engineering resilience* and *ecological resilience*, where the former refers to the capacity to resist a disturbance and the speed with which

the previous equilibrium state is recovered, and the latter indicates the magnitude of the disturbance absorbed before a system changes to a subsequent state [18]. Other authors have defined *ecological resilience* as the capacity of a system to resist and recover from a disturbance [19]. Despite these potential confusions in terminology, the use of the term *resilience* has significantly increased in recent decades, with an average rise of 7.46% per year between 1984 and 2014. Contrary to this, the frequency of use of the words *resistance* and *recovery* decreased by 1.01% and 0.86% during the same period [19].

Studies on marine species have accumulated evidence that genetic diversity increases resistance, resilience, and productivity. However, studies regarding benthic species are scarce [5, 7, 20, 21]. The objective of this review is to synthesize results from scientific studies related to benthic marine species that have evaluated the existence of a relationship between genetic diversity and resilience capacity.

Method

This review presents results from studies that evaluated the existence of relationships or effects between genetic diversity and resilience capacity in populations of marine benthic species. In this review, the term *resilience* refers to “the capacity of a system to resist and to recover from a disturbance”, as recommended by Hodgson (2015) [19]. Studies included are only those in which genetic diversity was the variable or independent factor or predictor variable, and resilience was the dependent response variable. Empirical studies included laboratory and field experiments. The analysis excluded theoretical studies and those that did not use molecular analyses of genetic diversity. References from previous reviews were considered, as well as articles complying with the above-mentioned criteria.

Studies were searched using the web sites Science Direct, Web of Knowledge, Scopus and Mendeley. The key words employed were resilience, resistance, recovery, genetic diversity, population, benthic, marine and disturbance. The articles extracted from the search underwent three evaluation stages to be selected or eliminated. Main titles and summaries were assessed in the first stage; methodologies and results from the first stage selection were assessed in second stage; and studies selected in the third stage were subject to complete revision.

From the selected articles, we extracted methodological information on type of research (experiment, field experiment or field study), duration of the study, molecular genetic marker used, species studied, unit of measurement for genetic diversity (variable or predictor factor), type of disturbance (treatment), and unit of measurement for *resilience* (response variable). The relationships

or effects of genetic diversity on resilience capacity after disturbances were classified as positive, negative, or without relation. By aggregating the information from all the studies, we estimated the percentages of results showing positive, negative, or no relation between genetic diversity and resilience, and highlighted the types of measurements used the most. Finally, we described an underlying mechanism that could explain the findings, as commonly outlined by the studies that considered this type of analysis.

Results

The search and selection of studies regarding the existence of a relationship or an effect between genetic diversity and resilience capacity in benthic marine species unearthed twenty-five publications between 2001 and 2018, six of which were published in the last year. The publications included 13 species as follows: Eight sea-grass species (*Zostera marina*, *Z. muelleri* and *Z. noltii*, *Posidonia australis*, *P. oceanica*, *Vallisneria americana*, *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora*); three sea-weed species (*Gracilaria chilensis*,

G. vermiculophylla and *Ecklonia radiata*); one oyster (*Crassostrea virginica*), and one crustacean (*Americamysis bahia*). 84% of the publications were related to sea-grass species, among which *Z. marina* was the most studied (32% of publications) (Fig. 1, See also Table 1 Add file). The methodologies included 12 laboratory experiments (48%), 9 field experiments (36%), and 4 field studies (16%) (Fig. 1). The duration of the studies varied between three weeks and three years, and only one lasted more than two years (Fig. 1). The genetic markers used for genetic diversity analyses were microsatellites (SSR) in 88% of the studies; alloenzymes in 4%, Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP) in 4%, and Single Nucleotide Polymorphism (SNP) in 4% (Fig. 1). All studies included 22 measures of genetic diversity that are detailed in Table 1. Resilience was evaluated with nearly 50 different direct and indirect measures for resistance and recovery. The types of disturbances that were studied the most were variations in temperature, light, nutrients, and herbivores, as well as the effects of transplantation and/or relocation. Survival, growth, biomass, density and recruitment were

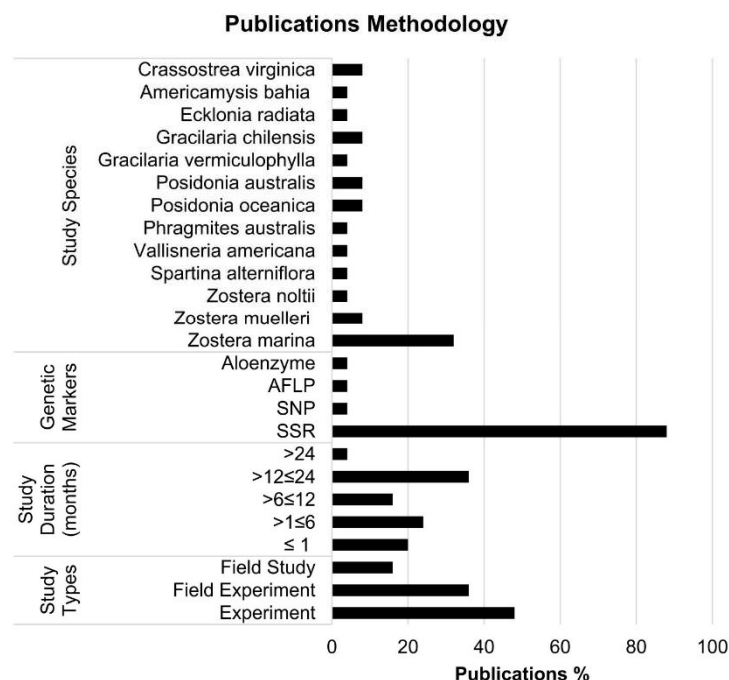


Fig. 1 Publications Methodology: Percentage of publications according to study type (experiment, field experiment, field study), study duration (in months), genetic marker (SSR, SNP, AFLP, alloenzymes) and species studied

Table 1 Measures of genetic diversity used to evaluate resilience capacity in the studies included in this review

Sigla	Name	Definition
MLG	Multi-locus genotype	Number of unique multi-locus genotypes
R	Genotypic diversity	Number of unique multi-locus genotypes relative to the number of samples collected
PLP	Percentage of polymorphic loci	Fraction of polymorphic loci within the sample
NHL	Number of heterozygous loci	Number of heterozygous loci for each unique multi-locus genotype
H	Heterozygosity	The proportion of heterozygous loci at the individual level
Ho	Observed heterozygosity	The proportion of N samples that are heterozygous at a given locus
He	Expected heterozygosity	The proportion of heterozygosity expected under random mating
H _j	Heterozygosity	The probability that two genes, randomly drawn from population j, differ at the j th locus
Hnb	Unbiased heterozygosity	Expected heterozygosity corrected; estimated on the set of MLL defined after removing ramets derived from the same zygote ancestor according to psex(fis)
Diploide	Diploide	Organisms have two alleles per locus (identified by the presence of at least one heterozygous locus)
Heterozygous (MDH and GPI-2)	Heterozygote at the MDH and GPI-2	Individuals that have two different alleles at the malate dehydrogenase (MDH) and glucose-6-phosphate isomerase (GPI)
Heterozygous (MDH)	Heterozygote at the MDH	Individuals that have two different alleles at the malate dehydrogenase (MDH)
Heterozygous (GPI-2)	Heterozygote at the GPI-2	Individuals that have two different alleles at the glucose-6-phosphate isomerase (GPI-2)
AR	Allele richness	Number of alleles per locus and population, corrected for sample size
D. Cohorte	Cohort diversity	The number of independent juvenile cohorts created from different adult source populations or parents
GR	Genetic relatedness	Genetic similarity among individuals within and across cohorts
Fis	Inbreeding coefficient	The correlation between genes on uniting gametes relative to the total array of those in random derivatives of the foundation stock
Pareto B	Pareto B	β is derived from the slope of Pareto distributions
Pareto Max	Pareto Max	Maximum number of clonal replicates
D	Simpson's genotype diversity index	The probability of encountering distinct Multi-Locus Genotypes (MLG) when randomly taking two sample units
CR	Clonal sub range	The maximum distance in meters between two identical genotypes belonging to the same clone
Set	MLG, R, AR, Na, Ho and He	Set of diversity measures that include MLG, AR, Na, Ho and He

the most frequently resilience measures found (See Table 1, Add file).

The number of tests used to evaluate the relationship or effect between genetic diversity and resilience capacity ranged from 1 to 23. Consequently, many studies presented results with more than one type of relationship between genetic diversity and resilience capacity, depending on how genetic diversity and resilience were measure (Fig. 2). In total, the studies included 150 analyses, using different combinations of measures for genetic diversity (predictor variable) and resilience (response variable). Among the analyses, 44% found positive relationships between genetic diversity and resilience capacity, 6% found negative relationships, and 50% found no relation (Fig. 3). The genetic diversity measure that was used the most to evaluate resilience was multi-locus genotype (MLG), where 60% of studies that used this measure found positive relations, 2% found negative relations, and 38% found no relation. Allele richness (AR) was the

second most used measure, resulting in 42% positive relationships, 11% negative, and 47% no relationship with resilience. Genotypic diversity (R) was the third most used measure, yielding 20% positive relationships, 20% negative, and 60% no relationship with resilience (Fig. 4).

The measure that was used the most to analyze resilience with respect to genetic diversity was population density, where there were positive relationships 61% of the time, and no relationship 39% of the time. Daily growth rate was the second most used measure for resilience, for which 33% of the results were positive, 7% negative, and 60% found no relation with genetic diversity. Finally, survivability was the third most used measure, which resulted in 62% positive relationships, 23% negative, and 15% no relation with genetic diversity (Fig. 5).

There were seven studies (39%) that examined the mechanism underlying the relationship between genetic diversity and resilience capacity, all of which used Microsatellites (SSR) to evaluate genetic diversity.

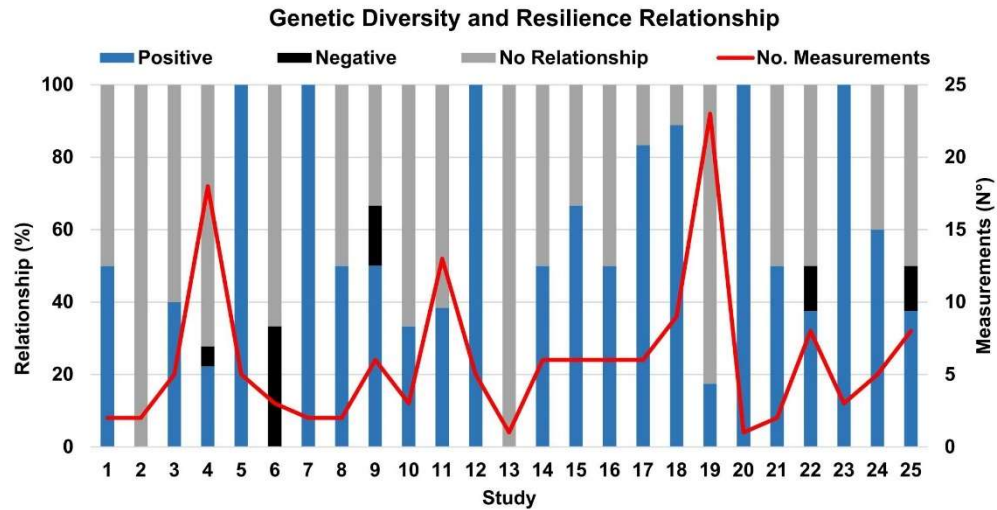


Fig. 2 Genetic Diversity and Resilience Relationship: Percentages (%) of the type of relationship or effect between genetic diversity and resilience; Positive (blue), Negative (black) and No Relationship (grey) with the number of measurements (red line) for each study

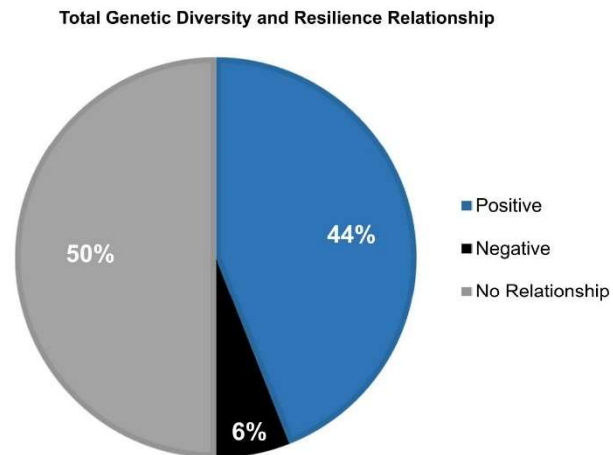


Fig. 3 Total Genetic Diversity and Resilience Relationship: Percentages (%) of the type of relationship or effect between genetic diversity and resilience; Positive (blue), Negative (black) and No Relationship (grey) out of all measures ($N = 150$)

Six studies emphasized on a mechanism that combined the effect of natural selection (dominance) and complementarity, and one study only highlighted complementarity.

Discussion and conclusions

Despite evidence suggesting the importance of genetic diversity for individual survival, population persistence and the functioning of communities and ecosystems,

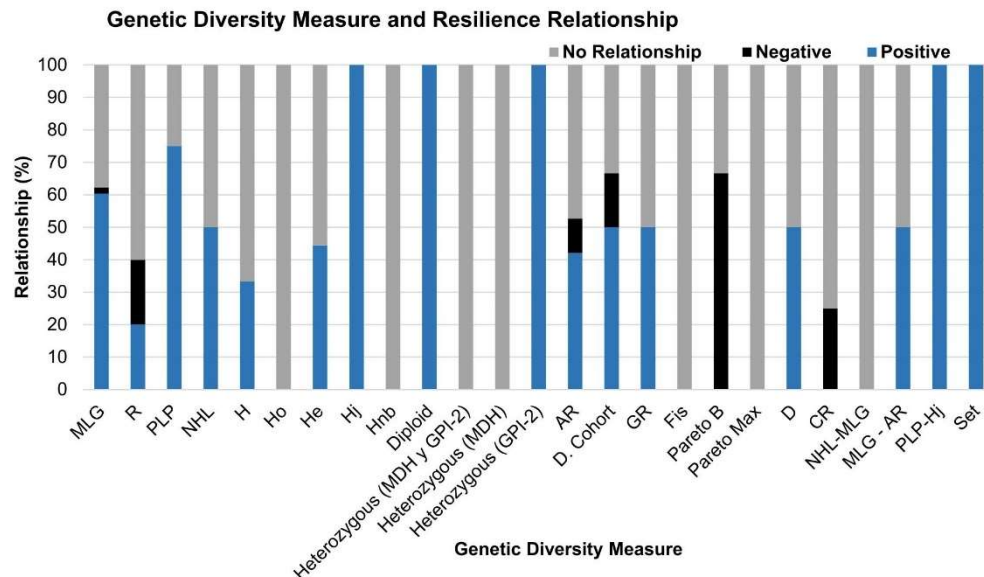


Fig. 4 Genetic Diversity Measure and Resilience Relationship: Percentage (%) of relationship or effect between genetic diversity and resilience capacity; Positive (blue), Negative (black) and No Relationship (grey). MLG = Multi-locus genotype, R = Genotypic diversity, PLP = Percentage of polymorphic loci, NHL = Number of heterozygous loci, H = Heterozygosity, Ho = Observed heterozygosity, He = Expected heterozygosity, Hj = Heterozygosity, Hnb = Unbiased heterozygosity, Diploid, Heterozygous (MDH y GPI-2), Heterozygous (MDH), Heterozygous (GPI-2), AR = Allele richness, D. Cohort = Cohort diversity, GR = Genetic relatedness, Fis = Inbreeding coefficient, Pareto B, Pareto Max, D = Simpson's genotype diversity index, CR = Clonal sub range, NHL-MLG, MLG-AR, PLP-Hj and Set = MLG, R, AR, Na, Ho and He. See also Table 1 for definitions

few studies were found regarding benthic marine species ($N=25$). These studies gradually increased between 2001 and 2018 (nearly two decades), although there were 6 publications in the last year. There were clearly more studies on sea-grass and marine sea-weed species (84%), particularly on the species *Zostera marina* (32%).

The effects of genetic diversity on resilience were variable dependent. Most of the studies found more than one relationship, depending on the resilience measure and the measure of genetic diversity employed. When analyzing the results by variable, independent of the study, more positive relationships between genetic diversity and resilience were found (44%) compared to negative relationships, which were few (6%). No relationship between genetic diversity and resilience was found in 50% of the analyzed cases.

Positive relationships between genetic diversity and resilience were associated with greater survival, growth and physiological versatility under disturbances such as number of contaminators, salinity, alterations in temperature, and so forth. For instance, genetic diversity was related to increases in resistance to transplantation and herbivores in *Z. marina* [5], as well as to better recovery

rates, densities and biomass after temperature changes [7, 21, 22]. Populations of the alga *Ecklonia radiata* with greater genetic diversity had more growth and physiological versatility under heat waves [23]. The crustacean *Americamys bahia* showed higher fitness and adaptation capacities with changes in salinity, presenting higher genetic diversity [24]. One recent experiment on the marine plant *Cymodocea nodosa* showed that resistance to lack of light increased significantly with genetic diversity, and that recovery was conditioned by this resistance [42].

Negative relationships between diversity and resilience were associated with mortality, net growth, biomass and survivability. Sea-grass beds of *Posidonia oceanica* with low genetic diversity were more resistant to pisciculture [44]. Although the mechanism was not evaluated, the authors related these results to the existence of large and dominant clones that would have been selected over a long period of time due to phenotypic plasticity, thus causing low genetic diversity and/or exclusion by competition. Any of these processes should provide resistance advantages under short-term environmental disturbances such as fish farming. However, the authors also

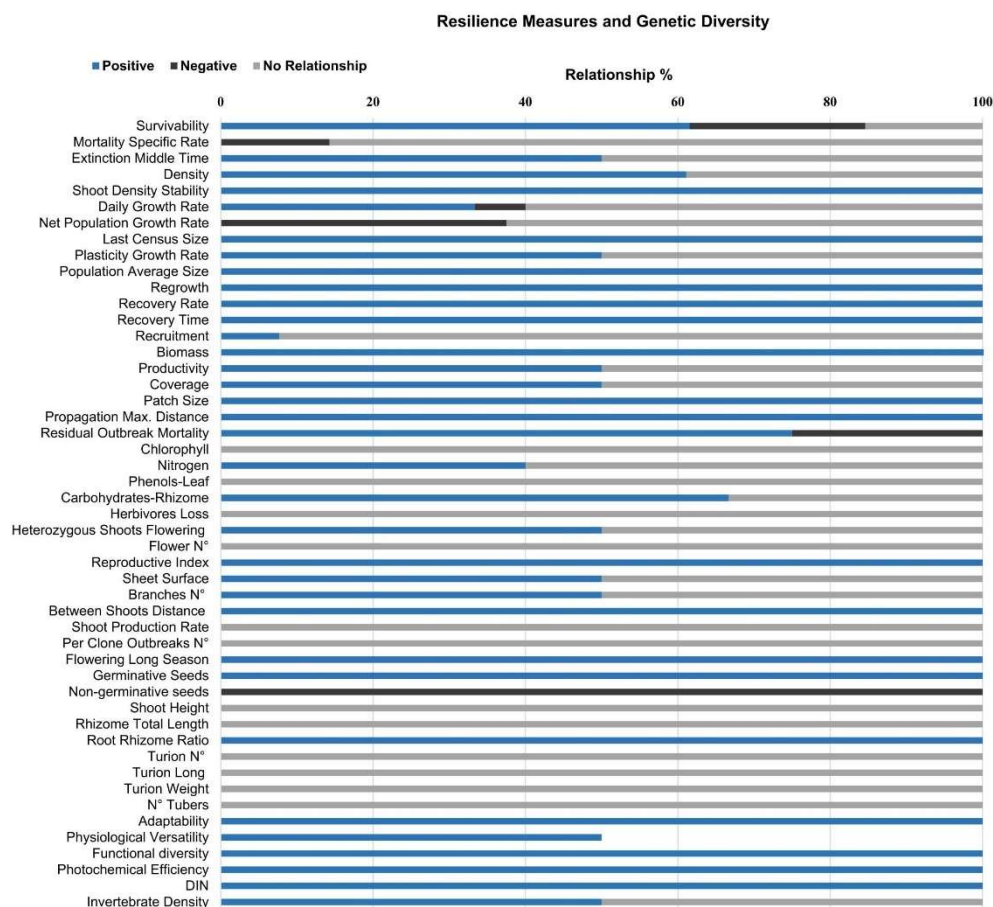


Fig. 5 Resilience Measures and Genetic Diversity: Percentages (%) of the types of relationship or effect between genetic diversity and resilience capacity: Positive (blue), Negative (black) and No Relationship (grey) for each measure or resilience. For details of these resilience measures, see also references number [5–7, 20–44]

recognized a potential bias due to the absence of genetic data prior to the disturbance, thus suggesting more laboratory experiments. This study [44] conducted the highest number of evaluations ($N=23$) on measures for genetic diversity and resilience. Only four of these evaluations found negative effects or relationships, whereas no relationship or effects were found in the others. Regarding *Posidonia australis*, a negative relationship was also found between genetic diversity and two of the seven measures for resilience employed (area and leaf growth rate) [25].

One of the studies where no relationship was found between genetic diversity and resilience was conducted

by Macreadie et al. (2014) [26] on populations of *Z. muelleri*. They concluded that population recovery for this species after small-scale disturbances would depend on the growth of the clones, and that sexual reproduction would have little or no relevance. In *Z. marina*, recovery after an extreme disturbance initially would have been by sexual reproduction via germination of a seed bank. However, later recovery was accompanied by vegetative growth, decreasing genotype diversity. Despite this, genetic diversity among new sea-grass beds remained high. This proves the importance of sexual reproduction in the recovery and persistence of these beds [43].

Sexual reproduction provides genetic variation by segregation and recombination, while asexual reproduction provides genetic variation only by recombination. Consequently, populations with sexual reproduction show more genetic variation than asexual populations. However, there is evidence that sexual reproduction can also cause a decrease in genetic variation [45]. The mixture of reproductive modes can produce flexibility, allowing genotypes locally adapted to favorable environments to multiply rapidly by clonal propagules. Alternatively, the mixture of gametes may provide the genetic novelties necessary for the colonization of new habitats [46, 47]. The maintenance of alternative reproductive methods allows for the persistence of populations in unpredictable environments or highly fluctuating conditions [48]. The classic model of clonal propagation dynamics suggests a relationship between genetic diversity and physical disturbances, where genotype richness is low (high clonality) in stable environments and high (low clonality) in disturbed environments [43, 46, 49].

No effects of heterozygosity were found on growth or physiological responses in populations of *Gracilaria chilensis*. These results are likely to be connected to historical domestication, which would have limited genetic diversity in these cultivated populations. However, no evaluations of these proposed mechanisms were found [27]. The relationship between genetic diversity and resilience depends on the environmental conditions. The magnitude and direction of these effects vary depending on the measure of genetic diversity used [28] and on the biological characteristics of the species, as well as the methodology used. The absence of a relationship in some studies may be due to methodological design, the selection of measures for genetic diversity and resilience, the type and number of genetic markers, the duration of the study or other reasons. For example, the observed heterozygosity, the Simpson index of genotypic diversity, and the fixation indices found no relationship with any of the measures for resilience. Chlorophyll and phenol concentration and structures, like the turion, reflected no relations with any of the measures of genetic diversity. Capdevilla et al. (2021) recommended using common and comparable resilience measures [50]. This recommendation has not yet been accepted, since there is currently a dispute about which definition is to be used, and new definitions continue to appear [51].

Only 39% of the reviewed studies evaluated the underlying mechanisms of the relationship between genetic diversity and resilience capacity. These results mainly highlighted a combined effect of natural selection and complementarity. Microsatellites were used in all studies that analyzed genetic diversity. The use of neutral

molecular markers has been a constant topic of discussion in evaluating the effect of genetic diversity on resilience, given that neutral variation by definition does not have ecological consequences, which is why this type of marker has no adaptive potential [22, 26, 29, 52, 53]. Nevertheless, the theory of biological heterozygosity-fitness, inferred from neutral markers, can be interpreted as a result of a general effect on the genome ("the general effect hypothesis") or as a local effect in a unique locus ("the local effect hypothesis") [54]. New tools, such as Next-Generation Sequencing (NGS), are more appropriate for the study of gene expression with adaptive importance [52]. Differentiating between the underlying mechanisms related to diversity effects, such as complementarity and selection, is fundamental, given that these effects help identify the processes that connect genetic diversity and demographic traits [28, 55].

The results of this review demonstrate that the relationship between genetic diversity and resilience is mainly positive. Genetic diversity tended to increase the resistance and recovery capacity of benthic marine populations after natural perturbations such as heat waves and algal blooms, as well as after anthropic disturbances such as marine eutrophication. This reinforces the importance of acknowledging and maintaining genetic diversity for the conservation of populations in marine ecosystems. Its loss might lead to decreases in physiological versatility and in resilience capacity, while also causing a cascading effect towards lower biodiversity levels, which could become critical and cause potentially irreversible changes in the structure and functioning of ecosystems [23]. Maintaining resilience and the adaptive capacity of marine ecosystems by conserving genetic diversity must be a central component of efforts in the current decade, which the United Nations has declared the Decade of the Oceanographic Sciences for Sustainable Development [56].

Abbreviation

DIN Dissolved Inorganic Nitrogen

Supplementary Information

The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1186/s40693-023-00117-1>.

Additional file 1: Table 1. Comparative synthesis of scientific studies included in this review.

Acknowledgements

Cynthia Vásquez thanks to PhD Program in Systematics and Biodiversity of University of Concepción, for the support provided while developing this study. The authors would like to thank two anonymous reviewers whose comments and suggestions greatly improved the manuscript.

Authors' contributions

CV: Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Writing Original Draft, RQ: Writing—Review & Editing, AB: Writing—Review & Editing, EHM: Conceptualization, Methodology, Writing—Review & Editing. All authors read and approved the final manuscript.

Funding

This study was funded by the Interdisciplinary Center for Aquaculture Research (INCAR, FONDAP-ANID, Grants N°15110027 and 1522A0004). The funders had no role in the study design, data collection, analysis, decision to publish or preparation of the manuscript.

Availability of data and materials

The datasets used in the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Declarations

Ethics approval and consent to participate

Not applicable.

Consent for publication

Not applicable.

Competing interests

The authors have declared that no competing interests exist.

Received: 4 November 2022 Accepted: 6 June 2023

Published online: 07 July 2023

References

- O'Leary JK, Micheli F, Airolidi L, Boch C, De Leo G, Elahi R, et al. The resilience of marine ecosystems to climatic disturbances. *Bioscience*. 2017;67(3):208–20. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw161>.
- Jump AS, Marchant R, Peñuelas J. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sci*. 2009;14(1):51–8. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.002>.
- Tepolt CK, Grosholz ED, de Rivera CE, Ruiz GM. Balanced polymorphism fuels rapid selection in an invasive crab despite high gene flow and low genetic diversity. *Mol Ecol*. 2022;31(1):55–69. <https://doi.org/10.1111/mec.16143>.
- Teixeira JC, Huber CD. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2021;118(10):1–10.
- Hughes AR, Stachowicz JJ. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proc Natl Acad Sci*. 2004;101(24):8998–9002. <https://doi.org/10.1073/pnas.0402642101>.
- Salo T, Gustafsson C. The Effect of Genetic Diversity on Ecosystem Functioning in Vegetated Coastal Ecosystems. *Ecosystems*. 2016;19(8):1429–44. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0014-y>.
- Reusch T, Ehlers A, Hammerli A, Worm B. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *PNAS*. 2005;102(8):2826–31. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500008102>.
- Shull GH. What Is "Heterosis"? *Genetics*. 1948;33(5):439–46. <https://doi.org/10.1093/genetics/33.5.439>.
- East EM. Heterosis. *Genetics*. 1936;21(July):375.
- Milton J, Grant M. Associations Among Protein Heterozygosity, Growth Rate, and Developmental Homeostasis. *Annu Rev Ecol Syst*. 1984;15:479–99. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002403>.
- Chen ZJ. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nat Rev Genet*. 2013;14(7):471–82. <https://doi.org/10.1038/nrg3503>.
- Liu N, Du Y, Warburton ML, Xiao Y, Yan J. Phenotypic plasticity contributes to maize adaptation and heterosis. *Mol Biol Evol*. 2020;38(4):1262–1275. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa283>.
- Templeton AR, Hemmer H, Mace G, Seal US, Shields WM, Woodruff DS. Local adaptation, coadaptation, and population boundaries. *Zoo Biol*. 1986;5(2):115–25. <https://doi.org/10.1002/zoo.1430050206>.
- Hairton NG, Ellner SP, Geber MA, Yoshida T, Fox JA. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecol Lett*. 2005;8(10):1114–27. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00812.x>.
- Kokko H, López-Sepulcre A. The ecogenetic link between demography and evolution: Can we bridge the gap between theory and data? *Ecol Lett*. 2007;10(9):773–82. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01086.x>.
- Richardson DM, Pyšek P, Elton, C.S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. *Prog Phys Geogr*. 2007;31(6):659–66. <https://doi.org/10.1177/0309133307087089>.
- Holling CS. Resilience And Stability of Ecological Systems. *Annu Rev Ecol Syst*. 1973;4:1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>.
- Holling CS. Engineering resilience versus ecological resilience. *Eng Within Ecol Constraints*. 1996;1996:31–43.
- Hodgson D, McDonald JL, Hosken DJ. What do you mean, "resilient"? *Trends Ecol Evol*. 2015;30(9):503–6. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>.
- Massa SI, Paulino CM, Serrão EA, Duarte CM, Arnaud-Haond S. Entangled effects of allelic and clonal (genotypic) richness in the resistance and resilience of experimental populations of the seagrass *Zostera noltii* to diatom invasion. *BMC Ecol*. 2013;13:39. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-39>.
- Ehlers A, Worm B, Reusch TBH. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Mar Ecol Prog Ser*. 2008;355:1–7. <https://doi.org/10.3354/meps07369>.
- Hughes AR, Brian D, Johnson MTJ, Underwood N. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol Lett*. 2008;11:609–23. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>.
- Wernberg T, Coleman MA, Bennett S, Thomsen MS, Tuya F, Kelahar BP. Genetic diversity and kelp forest vulnerability to climatic stress. *Sci Rep*. 2018;8:1851. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20009-9>.
- Markert JA, Champlin DM, Gutjahr-Gobell R, Grear JS, Kuhn A, McGreevy TJ, et al. Population genetic diversity and fitness in multiple environments. *BMC Evol Biol*. 2010;10(1):5–9. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-205>.
- Evans SM, Sinclair EA, Poore AGB, Bain KF, Vergés A. Assessing the effect of genetic diversity on the early establishment of the threatened seagrass *Posidonia australis* using a reciprocal-transplant experiment. *Restor Ecol*. 2018;26(3):570–80. <https://doi.org/10.1111/rec.12595>.
- Macreadie PI, York PH, Sherman CDH. Resilience of *Zostera muelleri* seagrass to small-scale disturbances: The relative importance of asexual versus sexual recovery. *Ecol Evol*. 2014;4(4):450–61. <https://doi.org/10.1002/ece3.933>.
- Usandizaga S, Camus C, Kappes JL, Guillemin ML, Buschmann AH. Nutrients, but not genetic diversity, affect *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta) farming productivity and physiological responses. *J Phycol*. 2018;54:860–869. <https://doi.org/10.1111/jpy.12785>.
- Hanley TC, Hughes AR, Williams B, Garland H, Kimbro DL. Effects of intraspecific diversity on survivorship, growth, and recruitment of the eastern oyster across sites. *Ecology*. 2016;97(6):1518–29. <https://doi.org/10.1890/15-1710.1>.
- Hughes RA, Stachowicz JJ. Seagrass genotypic diversity increases disturbance response via complementarity and dominance. *J Ecol*. 2011;99(2):445–53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01767.x>.
- Schrandt M, Powers S, Scott Rikard F, Thongda W, Peatman E. Short-term low salinity mitigates effects of oil and dispersant on juvenile eastern oysters: A laboratory experiment with implications for oil spill response activities. *PLoS ONE*. 2018;13:1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203485>.
- Gallegos Sánchez CF, Beltrán J, Flores V, González AV, Santelices B. Testing the effects of heterozygosity on growth rate plasticity in the seaweed *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta). *Ecol Evol*. 2018;8:5741–51. <https://doi.org/10.1002/ece3.4113>.
- Connolly RM, et al. Highly disturbed populations of seagrass show increased resilience but lower genotypic diversity. *Front Plant Sci*. 2018;9:1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00894>.
- Evans SM, Vergés A, Poore AGB. Genotypic diversity and short-term response to shading stress in a threatened seagrass: Does low diversity mean low resilience? *Front Plant Sci*. 2017;8:1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01417>.

34. Gerstenmaier CE, Krueger-Hadfield SA, Sotka EE. Genotypic diversity in a non-native ecosystem engineer has variable impacts on productivity. *Mar Ecol Prog Ser*. 2016;556:79–89. <https://doi.org/10.3354/meps11809>.
35. Tomimatsu H, Nakano K, Yamamoto N, Suyama Y. Effects of genotypic diversity of *Phragmites australis* on primary productivity and water quality in an experimental wetland. *Oecologia*. 2014;175:163–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2896-8>.
36. Wang XY, et al. Genotypic diversity enhances invasive ability of *Spartina alterniflora*. *Mol Ecol*. 2012;21:2542–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05531.x>.
37. Reynolds LK, McGlathery KJ, Waycott M. Genetic diversity enhances restoration success by augmenting ecosystem services. *PLoS ONE*. 2012;7:1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038397>.
38. Hughes AR, Stachowicz JJ. Ecological impacts of genotypic diversity in the clonal seagrass *Zostera marina*. *Ecology*. 2009;90:1412–9. <https://doi.org/10.1890/07-2030.1>.
39. Diaz-Almela E, et al. Feed-backs between genetic structure and perturbation-driven decline in seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Conserv Genet*. 2007;8:1377–91. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9288-0>.
40. Williams SL. Reduced Genetic Diversity in Eelgrass Transplantations Affects both Population Growth and Individual Fitness. *Ecol Appl*. 2001;11:1472–88. <https://doi.org/10.2307/3060933>.
41. Engelhardt KAM, Lloyd MW, Neel MC. Effects of genetic diversity on conservation and restoration potential at individual, population, and regional scales. *Biol Conserv*. 2014;179:6–16. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.08.011>.
42. Tuya F, Fernández-Torquemada Y, del Pilar-Ruso Y, Espino F, Manent P, Curbelo L, et al. Partitioning resilience of a marine foundation species into resistance and recovery trajectories. *Oecologia*. 2021;196(2):515–27. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04945-4>.
43. Paulo D, Diekmann O, Ramos AA, Alberto F, Serrão EA. Sexual reproduction vs. Clonal propagation in the recovery of a seagrass meadow after an extreme weather event. *Sci Mar*. 2019;83(4):357–63. <https://doi.org/10.3989/scimar.04843.06A>.
44. Arnaud-Haond S, Marbà N, Diaz-Almela E, Serrão EA, Duarte CM. Comparative analysis of stability-genetic diversity in seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows yields unexpected results. *Estuaries and Coasts*. 2010;33(4):878–89. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9238>.
45. Gorelick R, Heng HHQ. Sex reduces genetic variation: A multidisciplinary review. *Evolution (NY)*. 2011;65(4):1088–98. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01173.x>.
46. Williams G. Sex and Evolution. Princeton, New Jersey: Princeton University Press; 1975.
47. Jackson JBC. Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates: consequences for species' distributions and genetic structure of local populations. *Bull Mar Sci*. 1986;39(2):588–606.
48. Torres AF, Forsman ZH, Ravago-Gotanco R. Shifts in coral clonality along a gradient of disturbance: insights on reproduction and dispersal of *Pocillopora acuta*. *Mar Biol*. 2020;167(161):1–18. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03777-9>.
49. Connell JH. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs High diversity of trees and corals is maintained. *Science*. 1978;199(4335):1302–10. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>.
50. Capdevila P, Stott I, Oliveras Menor I, Stouffer DB, Raimundo RL, White H, et al. Reconciling resilience across ecological systems, species and subdisciplines. *J Ecol*. 2021;109(9):3102–13. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13775>.
51. Oliver D. Identity of ecological systems and the meaning of resilience.pdf. *J Ecol*. 2021;109:3147–56. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13655>.
52. Kirk H, Freeland JR. Applications and implications of neutral versus non-neutral markers in molecular ecology. *Int J Mol Sci*. 2011;12(6):3966–88. <https://doi.org/10.3390/ijms12063966>.
53. Whitlock R. Relationships between adaptive and neutral genetic diversity and ecological structure and functioning: A meta-analysis. *J Ecol*. 2014;102(4):857–72. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12240>.
54. Kempnaers B. Mate Choice and Genetic Quality: A Review of the Heterozygosity Theory. *Adv Study Behav*. 2007;37(07):189–278. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(07\)37005-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(07)37005-8).
55. Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*. 2001;412(6842):72–6.
56. Thomson AI, Archer FI, Coleman MA, Gajardo G, Goodall-Copestake WP, Hoban S, et al. Charting a course for genetic diversity in the UN Decade of Ocean Science. *Evol Appl*. 2021;14(6):1497–518. <https://doi.org/10.1111/eva.13224>.

Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Ready to submit your research? Choose BMC and benefit from:

- fast, convenient online submission
- thorough peer review by experienced researchers in your field
- rapid publication on acceptance
- support for research data, including large and complex data types
- gold Open Access which fosters wider collaboration and increased citations
- maximum visibility for your research: over 100M website views per year

At BMC, research is always in progress.

Learn more biomedcentral.com/submissions

