



AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN

Quien suscribe, (CELESTE ANDREA PARRA RAMÍREZ, 19.767.068-1), alumna de la carrera de Biología Marina, de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción, declara ser autor del (Seminario de Título “Caracterización de la intensidad y variabilidad de la surgencia costera en la zona de Chanco, Región del Maule (35°44’S 72°32’W) Chile central, y potenciales efectos de la hipoxia sobre la condición y productividad de macroalgas”) y concede el derecho de publicación, comunicación al público y reproducción de esta obra, en forma total o parcial en cualquier medio y bajo cualquier forma del mismo, a la Universidad de Concepción y del Repositorio UDEC. Esta autorización es de forma libre y gratuita, y considera la reproducción de la obra con fines académicos y de difusión tanto nacional como internacionalmente.

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

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized initial 'C' followed by several loops and a vertical stroke at the end.

(Firma)



Carrera Biología Marina
Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

“Caracterización de la intensidad y variabilidad de la surgencia costera en la zona de Chanco, Región del Maule (35°44’S 72°32’W) Chile central, y potenciales efectos de la hipoxia sobre la condición y productividad de macroalgas”.



Celeste Andrea Parra Ramírez

Seminario de Título presentado al
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Para optar al Título de
BIÓLOGA MARINA

Concepción, Chile

2022

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA

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

Profesor Guía

Dr. Fabián Tapia Jorquera

Ha sido aprobada por la
Siguiete Comisión Evaluadora



Dr. Silvio Pantoja Gutiérrez

Dr. Erasmo Macaya Horta

Jefe de Carrera

Dr. Ariel Valenzuela Saldías

DEDICATORIA



"A quienes le dieron raíces a mis pies, y alas a mis sueños"

Esta tesis va dedicada, con toda mi alma, a mi familia...

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia por su apoyo incondicional en todos los momentos de mi vida, en especial a mi madre Silvia Ramírez que desde que no tuve conciencia, hasta este mismo instante me sigue cuidando y amando. A mis hermanos Nicolás y Raquel por ser parte de mi alma, mi padre Marco Parra por su amor, a mis amigos (Nicolás, Karina, Jimena) que siempre estuvieron y estarán ahí. A Javier Vergara por su apoyo, lealtad y amor.

A mi profesor guía Dr. Fabian Tapia Jorquera por tomar en consideración mi interés para la realización del proyecto de seminario, por darse el tiempo siempre para resolver dudas, compartir sus conocimientos y hacer recomendaciones, además de brindarme el espacio en su laboratorio durante todo el proceso. Por darme la seguridad de poder contar con su apoyo y mantener la motivación necesaria para poder seguir y culminar esta etapa de la mejor manera. También agradezco al Dr. Erasmo Macaya Horta por su buena disposición al momento de responder dudas, recomendar lecturas y además por no tener problemas en prestar su espacio en el laboratorio de estudios algales para la realización de análisis y almacenamiento de muestras. A Ricardo Jeldres por su ayuda en la identificación de macroalgas. Al Dr. Silvio Pantoja Gutiérrez por aceptar ser parte de mi comisión, a Lilian Núñez y Víctor Acuña por prestarme apoyo en la preparación de muestras para análisis isotópicos. A Daniela Palma y Patricio Cabrera por su apoyo en mediciones y obtención de

data. Deseo también agradecer al equipo de Terreno (Jimena González, Camila Álvarez de Araya, Fabián Tapia, Fernando Tapia) por su buena energía y apoyo en toda esta linda etapa. Al centro Copas Sur Austral y Copas COASTAL. Y, finalmente al UCO 2195 Proyecto (Co)Creación de una comunidad científico-ciudadana transversal, permanente y bidireccional, para promover y consolidar la sustentabilidad en las cuencas del Biobío y Ñuble, por su colaboración en este seminario de título.



ÍNDICE

DEDICATORIA	4
AGRADECIMIENTOS	5
ÍNDICE	7
ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
ÍNDICE DE TABLAS.....	11
RESUMEN.....	12
ABSTRACT.....	14
INTRODUCCIÓN	16
HIPÓTESIS.....	23
OBJETIVOS.....	25
MATERIALES Y MÉTODOS	26
Área de estudio.....	26
Metodología por objetivo específico.....	27
RESULTADOS	35
Condiciones de superficie	35
Condiciones de oleaje	37
Biomasa de <i>Mazzaella laminarioides</i>	39
Morfometría de <i>Mazzaella laminarioides</i>	40
Variabilidad espacial en la morfometría de <i>Mazzaella laminarioides</i>	42
Fluorescencia <i>in vivo</i> en frondas de <i>Mazzaella laminarioides</i>	43
Razón Carbono/Nitrógeno (C:N) en frondas de <i>Mazzaella laminarioides</i>	45

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES..... 48
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... 53



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Representación gráfica de la zona de estudio, y los sitios de muestreo alrededor de Bahía de Chanco, Región del Maule.....	26
Figura 2.- (a) Cuadrantes utilizados para determinar abundancia de macroalgas en los sitios de muestreo, (b) Fotografías para análisis morfométrico en <i>M. laminarioides</i>	29
Figura 3.- ciclo de vida de <i>Mazzaella laminarioides</i>	30
Figura 4.- Fotografía de fluorómetro Junior – PAM (A), Fotografía de algas cortadas en placa Petri (B).	32
Figura 5.- Campo de TSM promedio para el periodo 2003-2022 en la zona de estudio, obtenido a partir de imágenes MODIS-Aqua. Los contornos blancos corresponden a las isóbatas de 100, 200 y 500 m.	35
Figura 6.- Climatología de la TSM en la zona de estudio, calculada a partir de datos MODIS-Aqua para el periodo 2003-2022. Los contornos blancos corresponden a las isóbatas de 100, 200 y 500 m.	36
Figura 7.- Patrón espacial de la variabilidad de la temperatura superficial del mar (TSM) derivado de análisis armónico de imágenes MODIS-Aqua para 2003-2022. (a) Varianza residual (no explicada por el ciclo estacional). (b) Amplitud del ciclo estacional.	37
Figura 8.-Distribución de frecuencias de la dirección de las olas (a) y distribuciones de altura significativa (b) y periodo de la ola (c) en los 5 sitios de estudio. Datos obtenidos del re-análisis ERA5.....	38

Figura 9.- Distribución de la TSM en los 5 sitios de muestreo (boxplots) y frecuencia de enfriamiento en cada uno (símbolos y líneas azules). Los datos utilizados corresponden a series de tiempo de TSM en pixeles cercanos a cada sitio, extraídas desde imágenes MODIS-Aqua para el periodo 2003-2022.	38
Figura 10.- Peso (g) promedio y desviación estándar de <i>M. laminarioides</i> por cuadrante en los 5 sitios de estudio.....	40
Figura 11.- (a) Histograma del largo de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> , (b) Histograma del ancho de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> , (c) Histograma del área de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> en 4 sitios de la zona de estudio.....	41
Figura 12.- (a) Boxplot del largo de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> , (b) Boxplot del ancho de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> , (c) Boxplot del área de fronda en <i>Mazzaella laminarioides</i> en 4 sitios de la zona de estudio.	42
Figura 13.- Promedio y desviación estándar del largo, ancho y área de <i>M. laminarioides</i>	43
Figura 14.- Distribución de la razón fotosintética Fv/Fm en láminas de <i>M. laminarioides</i> en 3 sitios de la zona de estudio.	43
Figura 15.- Distribución de la razón Fv/Fm en láminas de <i>M. laminarioides</i> por sitio de estudio y fase de ciclo de vida.	45
Figura 16.- Distribución de la razón C:N en láminas de <i>M. laminarioides</i> en 4 sitios de la zona de estudio.....	46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Biomasa de <i>Mazzaella laminarioides</i> expresada en gramos por 0.25 m ²	39
Tabla 2.- Resultados de ANOVA de 2 vías para la comparación de Fv/Fm en frondas de <i>M. laminarioides</i> entre sitios de estudio (factor localidad) y fases del ciclo de vida (factor fase).	44
Tabla 3.- Resumen de los resultados de variabilidad ambiental, biomasa, morfometría y condición fisiológica de <i>Mazzaella</i> por sitio de muestreo. Para cada variable, se indica el promedio (negro) y desviación estándar (gris).	47



RESUMEN

En regiones de surgencia, el agua fría y rica en nutrientes que alcanza la costa, y que sustenta altos niveles de productividad primaria, es también pobre en oxígeno. Esto implica que el efecto fertilizante de la surgencia en los ecosistemas costeros va acompañado a menudo de condiciones de hipoxia, las que podrían contrarrestar o incluso revertir sus efectos biológicos positivos. A medida que la surgencia costera se intensifica en regiones como la costa de Chile central, los efectos potencialmente contrapuestos de un incremento en nutrientes y una mayor exposición a hipoxia sobre el crecimiento y condición fisiológica de macroalgas costeras no han sido estudiados. En este contexto, se caracterizó la variación espacial en la intensidad de la surgencia costera en una sección de la costa de Chile central que abarca las regiones de Ñuble y del Maule (35.8-36.3°S), y se analizó su asociación con cambios espaciales en la biomasa, morfometría y condición fisiológica de la macroalga roja intermareal dominante Luga cuchara (*Mazzaella laminarioides*). Se calculó un índice de enfriamiento costero a partir de datos de Temperatura Superficial del Mar derivados de imágenes satelitales disponibles para los últimos 20 años para caracterizar patrones espaciales y evaluar variaciones inter-anales en la intensidad de la surgencia, y la consecuente exposición a aguas ricas en nutrientes pero pobres en oxígeno disuelto. Estos patrones se compararon con las diferencias espaciales en biomasa, condición fisiológica (inferida a partir de mediciones de actividad fotosintética y de razón C:N en tejido algal) y

morfometría de *M. laminarioides* a lo largo de la región de estudio. Se observó un claro patrón espacial en la intensidad de enfriamiento por surgencia, con un máximo al interior de la bahía Chanco, localizada al centro de la región de estudio. Tanto la biomasa de *M. laminarioides* como el tamaño de sus frondas fueron mayores en localidades con menor intensidad de surgencia y oleaje más fuerte, ubicadas al sur de bahía Chanco, mientras que la actividad fotosintética y razón C:N indicaron una mejor condición fisiológica en sitios del norte, donde la influencia de la surgencia parece ser mayor, pero no tan alta como al interior de bahía Chanco. Estos resultados indican que, a diferencia de estudios previos en la costa norte de Chile, la intensidad del enfriamiento por surgencia – considerada un buen *proxy* del suministro de nutrientes – no es por si sola un buen predictor del patrón espacial en biomasa, morfología o condición fisiológica de macroalgas intermareales. Otros factores como la exposición al oleaje y a condiciones de hipoxia, que pueden tener efectos directos e indirectos sobre la fisiología de las algas y sobre su consumo por parte de herbívoros, deben ser considerados para explicar los patrones observados en la región de estudio.

ABSTRACT

In upwelling regions, the cold and nutrient-rich water that reaches the shoreline and supports high levels of primary productivity is also poor in dissolved oxygen. This implies that the fertilizing effect of upwelling is often accompanied by hypoxia, which may counteract its positive biological effects on coastal ecosystems. As coastal upwelling intensifies in regions such as the coast of central Chile, the potentially conflicting effects of higher nutrient inputs and stronger hypoxia on the growth and physiological condition of macroalgae has not been studied. In this context, we characterized the spatial variability of upwelling intensity along a section of the coast spanning the Ñuble and Maule regions in central Chile (35.8-36.3°S) and analyzed its association with spatial changes in the biomass, morphology, and physiological condition of the dominant intertidal red macroalga (*Mazzaella laminarioides*). Spatial differences in wave exposure were also considered as a potentially modifying factor. An index of coastal cooling was computed using Sea Surface Temperature data derived from satellite imagery available for the past 20 years and used to classify sites according to the perceived intensity of upwelling and, presumably, their exposure to nutrient-rich hypoxic waters. These patterns were compared with among-site differences in the biomass, physiological condition (inferred from *in vivo* measurements of photosynthetic activity and C:N ratios in algal tissue), and morphology of *M. laminarioides* along the study region. The intensity of upwelling-driven coastal cooling exhibited a clear spatial

pattern, with a maximum inside bahía Chanco, located at the center of the study region. Greater algal biomass and larger sizes were found at southern sites exposed to weaker upwelling conditions and stronger wave action, whereas photosynthetic activity and C:N ratios indicated a better physiological condition of algae at northern sites where upwelling influence appeared stronger but not as strong as inside bahía Chanco. These results indicate that, unlike previous studies conducted in northern Chile, the intensity of upwelling – considered a good proxy for nutrient input – is not by itself a good predictor of the spatial pattern in biomass, morphology, or the physiological condition of intertidal macroalgae. Other factors such as wave exposure and coastal hypoxia, which may directly or indirectly affect algal physiology, or its consumption by herbivores, must be invoked to better explain the observed patterns.

INTRODUCCIÓN

Según el grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático IPCC (2019), los océanos ya son 1°C más cálidos que en tiempos preindustriales, pudiendo alcanzar un alza de entre 1.6 y 4.3°C para el año 2100. Hasta ahora, los océanos han absorbido hasta el 90% del exceso de calor del sistema, lo que ha traído como consecuencia el aumento de la temperatura en las capas superiores de la columna de agua. Esto afecta tanto a la circulación oceánica como a la mezcla vertical, alterando el intercambio de oxígeno y nutrientes entre las capas superficiales y profundas.

La disminución del oxígeno en el océano global es actualmente uno de los cambios más drásticos que se producen en los ecosistemas marinos (Alteri et al., 2019; Diaz, 2001). Los sistemas costeros son especialmente susceptibles, ya que la disminución del nivel de oxígeno se produce más rápidamente a lo largo de la costa que en los ecosistemas de mar abierto (Booth et al., 2014; Gilbert et al., 2010).

Estudios basados en modelación estiman que el inventario de oxígeno disuelto en el océano global disminuirá entre 1 y 7% para el año 2100 (UICN, 2004), teniendo como resultado impactos negativos en la abundancia y distribución en la biota marina (e.g. Deutsch et al., 2015) alteraciones importantes como cambios en la productividad oceánica y la biodiversidad, además de producir alteraciones en los ciclos biogeoquímicos de elementos clave (Keeling et al., 2010) como el fósforo

(P), hierro (Fe), carbono (C) y nitrógeno (N), nutriente limitante para la productividad oceánica global (Codispoti et al., 2001; Gruber, 2004).

En el océano, la distribución de oxígeno disuelto (OD) se encuentra condicionada por un complejo balance entre distintos procesos físicos y biogeoquímicos, los cuales suceden sobre un amplio rango de escalas de variabilidad espacial y temporal. Los procesos biogeoquímicos que modulan la distribución de oxígeno se pueden agrupar en i) procesos biológicos que aportan OD como la fotosíntesis (Gregg & Rousseaux, 2019) y ii) procesos biológicos que remueven OD del medio como la respiración aeróbica de bacterias (Kämpf & Chapman, 2016; Maßmig et al., 2020). A escalas intra-estacional a interanual, existen numerosos procesos físico-químicos que modulan la distribución de OD, tales como el intercambio gaseoso océano-atmósfera, variaciones en la solubilidad del oxígeno en el agua de mar, cambios en la estratificación de la columna de agua y en la mezcla de pequeña escala (Pizarro, 2021).

Bajo la superficie del océano, entre los 100 y 1500 m de profundidad, una combinación de factores físico-químicos y biológicos generan ambientes pobres en oxígeno disuelto conocidos como zonas de mínimo oxígeno (ZMO) (Cline & Richards, 1972). Estas zonas se caracterizan por tener altas tasas de respiración microbiana y baja ventilación (Wyrski, 1962). Las ZMO actualmente cubren el 8% del área (30 millones de km²) y 0.1% del volumen del océano, implicando un rol clave en el ecosistema marino y la evolución del clima. La expansión de estas zonas, documentada en estudios como el de Breitburg et al. (2018)

constituye una de las principales amenazas que impone el cambio climático sobre los ecosistemas marinos, ya que impactan la distribución de organismos del necton y zooplancton, actuando como una barrera respiratoria, alterando las tramas tróficas marinas (Levin, 2018; Sánchez-Velasco et al., 2019; Wishner et al., 2020).

En particular, el borde oriental del océano Pacífico Sur (PSO) presenta una ZMO muy intensa, incluyendo zonas anóxicas, con ciclos biogeoquímicos complejos que se retroalimentan y regulan el contenido de OD (Chavez & Messié, 2009; Fennel & Testa, 2018; Wyrski, 1962). La ZMO-PSO actualmente se considera una de las más intensas y someras del planeta, debido al efecto combinado de la circulación lenta inducida por el viento, masas de agua relativamente antiguas, y una alta productividad marina sostenida por la surgencia costera que caracteriza a estas regiones de borde oriental (Carr & Kearns, 2003; Hormazabal et al., 2001; Thomas et al., 2001), además de altas tasas de respiración subsuperficial de la materia orgánica (Daneri et al., 2000; Luyten et al., 1983; Paulmier et al., 2006; Strub & Mesías, 1998; Toggweiler et al., 1991). Fuenzalida et al. (2009) documentaron la extensión horizontal y vertical de la ZMO-PSO a partir de datos hidrográficos y climatológicos, estimando un área de 9.82 ± 3.60 millones de km^2 y un volumen de 2.18 ± 0.66 millones de km^3 , definiendo el límite superior a menos de 50 m de profundidad y el límite inferior alrededor de los 500-1000 m de profundidad frente a Chile-Perú.

En la costa de Chile central, aguas de la ZMO pueden alcanzar ambientes someros cerca de la línea de costa durante meses de primavera-verano, cuando el fenómeno de surgencia costera es más intenso (e.g. Hernández-Miranda et al., 2012). Dinámicamente, la surgencia costera resulta de la transferencia de momentum desde el viento hacia el océano y del efecto de la rotación terrestre sobre la circulación superficial. El resultado es la deriva horizontal de la capa de agua superficial costera (Capa de Ekman) en 90° de la dirección del viento (Yoshida & Han-Lee, 1957; Gill, 1982). Como ya se ha mencionado, la periodicidad e intensidad de la surgencia costera tienen un papel crítico en la alta productividad costera (Thiel et al., 2007), así como en la fenología y estructura espacial de los procesos claves del ecosistema marino, como el reclutamiento de organismos intermareales rocosos (e.g. Lagos et al., 2007; Navarrete et al., 2005). Cambios en estas características de la surgencia pueden causar alteraciones sustanciales en múltiples niveles tróficos de los ecosistemas (Barth et al., 2007; Iles et al., 2012; Menge & Menge, 2013; Tapia et al., 2014).

En la costa de Chile central y centro-norte, la surgencia traslada hacia la superficie el Agua Ecuatorial Subsuperficial (AEES, Gunther, 1936) la cual se caracteriza por sus altas concentraciones de nutrientes (10-40 μM nitrato, 2.6-3 μM fosfato, 25-40 μM ácido silícico) y bajas concentraciones de oxígeno disuelto (4.4-44 μM) (Silva et al., 2009) que ocasionalmente generan eventos de hipoxia en zonas costeras. En la literatura científica, hasta ahora se ha utilizado el término hipoxia cuando la concentración de oxígeno disuelto se encuentra por debajo de los 2 mg

O_2 L^{-1} ó $63 \mu M L^{-1}$, asociando esta condición a efectos directos e indirectos sobre la fisiología y comportamiento de organismos, sobre la composición de la comunidad y sobre las funciones del ecosistema (Diaz & Rosenberg, 1995; Levin et al., 2009; Rabalais et al., 2001). A nivel individual, la hipoxia puede causar mortalidad directa (Altieri et al., 2017; Grantham et al., 2004), afectar al comportamiento, crecimiento, procesos reproductivos y calidad del hábitat de las especies (Kim et al., 2013; Thomas & Rahman, 2011; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008), y alterar las interacciones entre especies (Altieri et al., 2021).

La exposición a condiciones hipóxicas en organismos heterótrofos con metabolismo aeróbico genera estrés fisiológico y respuestas conductuales como cambios en la tasa de filtración en organismos sésiles (e.g. Artigaud et al., 2014), modificación del rango de migración vertical en especies de zooplancton (Ekau et al., 2010; Escribano et al., 2012), desplazamientos horizontales en el caso de organismos móviles (Levin et al., 2009), e incluso la muerte cuando la exposición es prolongada (Diaz & Rosenberg, 1995; Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008). Sin embargo, estos mismos efectos de exposición prolongada o recurrente a hipoxia en organismos autótrofos, y en particular en macroalgas bentónicas, ha sido considerablemente menos estudiado (Crowder et al., 2019; Krumhansl et al., 2016). Además de ser una fuente de alimento para numerosas especies de peces e invertebrados costeros, las macroalgas desempeñan un importante rol en la estructura comunitaria, otorgando sustrato, lugar de refugio y desove para invertebrados y peces, además de ser consideradas ingenieras ecosistémicas (Benavides et al., 1994; Cancino & Santelices,

1984; Hondolero & Edwards, 2017; Jones et al., 1994; Ramírez et al., 2008). Las macroalgas costeras dan cuenta de una alta proporción de la producción primaria a nivel mundial, pudiendo producir 1 Gigatonelada de carbono al año (Raven & Hurd, 2012; Smith, 1981). Por ser organismos fotosintéticos, se podría suponer que la hipoxia costera no tendría efectos importantes sobre su fisiología. Sin embargo, las macroalgas también respiran – tanto de día como de noche –, y es probable que la exposición prolongada a estas condiciones pobres en oxígeno afecte el balance producción/respiración, su crecimiento en biomasa, e incluso su morfología.

Según estudios realizados en Nueva Zelanda y Australia (Crowder et al., 2019), la exposición de macroalgas a hipoxia podría incrementar la producción primaria neta (PPN), debido a una reducción en la fotorespiración (i.e. utilización de oxígeno en lugar de dióxido de carbono), y a una inhibición de la herbivoría que favorecería el incremento de la biomasa de macroalgas (e.g. Low & Micheli, 2018). Se ha mostrado además que algunas macroalgas pueden desarrollar aclimatación a la hipoxia reduciendo su tasa respiratoria durante periodos en que la razón pO_2/pCO_2 disminuye (Ji & Gao, 2021). Aunque se ha planteado que a nivel individual las macroalgas podrían no sobrevivir en un entorno anóxico, debido a la falta de oxígeno para la respiración durante la noche, la expansión geográfica de una condición de hipoxia en aguas costeras podría estimular la fijación fotosintética de carbono y favorecer el crecimiento de macroalgas debido a una mayor carboxilación (por sobre la oxigenación) de la Rubisco (Gao & Campbell, 2014).

En la última década se ha documentado una intensificación de la surgencia en la costa de Chile central (Jacob et al., 2018; Schneider et al., 2017), así como en otras regiones alrededor del mundo (Bakun, 1990; Falvey & Garreaud, 2009; García-Reyes et al., 2015; Rykaczewski et al., 2007; Wang et al., 2015). Esta intensificación debiese tener efectos positivos sobre el crecimiento de macroalgas en ambientes costeros, ya que numerosos estudios han demostrado que un mayor suministro de nutrientes puede incrementar el crecimiento y la biomasa de macroalgas bentónicas en regiones de surgencia (Stewart et al., 2009; Tapia et al., 2014). Sin embargo, considerando que, junto con sus altas concentraciones de nutrientes, las aguas de surgencia se caracterizan por sus bajos niveles de oxígeno, es pertinente preguntarse si la condición de hipoxia interactúa con el efecto de la fertilización sobre el crecimiento y/o morfología de las macroalgas bentónicas en zonas de surgencia, ya sea a través de efectos directos sobre la fisiología de las algas o a través de efectos sobre organismos herbívoros que las consumen. Por ello, el objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de diferentes niveles de exposición al agua de surgencia sobre la biomasa, morfología y condición fisiológica de macroalgas en una sección de la costa de Chile central (bahía Chanco, región del Maule) afectada por el fenómeno de surgencia durante meses de primavera-verano.

HIPÓTESIS

Hipótesis de Trabajo:

Bajo condiciones de surgencia costera, los niveles de nutrientes disponibles en la zona de interés debieran ser suficientemente altos para sustentar el crecimiento de macroalgas en la zona submareal e intermareal. Sin embargo, sobre cierto nivel de intensidad de surgencia, las macroalgas y sus consumidores estarían expuestos a condiciones de hipoxia, lo que debiese modificar su condición fisiológica, crecimiento y/o morfología, tanto por el efecto directo de la hipoxia como por el efecto de ésta sobre la herbivoría. En el caso de macroalgas de la zona intermareal, el efecto dominante sobre su fisiología debiese ser el aumento en nutrientes por sobre la hipoxia, dada la mayor mezcla y ventilación mecánica que se espera en la zona de rompiente. Por lo tanto, en sectores donde hay una mayor influencia de la surgencia debería observarse un aumento en la biomasa de las macroalgas, una mejor condición fisiológica, y potencialmente una morfología diferente a la observada en localidades menos afectadas por la surgencia y la hipoxia costera asociada. Considerando estos antecedentes, se plantearon las siguientes hipótesis:

Hipótesis I:

Una mayor exposición a aguas de surgencia genera un aumento de la biomasa de macroalgas.

Hipótesis II:

Una mayor exposición a aguas de surgencia mejora la condición fisiológica y favorece el crecimiento de las macroalgas.

Hipótesis III:

Una mayor exposición a aguas de surgencia modifica la morfometría de las macroalgas.



OBJETIVOS

Objetivo general:

Evaluar el efecto de la exposición a aguas de surgencia sobre la condición y crecimiento de macroalgas en la costa de Chile Central.

Objetivos específicos:

1. Evaluar la exposición a la influencia de la surgencia costera de diferentes localidades a lo largo de la región de interés.
2. Caracterizar la biomasa y abundancia de las especies dominantes de macroalgas intermareales a lo largo de la región de interés.
3. Analizar el efecto de la exposición a aguas de surgencia sobre la morfometría y crecimiento de macroalgas en localidades con regímenes ambientales contrastantes.
4. Analizar la variación espacial en la condición fisiológica de macroalgas mediante mediciones de la actividad fotosintética y razón C:N en frondas recolectadas a lo largo de la región de interés.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La zona de estudio comprendió la costa de las regiones de Ñuble y del Maule, entre las latitudes $35^{\circ}47'S$ y $36^{\circ}18'S$, y se centró en la bahía de Chanco ($35^{\circ}44'S$ $72^{\circ}32'W$). Se consideraron 5 sitios de muestreo (Figura 1), cubriendo una línea de costa de aproximadamente 103 km.

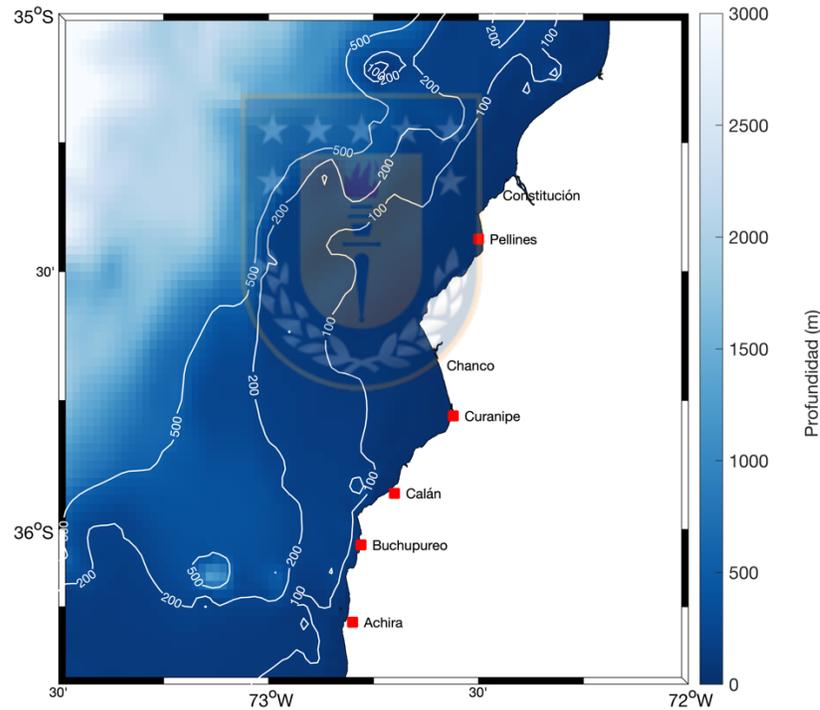


Figura 1.- Zona de estudio y sitios de muestreo (cuadrados rojos) alrededor de Bahía de Chanco, Región del Maule. Los contornos blancos corresponden a isóbatas.

Aunque existe abundante literatura sobre la dinámica física y productividad de la costa de Chile central (Daneri et al., 2000; Sobarzo et al., 2007; Jacob et al., 2018), dicha información proviene principalmente de estudios centrados en la costa frente a Concepción y

en el Golfo de Arauco. Es poco lo que se sabe respecto a la influencia de la surgencia sobre la variabilidad ambiental y condiciones de productividad en aguas costeras más al norte, en particular entre Punta Achira y Constitución (Fig. 1).

Metodología por objetivo específico

A partir de datos de temperatura superficial del mar e índices de surgencia previamente formulados (Tapia et al., 2009, 2014), se llevó a cabo una categorización de diferentes localidades a lo largo de la zona de interés de acuerdo a su nivel de exposición a la influencia de surgencia costera y potencialmente de condiciones de hipoxia. De esta manera se seleccionaron los cinco sitios para los posteriores muestreos y monitoreos.

Fuentes de información

Para cumplir con el primer objetivo específico, se analizaron imágenes satelitales MODIS-Aqua de temperatura superficial del mar disponibles para la zona, con una resolución espacial y temporal de 4 km y 1 día, respectivamente. Las imágenes fueron descargadas desde la plataforma ERDAPP mantenida por la Agencia Nacional de Oceanografía y Meteorología (NOAA) de Estados Unidos (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap>). Como información auxiliar en la caracterización ambiental, se obtuvo información sobre el patrón de oleaje a lo largo de la zona de estudio a partir de datos de reanálisis ERA5, accesibles a través de la plataforma Copernicus (DOI:

10.24381/cds.f17050d7), con una resolución espacial y temporal de 25 km y 1 hora. Se obtuvo series de tiempo de dirección, periodo y altura significativa de la ola en los puntos de la grilla ERA5 más cercanos a cada uno de los sitios de muestreo.

Muestreo biológico

Se realizó un muestreo prospectivo de la composición, cobertura y biomasa de especies de macroalgas en el intermareal rocoso de las cinco localidades indicadas en la Figura 1, durante la semana del 31 de enero al 4 de febrero de 2022. Además, se recolectaron muestras para su posterior análisis morfométrico y de composición química.

La determinación de biomasa total y abundancia por especie de macroalgas se basó en mediciones de cobertura de especies de macroalgas dominantes mediante cuadrantes de 50x50 cm² (Fig. 2a). En cada sitio se distribuyó cinco cuadrantes, cubriendo al menos 100 m de la zona intermareal media-baja. Una vez registrada la cobertura de grupos y especies de macroalgas dominantes en los vértices de una grilla de 5x5 cm, se generó un registro fotográfico de cada cuadrante, luego fueron removidas la totalidad de macroalgas contenidas en el cuadrante y preservadas a baja temperatura para su traslado al laboratorio y almacenamiento en un congelador.

Para el análisis de biomasa fueron descongeladas las algas de los cuadrantes (cinco por sitio) previamente colectadas en el terreno preliminar de los meses de enero-febrero, separadas por especies y pesadas. Los datos fueron expresados como gramos por 0.25 m²; además

se calculó un promedio de peso (g) por sitio y se agregó a la desviación estándar para poder ver que sitios presentaban mayor biomasa y cuánto variaban los datos en cada sitio.

De los 5 sitios, en 4 de ellos el alga más abundante fue *Mazzaella laminarioides*, siendo el sitio Achira el único donde la especie dominante fue *Mazzaella membranacea*, que presenta láminas más largas y angostas. Por ello, en el análisis de morfometría se consideró sólo los sitios Buchupureo, Calán, Curanipe y Pellines, donde predominó la especie *M. laminarioides*.

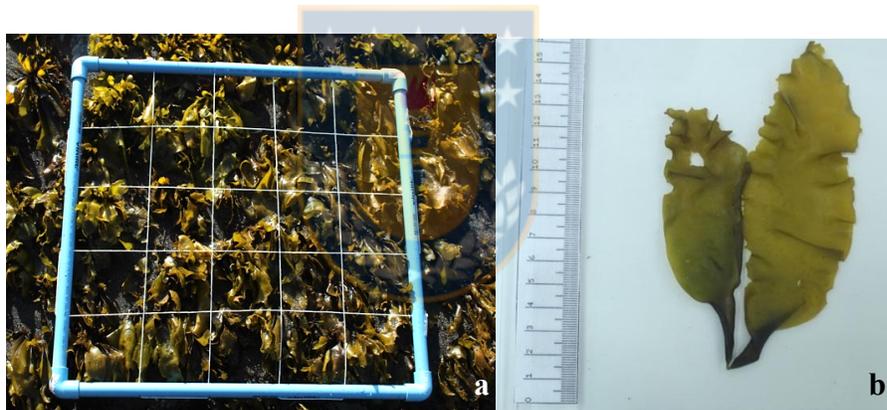


Figura 2.- (a) Cuadrantes utilizados para determinar abundancia de macroalgas en los sitios de muestreo, (b) Fotografías para análisis morfométrico en *M. laminarioides*.

A partir del muestreo *in situ* se estableció que la especie de macroalga más abundante, y el foco de este estudio, correspondió a *Mazzaella laminarioides*, un alga roja (Rhodophyta) perteneciente al Orden Gigartinales. En Chile, la Luga corta se distribuye desde la Región de Coquimbo hasta Tierra del Fuego (28-56°S), siendo más abundante desde la zona media a la zona baja del intermareal rocoso de mediana y alta exposición al oleaje (Otaíza & Cáceres, 2015). Además, *M. laminarioides* forma praderas que, según Vásquez et al. (2011) podrían tener un

importante rol como ingenieras ecosistémicas. Presenta un ciclo de vida Haplodiplóntico Trifásico Isomórfico que, como indica su nombre, consta de 3 fases: Gametofito, esporofito y carposporofito (Fig. 3).

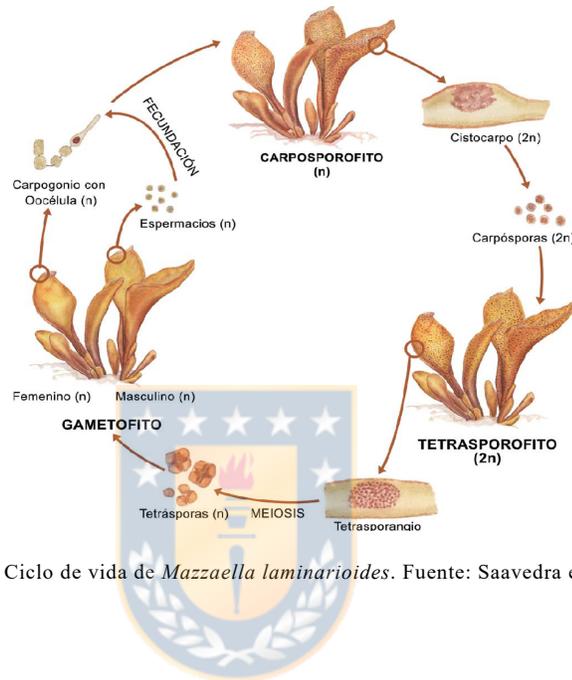


Figura 3.- Ciclo de vida de *Mazzaella laminarioides*. Fuente: Saavedra et al., 2019.

Análisis de laboratorio

Habiendo determinado las especies de alga más abundante en los sitios de estudio, se procedió al análisis de la morfometría de frondas de *Mazzaella laminarioides* y *M. membranacea*. Para este análisis se seleccionaron las 10 láminas más grandes del alga dominante por cada uno de los 25 cuadrantes (5 por sitio de muestreo), combinando mediciones directas de largo y ancho realizadas con pie de metro, y mediciones de área en fotografías de las frondas, tomadas usando placas de acrílico con unidades de medida (Fig. 2b). Antes de las mediciones, las fotografías fueron pre-procesadas en Photoshop (Adobe, USA) para obtener el mismo ángulo en cada imagen. Posteriormente, se utilizó el

programa ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij>) para obtener valores del área de cada lámina. Teniendo estos datos, se comenzó a evaluar eventuales diferencias morfométricas entre localidades.

En cuanto a la condición fisiológica de las macroalgas y su variación entre localidades, se analizó la razón C:N en muestras de tejido (5 por localidad) recolectadas aleatoriamente desde las muestras de cuadrantes y previamente liofilizadas, medidas y pesadas en laboratorio. Las muestras, debidamente dispuestas en tubos y etiquetadas, fueron enviadas al Laboratorio de Biogeoquímica e Isótopos Estables Aplicados de la Pontificia Universidad Católica de Chile. Los análisis fueron desarrollados en un espectrómetro de masa Thermo Delta Advantage acoplado a un Analizador Elemental Flash EA2000.

Finalmente, se realizó un análisis de fluorescencia *in vivo* a láminas de *M. laminarioides* obtenidas desde los sitios Punta Achira, Curanipe y Pellines, ubicados al sur, centro y norte de la zona de estudio, respectivamente (Fig. 1). Las mediciones, realizadas mediante un fluorómetro Junior PAM (Walz GmbH, Germany) (PAM: Pulse Amplitude Modulation, Fig. 4a), corresponden a la razón entre la tasa fotosintética observada *in vivo* (Fv) y la tasa fotosintética máxima (Fm). En el curso de un día, las algas fueron recolectadas desde los 3 sitios, durante el mes de junio de 2022, y almacenadas a baja temperatura y en oscuridad hasta el análisis en laboratorio, que fue realizado al día siguiente. Una vez en el laboratorio, la totalidad de las láminas recolectadas por sitio fueron dispuestas sobre un mesón con luz tenue.

Luego se procedió a separarlas por fase de ciclo de vida (i.e. Gametofito, esporofito y carposporofito) y posteriormente se realizó el corte de cada lámina en 3 zonas: cerca del estipe, en el centro y en la zona apical. Teniendo de esta forma 3 réplicas por cada lámina para cubrir de la mejor la mejor manera la medición.

Estos fragmentos fueron dispuestos en placas Petri (Fig. 4b) y sometidos a oscuridad por 15 minutos antes de realizar las mediciones con el PAM.

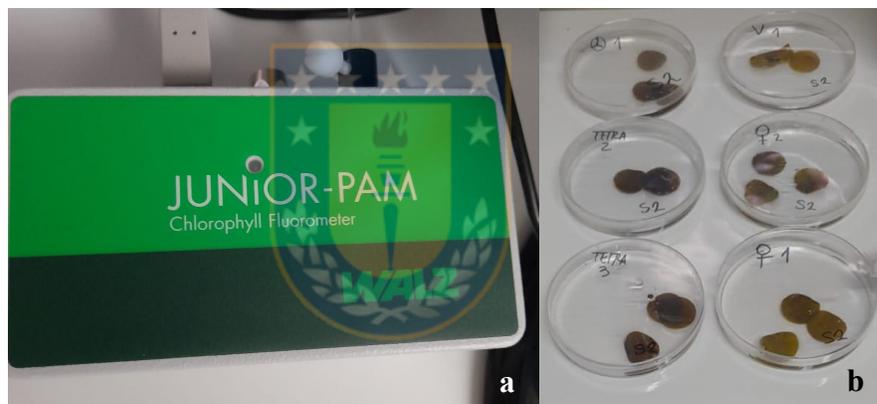


Figura 4.- Fotografía de fluorómetro Junior – PAM (A), y fotografía de cortes de láminas en las placas Petri utilizadas para las mediciones (B).

Análisis estadístico de datos

A partir de la información de MODIS se caracterizó la variabilidad ambiental mediante el cálculo del campo promedio de TSM, y los campos promedio por cada mes del año (climatología). Además, se realizó un análisis armónico a las series de tiempo de cada pixel en la región de interés, obteniendo con ello un mapa de la amplitud del ciclo anual y del porcentaje de variabilidad temporal en TSM que no es explicado por el

ciclo anual (i.e. varianza residual). En el caso de los datos de oleaje extraídos de ERA5, se utilizó la altura significativa de olas (m), además de su dirección (°) y periodo (s) para poder caracterizar y comparar entre sitios.

A través del procesamiento de datos en Rstudio y MATLAB fue posible la comparación de la morfometría (largo, ancho y área) de *M. laminarioides* en los diferentes sitios de muestreo. Tanto para los datos de largo, ancho y área de las frondas de *M. laminarioides* hubo una verificación previa de supuestos de normalidad y homocedasticidad, para los cuales se utilizó las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y de Levene, respectivamente. Los datos de largo cumplieron con el supuesto de normalidad ($p = 0.159$), pero no con la homocedasticidad ($p < 0.001$), por lo que fueron analizados mediante el ANOVA modificado de Brown-Forsythe. Los datos de ancho inicialmente no cumplieron con ninguno de los dos supuestos, por lo que fue necesario aplicar una transformación logarítmica, luego de la cual se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis. Los datos de área, cumplieron con el supuesto de normalidad ($p = 0.058$), y también con el de homocedasticidad ($p = 0.059$), por lo que fueron analizados mediante ANOVA.

Los datos de razón fotosintética (F_v/F_{max}) observada *in vivo* mediante un fluorómetro PAM cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, y fueron analizados mediante ANOVA de 2 vías, con los factores sitio de muestreo (3 niveles) y fase del ciclo de vida (3 niveles).

Para la comparación entre sitios de la razón C:N en las láminas de *Mazzaella*, se verificó inicialmente la normalidad y homocedasticidad de los datos mediante las pruebas de Shapiro-Wilk ($p = 0.846$) y de Levene ($p = 0.457$). Posteriormente se aplicó un ANOVA de 1 vía para comparar la razón C:N promedio entre sitios.



RESULTADOS

Condiciones de superficie

El campo promedio de la temperatura superficial del mar en la región de interés (Fig. 5), obtenido a partir de imágenes MODIS-Aqua para el periodo 2003-2022, indicó que los sitios Calán, Curanipe y Pellines están expuestos a temperaturas más bajas. Se observó que hay una clara señal estacional en la TSM en la región de estudio, y que tanto en pleno invierno como en pleno verano hay una diferencia importante de TSM entre las aguas cercanas a la costa y las oceánicas, con las aguas oceánicas siempre más cálidas que las costeras. Por otro lado, en meses de transición como mayo y octubre, dicho gradiente costa-océano casi no existe (Fig. 6).

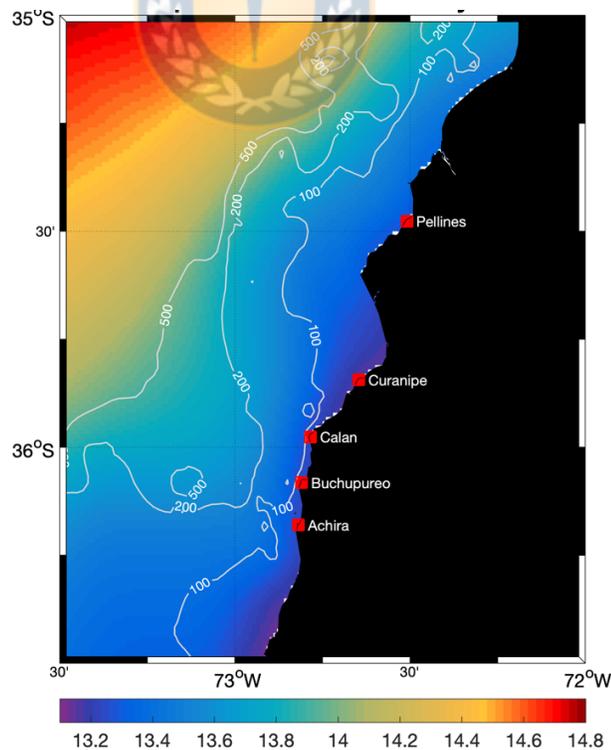


Figura 5.- Campo de TSM promedio para el periodo 2003-2022 en la zona de estudio, obtenido a partir de imágenes MODIS-Aqua. Los contornos blancos corresponden a las isóbatas de 100, 200 y 500 m.

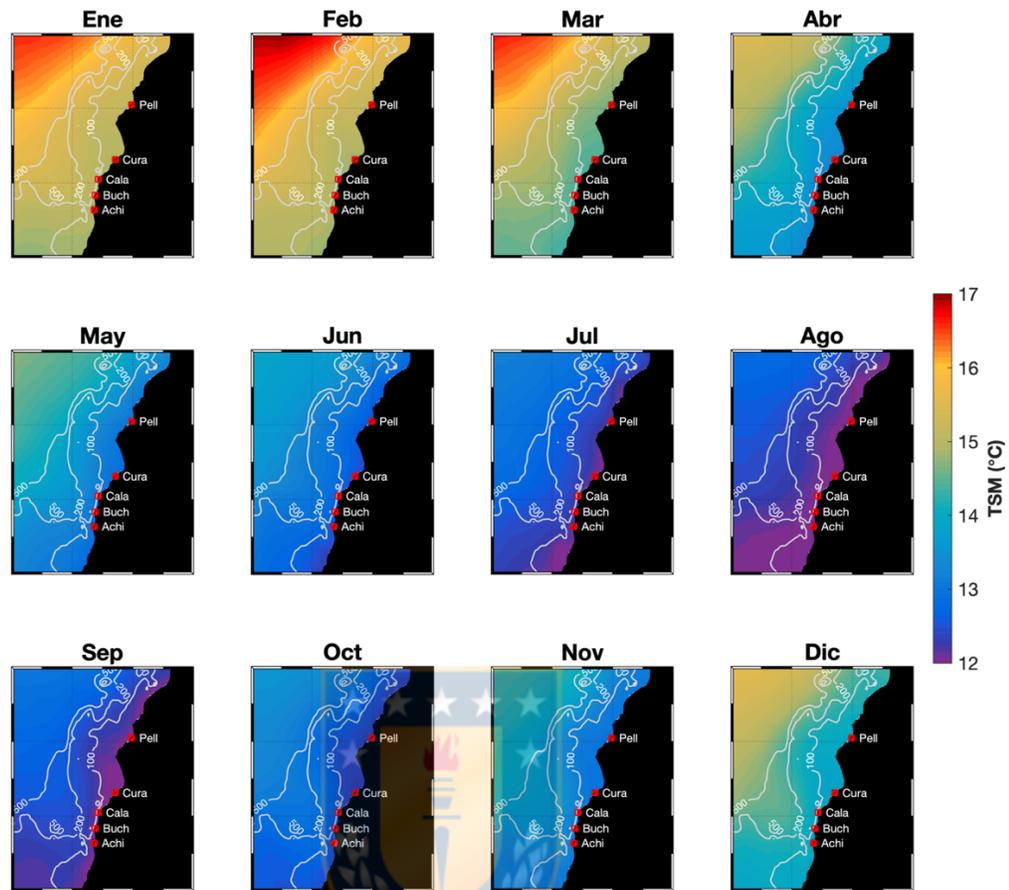


Figura 6.- Climatología de la TSM en la zona de estudio, calculada a partir de datos MODIS-Aqua para el periodo 2003-2022. Los contornos blancos corresponden a las isóbatas de 100, 200 y 500 m.

En cuanto a la variabilidad temporal de la TSM, en los sitios Calán, Curanipe y Pellines fue más notorio que la mayor parte de la variabilidad temporal en TSM (cerca del 70%) no es explicada por el ciclo estacional (Fig. 7a). Al mismo tiempo, en estos sitios se observó la menor amplitud en la fluctuación estacional de TSM (Fig. 7b), alcanzado valores cercanos a 1 °C.

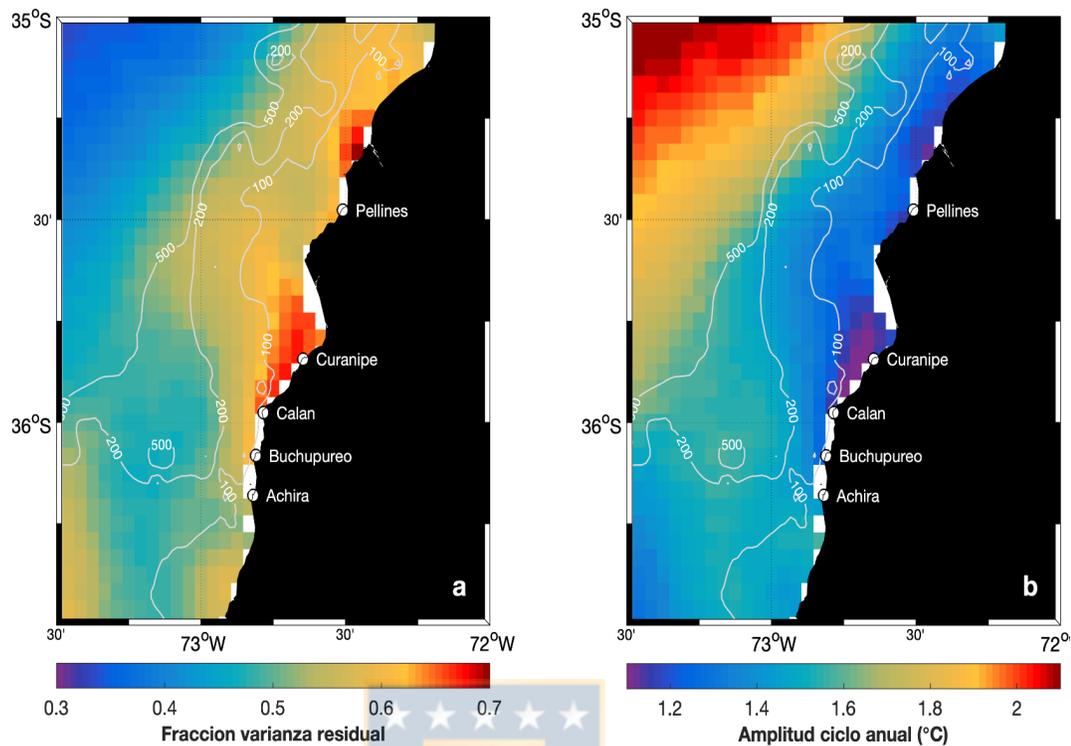


Figura 7.- Patrón espacial de la variabilidad de la temperatura superficial del mar (TSM) derivado de análisis armónico de imágenes MODIS-Aqua para 2003-2022. (a) Varianza residual (no explicada por el ciclo estacional). (b) Amplitud del ciclo estacional.

Condiciones de oleaje

Los datos de oleaje cerca de los 5 sitios de estudio indicaron que los sitios Buchupureo y Achira están expuestos a olas con una mayor componente sur, y que las olas en Curanipe provienen desde una dirección más cercana al oeste (Fig. 8a). Buchupureo y Achira exhibieron además las mayores alturas de olas, mientras que las menores alturas se observaron en Curanipe (Fig. 8b). No hubo diferencias aparentes en el periodo de las olas entre los cinco sitios de estudio (Fig. 8c).

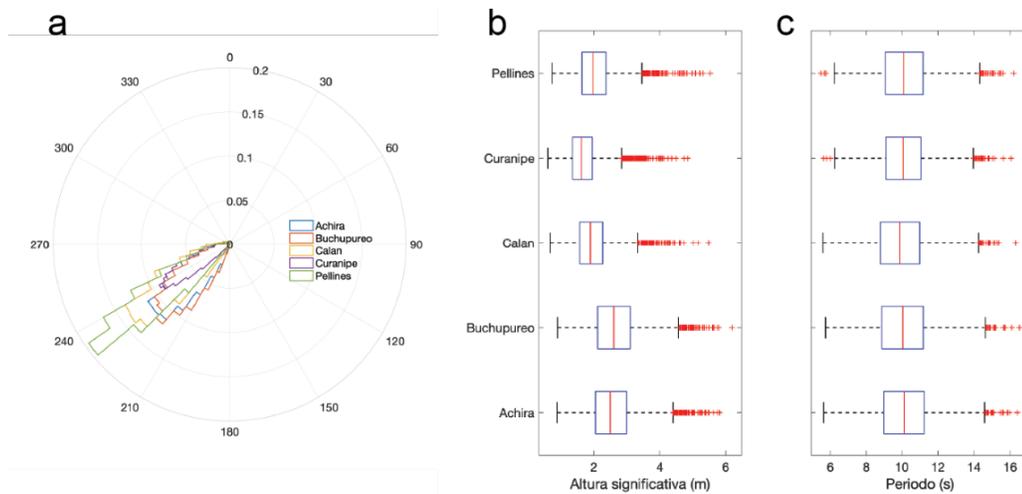


Figura 8.-Distribución de frecuencias de la dirección de las olas (a), distribuciones de altura significativa (b) y periodo de la ola (c) en los 5 sitios de estudio. Las líneas rojas dentro de los gráficos de caja representan la mediana; los símbolos rojos representan datos atípicos. Datos obtenidos del re-análisis ERA5.

En cuanto a la frecuencia de enfriamiento, calculada como la fracción de las series de tiempo en que la $TSM < 13^{\circ}\text{C}$ y utilizada como un proxy del suministro de nutrientes, se observó que el sitio Curanipe está más frecuentemente expuesto a aguas frías dentro de la zona de estudio, con temperaturas por debajo de 13°C en casi un 55% del tiempo (Fig. 9). La menor frecuencia de enfriamiento se observó en el sitio Achira, con menos del 35% del tiempo por debajo de los 13°C (Fig. 9).

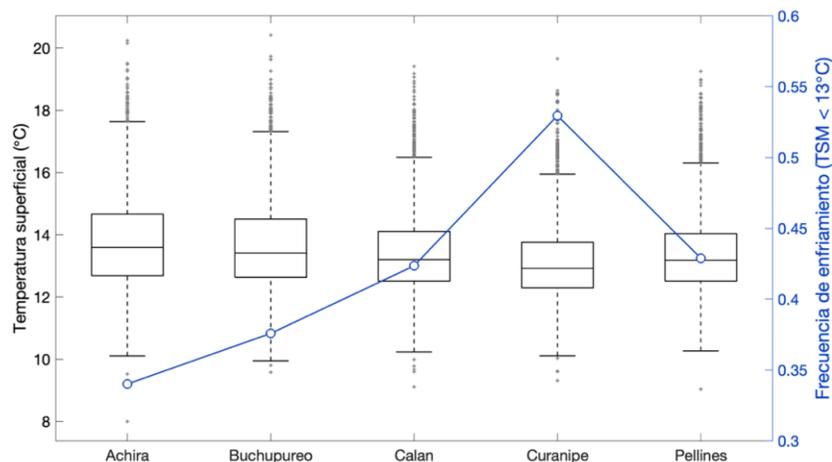


Figura 9.- Distribución de la TSM en los 5 sitios de muestreo (boxplots, línea al interior de la caja representa la mediana) y frecuencia de enfriamiento en cada uno (símbolos y líneas azules). Los datos utilizados corresponden a series de tiempo de TSM en píxeles cercanos a cada sitio, extraídas desde imágenes MODIS-Aqua para el periodo 2003-2022.

Biomasa de *Mazzaella laminarioides*

La biomasa expresada en gramos por 0.25 m² (tabla 1) mostró una mayor biomasa en el sitio Buchupureo (al sur de la zona de estudio) y una menor biomasa en los sitios Achira y Pellines (al extremo sur y norte de la zona de estudio, respectivamente). En cuanto al promedio por sitio de *M. laminarioides* calculado mediante análisis a posteriori mostró un claro patrón espacial (Fig. 10), también con una mayor biomasa en el sitio Buchupureo, y los niveles más bajos en los sitios Achira y Pellines.

Tabla 1.- Biomasa de *Mazzaella laminarioides* expresada en gramos por 0.25 m²

Sitios	Cuadrante	Gramos de <i>M. laminarioides</i> (g)	Gramos de <i>M. laminarioides</i> (g/0.25 m ²)	Promedio <i>M. laminarioides</i> (m ²)
Achira	1	462	1.8	535.5
	2	391	1.6	
	3	26	104.6	
	4	282	1129.4	
	5	360	1440.1	
Buchupureo	1	864	3457.2	4027.2
	2	1022	4088.0	
	3	909	3637.6	
	4	937	3749.2	
	5	1301	5204.0	
Calán	1	629	2515.2	2770.2
	2	429	1714.0	
	3	707	2826.0	
	4	946	3785.2	
	5	753	3010.4	
Curanipe	1	553	2213.6	2033.7
	2	427	1706.0	
	3	254	1014.8	
	4	648	2593.6	
	5	660	2640.4	
Pellines	1	189	756.4	903.8
	2	93	372.8	
	3	372	1488.0	
	4	169	674.8	
	5	307	1226.8	

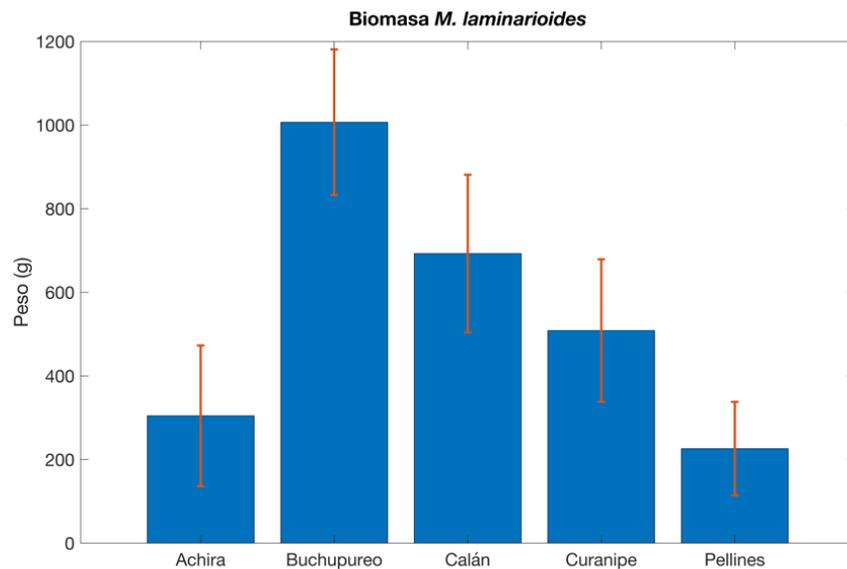


Figura 10.- Peso (g) promedio y desviación estándar de láminas de *M. laminarioides* en los 5 sitios de estudio.

Morfometría de *Mazzaella laminarioides*

La distribución global de las mediciones del largo y ancho de láminas de *M. laminarioides* en los 4 sitios donde esta especie fue dominante mostró mayores frecuencias entre los 15 y 20 cm de largo (Fig. 11a), y entre los 4 y 6 cm de ancho (Fig. 11b). El área de las frondas se distribuyó mayoritariamente entre los 20 y 80 cm², con algunos valores atípicos cercanos a 200 cm² (Fig. 11c).

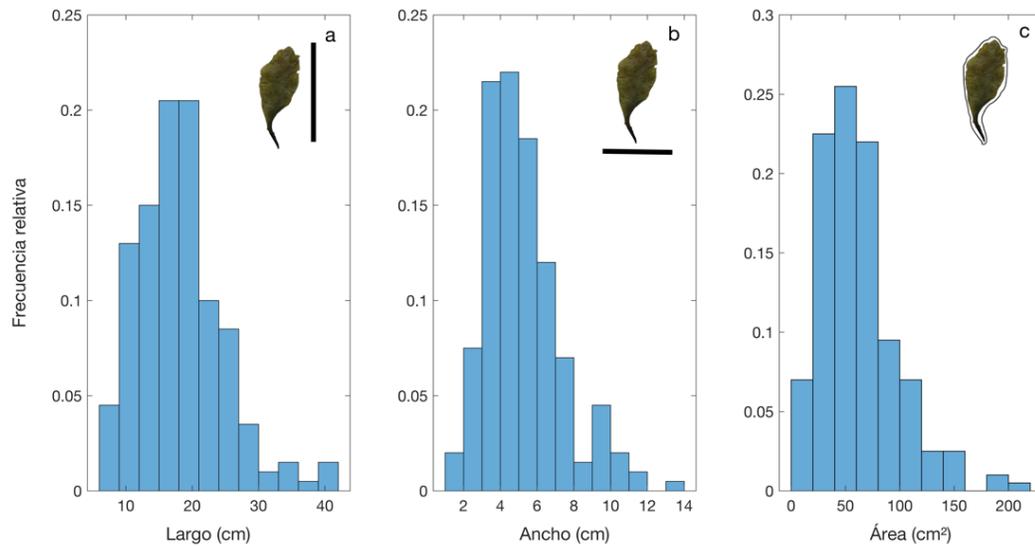


Figura 11.- (a) Histograma del largo de fronda en *Mazzaella laminarioides*, (b) Histograma del ancho de fronda en *M. laminarioides*, (c) Histograma del área de fronda en *M. laminarioides* en los 4 sitios de la zona de estudio donde esta especie resultó ser dominante.

En cuanto a las variaciones en la morfometría de *M. laminarioides* a través de los sitios de muestreo, se observó una distribución asimétrica del largo de la fronda en los sitios Pellines y Calan, con valores altos de hasta 40 cm, mientras que en Buchupureo y Curanipe la distribución del largo de la fronda fue más simétrica, con máximos bajo los 29 cm, y con valores centrales levemente inferiores a los otros dos sitios (Fig. 12a). En cuanto al ancho de las frondas se observó una clara tendencia hacia la disminución entre el sitio Buchupureo y sitio Pellines en el extremo norte de la zona de estudio (Fig. 12b). Una tendencia similar se observó para el área de las frondas, con láminas de mayor área están en los sitios Buchupureo y Calán, y menores tamaños en el sitio Pellines (Fig. 12c).

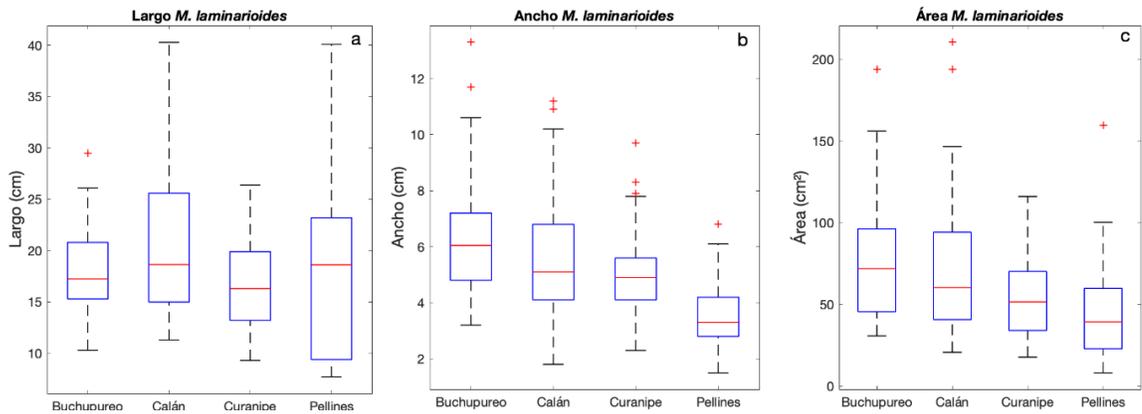


Figura 12.- Boxplots del largo (a), ancho (b) y área (c) de frondas de *Mazzaella laminarioides* en los 4 sitios de la zona de estudio donde esta especie resultó ser dominante. Líneas rojas al interior de las cajas representan la mediana y los símbolos rojos representan datos atípicos.

Variabilidad espacial en la morfometría de *Mazzaella laminarioides*

De la aplicación de la prueba ANOVA modificada de Brown-Forsythe, adecuada para casos en que hay normalidad pero no hay homocedasticidad, se obtuvo evidencia de diferencias significativas entre sitios en cuanto al largo de las frondas de *M. laminarioides* ($F_{3,147}=3.18$, $p=0.025$). Para el ancho de frondas, la prueba de Kruskal-Wallis también indicó diferencias significativas entre sitios ($H_3=55.52$, $p<0.0001$). En el caso del área de las frondas de *M. laminarioides*, la prueba ANOVA también indicó diferencias significativas entre localidades ($F_{3,192}=11.0$, $p<0.0001$). Los resultados de las pruebas *a posteriori* (Tukey) aplicadas para determinar entre qué sitios hubo diferencias significativas para cada una de las tres dimensiones medidas se muestran en la Figura 13.

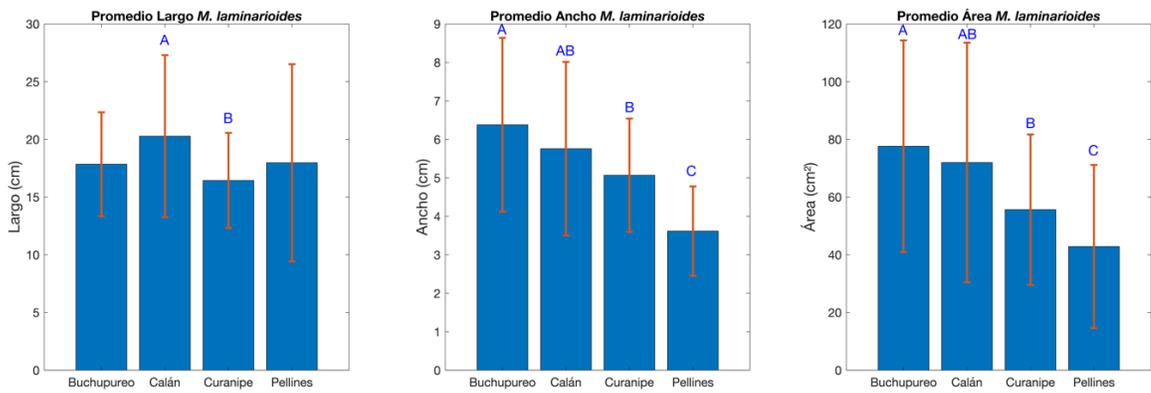


Figura 13.- Promedio y desviación estándar del largo, ancho y área de *M. laminarioides*. Letras diferentes indican la existencia de diferencias significativas entre los grupos comparados, letras iguales indican ausencia de diferencias significativas.

Fluorescencia in vivo en frondas de *Mazzaella laminarioides*

En cuanto a las mediciones de fluorescencia *in vivo* en láminas de *M. laminarioides* extraídas desde 3 de los 5 sitios, se observó que al no considerar la fase del ciclo de vida, la menor y mayor eficiencia fotoquímica (o fotosintética) máxima (F_v/F_m) correspondieron a los sitios Achira y Pellines, respectivamente (Fig. 14).

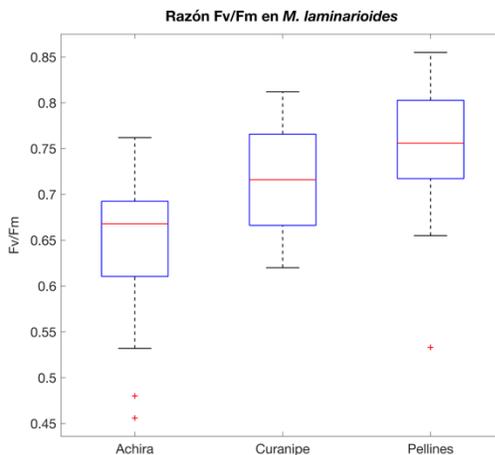


Figura 14.- Distribución de la razón fotosintética F_v/F_m en láminas de *M. laminarioides* en 3 sitios de la zona de estudio.

Por otro lado, al considerar la fase del ciclo de vida (i.e. gametofítica, esporofítica y carposporofítica) en la comparación de tasas fotosintéticas se observó que el sitio Pellines presenta la mayor eficiencia fotosintética para las 3 fases del ciclo de vida, pero principalmente en las fases gametofítica y esporofítica (Fig. 15). En Pellines y Curanipe los valores de Fv/Fm medidos en diferentes fases se mantuvieron dentro de un rango relativamente estrecho, mientras que para el sitio Achira se observó una tasa fotosintética sustancialmente menor en la fase esporofítica (Fig. 15). Al aplicar un ANOVA de 2 vías, con el sitio y fase del ciclo de vida como factores, se observó que ambos factores tienen un efecto significativo sobre la actividad fotosintética media, y que además existe una interacción significativa entre el factor sitio y la fase del ciclo de vida (Tabla 2).



Tabla 2.- Resultados de ANOVA de 2 vías para la comparación de Fv/Fm en frondas de *M. laminarioides* entre sitios de estudio (factor localidad) y fases del ciclo de vida (factor fase).

Fuente de variabilidad	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	F	p
Sitio	2	0.157	0.078	24.07	9.9*10 ⁻⁹
Fase	2	0.072	0.036	11.12	6.2*10 ⁻⁵
Sitio x Fase	4	0.039	0.010	2.99	0.024
Residual	72	0.234	0.003		
TOTAL	80	0.502			

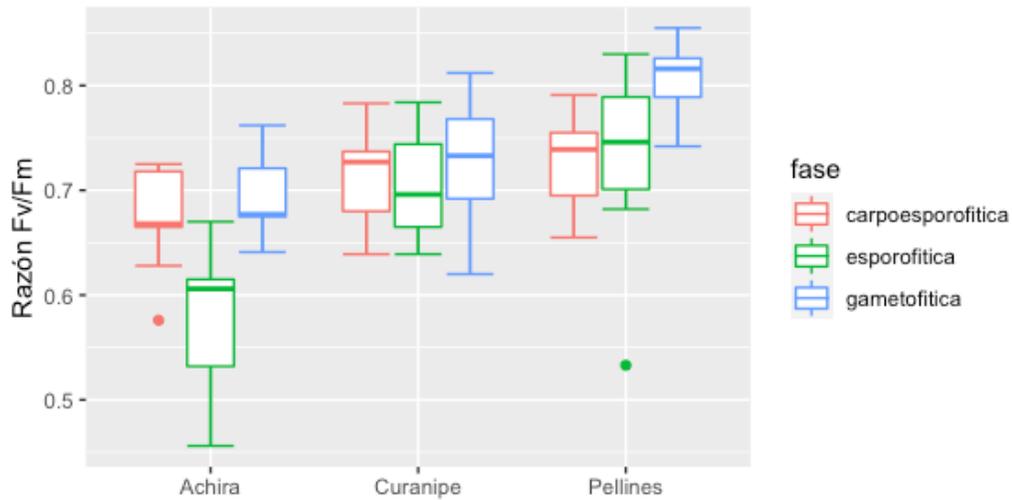


Figura 15.- Distribución de la razón Fv/Fm en láminas de *M. laminarioides* por sitio de estudio y fase de ciclo de vida.

Razón Carbono/Nitrógeno (C:N) en frondas de *Mazzaella laminarioides*

La razón C:N medida en las frondas extraídas desde los 4 sitios en que *M. laminarioides* era la especie dominante varió entre 9 y 19, mostrando una mayor variabilidad entre láminas y un valor medio más bajo en el sitio Pellines, y distribuciones más acotadas y con valores medios similares en los sitios Curanipe y Calan (Fig. 16). En el sitio Buchupureo se observó una distribución con asimetría negativa y valor medio levemente superior a las otras localidades (Fig. 16).

Un ANOVA de 1 vía aplicado a estos datos indicó que no hay diferencias significativas en la razón C:N entre localidades ($F_{3,16}=0.53$, $p=0.666$).

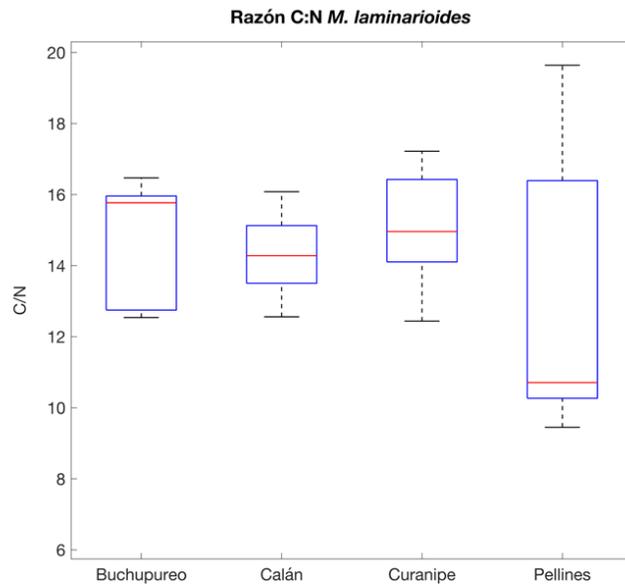


Figura 16.- Distribución de la razón C:N en láminas de *M. laminarioides* en 4 sitios de la zona de estudio.

Finalmente, en la tabla 3 se encuentran resumidos los resultados de variabilidad ambiental, biomasa, morfometría y condición fisiológica de *Mazzaella laminarioides* (en Achira, Buchupureo, Calan, Curanipe, Pellines) a través de los valores medios y sus respectivas desviaciones estándar.

Tabla 3.- Resumen de los resultados de variabilidad ambiental, biomasa, morfometría y condición fisiológica de *Mazzaella* por sitio de muestreo. Para cada variable, se indica el promedio (negro) y desviación estándar (gris).

	Localidad				
	Achira	Buchupureo	Calán	Curanipe	Pelines
Variabilidad ambiental					
Frecuencia de enfriamiento	0.17	0.21	0.28	0.44	0.31
	0.08	0.09	0.12	0.11	0.10
Altura significativa de olas (m)	2.57	2.66	1.96	1.70	2.04
	0.73	0.74	0.57	0.50	0.58
Dirección media de olas (grados)	236.3	233.4	242.5	246.7	241.3
	25.1	24.6	21.9	16.9	18.6
Biomasa y morfología algal					
Biomasa (g)	304.4	1006.8	692.5	508.4	225.9
	164.2	173.9	188.4	173.2	119.5
Largo de frondas (cm)	22.19	17.85	20.28	16.44	17.97
	9.31	4.50	7.02	4.12	8.55
Ancho de frondas (cm)	2.13	6.38	5.76	5.07	3.62
	0.73	2.26	2.26	1.47	1.16
Área de frondas (cm ²)	48.47	77.75	71.98	55.66	42.87
	29.24	36.68	41.51	26.06	28.30
Condición fisiológica					
Razón C:N en tejido algal	9.32	14.68	14.31	15.09	13.13
	1.16	1.85	1.29	1.80	4.28
Razón fotosintética (Fv/Fm)	0.65			0.72	0.75
	0.07			0.05	0.07

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio dan cuenta de que la biomasa, morfometría y condición fisiológica de *Mazzaella laminarioides* (caracterizada a través de fluorescencia *in vivo* y razón C:N en los tejidos del alga) cambian a través de los sitios, los que a su vez difieren en términos del grado de exposición tanto al oleaje como a la surgencia y, consecuentemente, perciben diferentes regímenes de nutrientes e hipoxia costera. Definitivamente, estas diferencias en las condiciones ambientales a través de los sitios pueden modificar la disponibilidad de nutrientes para las macroalgas, su fisiología y morfometría, además de la herbivoría como factor determinante de la biomasa observada.

Aunque la condición de hipoxia no se observó directamente, la variación espacial en la intensidad de la surgencia se considera como un indicador de diferencias en la intensidad de la hipoxia, dada la alta correlación existente entre ambas variables durante meses de verano en esta región. El efecto de esta variable sobre la condición y biomasa de macroalgas es parte de los factores considerados como importantes en la estructuración de las especies, comunidades y ecosistemas marinos en general.

Se utilizó la frecuencia de enfriamiento, evaluada a partir de datos satelitales de Temperatura Superficial del Mar, como un indicador del arribo de aguas de surgencia (frías, ricas en nutrientes y pobres en oxígeno) al borde costero. De este análisis se concluyó que algunos sitios exhiben una frecuencia de enfriamiento sustancialmente mayor, como es

el caso del sitio Curanipe, ubicado al centro de bahía Chanco. A partir de la estructura espacial de la frecuencia de enfriamiento, y considerando la hipótesis planteada en este trabajo, se esperaba que a mayor suministro de nutrientes hubiese un mayor crecimiento y mayor biomasa, basado en lo ya publicado para esta región y otras similares (Nielsen & Navarrete, 2004; Stewart et al., 2009; Tapia et al., 2014). Sin embargo, se observó que, de la totalidad de los sitios, la mayor biomasa de *M. laminarioides* se encontró en Buchupureo, ubicado en el extremo sur de la región estudiada. Las mejores condiciones fisiológicas en términos de tasa fotosintética y de razón C:N se encontraron en el sitio Pellines. Por otro lado, la morfometría de *M. laminarioides* varió ampliamente a través de los sitios, con frondas más largas y angostas en el extremo norte (Pellines) y más anchas y pequeñas en el extremo sur (Buchupureo). Estas diferencias en morfometría podrían deberse a variaciones en la exposición al oleaje, como se ha reportado para otras macroalgas costeras en regiones similares (e.g. Hepburn et al., 2007; Parker 1982; Fujita & Goldman 1985).

Según lo planteado en la hipótesis de este trabajo, se esperaba encontrar mayor biomasa y mejor condición fisiológica en sitios donde hay mayor influencia de la surgencia (Curanipe) dado el mayor suministro de nutrientes que esto implica. La discrepancia entre lo esperado y lo observado podría deberse a factores como la exposición al oleaje, que se ha reportado como una variable importante a considerar para la morfometría de las algas, o a condiciones de hipoxia y sus efectos sobre la fisiología de las algas, así como sobre la actividad de herbivoría por parte de peces e invertebrados. Es posible además que existan

diferencias espaciales en la biomasa debido a la extracción de esta alga como recurso, ya que es considerada de importancia comercial. Según SERNAPESCA (2021) en el año 2021 se registró un desembarque de 109 toneladas de esta alga para la VII región, de un total nacional de 2047 toneladas. Cabe mencionar además que el sitio Pellines fue el único sitio en que se observó la extracción de macroalgas por recolectores de orilla durante el muestreo. Sin embargo, se desconoce si dicha extracción era específicamente de *M. laminarioides*.

Los resultados de este trabajo indican que aún hay factores clave a considerar en futuros análisis para poder explicar los patrones observados. Por ejemplo, es necesario considerar más explícitamente la herbivoría y sus variaciones entre localidades con mayor o menor exposición a hipoxia. Además, es pertinente evaluar rangos óptimos de exposición de *M. laminarioides* a la influencia directa de la surgencia. Ya que, en estudios como el de Low & Micheli (2018) reportan que la biomasa de las algas es favorecida por la hipoxia, a través de una inhibición de la herbivoría, mientras que en Nielsen & Navarrete (2004) se plantea que las algas efímeras como *M. laminarioides* son más abundantes en zonas con menor intensidad de surgencia.

Por otro lado, estudios realizados en las últimas dos décadas y enfocados en la evaluación de praderas de algas Carragenófitas (como *M. laminarioides*) de la V, VI, y VIII región de Chile (proyectos FIP 2008-52 y FIP 2006-47), mostraron una diferencia en la morfometría de *Mazzaella laminarioides* entre localidades intervenidas y no intervenidas. Esto sustenta la incorporación de variables como la intervención humana

en futuros muestreos y experimentos, considerando su importancia comercial por los componentes λ y K-carragenano presentes en sus tejidos y que, son utilizados como estabilizante alimentario, espesante y gelificante.

Dentro de los objetivos de este trabajo de tesis, se planteó el monitoreo del crecimiento de frondas de *M. laminarioides*. Aunque dicho trabajo aún está en desarrollo, experimentos preliminares han indicado la necesidad de considerar y controlar el factor herbivoría ya que hubo sitios en donde las macroalgas monitoreadas fueron completamente consumidas entre visitas al experimento. Es por esto que se encuentra en preparación un nuevo experimento que contará con diferentes tratamientos para controlar la herbivoría y así poder separar los efectos bióticos y abióticos sobre el crecimiento y la biomasa de *M. laminarioides* entre zonas con diferente exposición a la influencia de la surgencia costera.

El presente trabajo de tesis contribuye al conocimiento de una sección de la costa de Chile central poco estudiada, particularmente en relación con las características oceanográficas en aguas costeras y su influencia sobre condiciones biológicas y químicas. Además, representa un avance hacia una mejor comprensión de cómo el océano costero y los ecosistemas que alberga evolucionarán durante las próximas décadas respecto a temas tan relevantes como la intensificación de la surgencia y la desoxigenación de la columna de agua. Como se ha señalado a lo largo de este escrito, la desoxigenación del océano es un factor relevante a

considerar ya que es una de las grandes problemáticas que enfrentaremos como consecuencias del cambio climático.

Finalmente, la caracterización de las interacciones físico-biológicas que estructuran comunidades costeras en esta zona trae posibilidades de abrir nuevas interrogantes en relación con el uso de habitats y recursos marinos, así como con iniciativas para la conservación del ecosistema y la biodiversidad.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alteri, A., Nelson, H., & Gedan, K. (2019). The significance of ocean deoxygenation for tropical ecosystems - corals, seagrasses and mangroves. *In Ocean deoxygenation: everyone's problem. Causes, impacts, consequences and solutions*. IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/iucn.ch.2019.13.en>
- Altieri, A. H., Harrison, S. B., Seemann, J., Collin, R., Diaz, R. J., & Knowlton, N. (2017). Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*, 3660–3665. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621517114>
- Altieri, A. H., Johnson, M. D., Swaminathan, S. D., Nelson, H. R., & Gedan, K. B. (2021). Resilience of Tropical Ecosystems to Ocean Deoxygenation. *Trends in Ecology and Evolution*, *36*, 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.11.003>
- Artigaud, S., Lacroix, C., Pichereau, V., & Flye-Sainte-Marie, J. (2014). Respiratory response to combined heat and hypoxia in the marine bivalves *Pecten maximus* and *Mytilus* spp. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A: Molecular and Integrative Physiology*, *175*, 135–140. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.06.005>
- Bakun, A. (1990). Global Climate Change and Intensification of Coastal Ocean Upwelling. *Science*, *247*, 198–201.
- Barth, J. A., Menge, B. A., Lubchenco, J., Chan, F., Bane, J. M., Kirincich, A. R., Mcmanus, M. A., Nielsen, K. J., Pierce, S. D., & Washburn, L. (2007). Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*, 3719–3724.
- Benavides, A. G., Cancino, J. M., & Ojeda, F. P. (1994). Ontogenetic change in the diet of *Aplodactylus punctatus*. *Functional Ecology*, *8*, 46–51. <https://doi.org/10.1007/BF00699213>
- Booth, J. A. T., Woodson, C. B., Sutula, M., Micheli, F., Weisberg, S. B., Bograd, S. J., Steele, A., Schoen, J., & Crowder, L. B. (2014). Patterns and potential drivers of declining oxygen content along the southern

California coast. *Limnology and Oceanography*, 59, 1127–1138.
<https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.4.1127>

- Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G. S., Limburg, K. E., Montes, I., Naqvi, S. W. A., Pitcher, G. C., Rabalais, N. N., Roman, M. R., Rose, K. A., Seibel, B. A., ... Zhang, J. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359, 1–11. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Cancino, J., & Santelices, B. (1984). Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 57, 23–33.
- Carr, M. E., & Kearns, E. J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50, 3199–3221.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.07.015>
- Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83, 80–96.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Cline, J. D., & Richards, F. A. (1972). Oxygen deficient conditions and nitrate reduction in the eastern tropical north Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 17, 885–900.
- Codispoti, L.A., Brandes J.A., Christensen, J.P., Devol A.H., Naqvi S.W.A., Paerl H.W., & Yoshinari, T. (2001). The oceanic fixed nitrogen and nitrous oxide budgets: Moving targets as we enter the anthropocene. *Scientia Marina*, 65,85–105.
- Crowder, L. B., Ng, C. A., Frawley, T., & Low, N. H. N. (2019). The significance of ocean deoxygenation for kelp and other macroalgae / 8.3. Laffoley, D. & Baxter, J.M. (ed). *Ocean deoxygenation: Everyone's problem - Causes, impacts, consequences, and solutions*. 309-322.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.13.en>
- Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., & Ulloa, O. (2000). Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 41–49.

- Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Pörtner, H. O., & Huey, R. B. (2015). Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. *Science*, 348, 1132–1135.
- Diaz, R. J. (2001). Overview of Hypoxia around the World. *Journal of Environmental Quality*, 30, 275–281.
<https://doi.org/10.2134/jeq2001.302275x>
- Diaz, R., & Rosenberg, R. (1995). Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 33, 245–303.
- Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H. O., & Gilbert, D. (2010). Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences*, 7, 1669–1699.
<https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>
- Escribano, R., Hidalgo, P., Fuentes, M., & Donoso, K. (2012). Zooplankton time series in the coastal zone off Chile: Variation in upwelling and responses of the copepod community. *Progress in Oceanography*, 97–100, 174–186. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.006>
- Falvey, M., & Garreaud, R. D. (2009). Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the southeast Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979-2006). *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 114, 1-16.
<https://doi.org/10.1029/2008JD010519>
- Fennel, K., & Testa, J. M. (2018). Biogeochemical controls on coastal hypoxia. *Annual Review of Marine Science*, 11, 1–26.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318>
- Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., & Lange, C. (2009). Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56, 992–1003.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.001>
- Fujita R. M., Goldman JC. (1985) Nutrient flux and growth of the red alga *Gracilaria tikvahiae* McLachlan (Rhodophyta). *Bot Mar* 28,265–268.

- Gao, K., & Campbell, D. A. (2014). Photophysiological responses of marine diatoms to elevated CO₂ and decreased pH: A review. *Functional Plant Biology*, *41*, 449–459. <https://doi.org/10.1071/FP13247>
- García-Reyes, M., Sydemann, W. J., Schoeman, D. S., Rykaczewski, R. R., Black, B. A., Smit, A. J., & Bograd, S. J. (2015). Under pressure: climate change, upwelling, and Eastern Boundary upwelling ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, *2*, 1–10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00109>
- Gilbert, D., Rabalais, N. N., Díaz, R. J., & Zhang, J. (2010). Evidence for greater oxygen decline rates in the coastal ocean than in the open ocean. *Biogeosciences*, *7*, 2283–2296. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2283-2010>
- Grantham, B. A., Chan, F. T., Nielsen, K. J., Fox, D. S., Barth, J. A., Huyer, A., Lubchenco, J., & Menge, B. A. (2004). Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature*, *429*, 749–754. <https://doi.org/10.1038/nature02605>
- Gregg, W. W., & Rousseaux, C. S. (2019). Global ocean primary production trends in the modern ocean color satellite record (1998-2015). *Environmental Research Letters*, *14*, 1-9. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4667>
- Gruber, N. (2004). The Dynamics of the Marine Nitrogen Cycle and its Influence on Atmospheric CO₂ Variations. *The Ocean Carbon Cycle and Climate*, 97–148. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2087-2_4
- Gunther, E. R. (1936). Variations in Behaviour of the Peru Coastal Current: With an Historical Introduction. In *Source: The Geographical Journal* *88*, 37-61.
- Hepburn, C. D., Holborow, J. D., Wing, S. R., Frew, R. D., & Hurd, C. L. (2007). Exposure to waves enhances the growth rate and nitrogen status of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Ecology Progress Series*, *339*, 99–108.
- Hernández-Miranda, E., Veas, R., Labra, F. A., Salamanca, M., & Quiñones, R. A. (2012). Response of the epibenthic macrofaunal community to a strong upwelling-driven hypoxic event in a shallow bay of the southern Humboldt Current System. *Marine Environmental Research*, *79*, 16–28. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.04.004>

- Hondolero, D., & Edwards, M. S. (2017). Changes in ecosystem engineers: the effects of kelp forest type on currents and benthic assemblages in Kachemak Bay, Alaska. *Marine Biology*, *164*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3111-3>
- Hormazabal, S., Shaffer, G., Letelier, J., & Ulloa, O. (2001). Local and remote forcing of sea surface temperature in the coastal upwelling system off Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *106*, 16657–16671. <https://doi.org/10.1029/2001jc900008>
- Iles, A. C., Gouhier, T. C., Menge, B. A., Stewart, J. S., Haupt, A. J., & Lynch, M. C. (2012). Climate-driven trends and ecological implications of event-scale upwelling in the California Current System. *Global Change Biology*, *18*, 783–796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02567.x>
- Informe Final FIP 2006-47 (2008). Evaluación de praderas de algas carragenofitas en el litoral de la VIII y estrategias de sustentabilidad.
- Informe Final FIP 2008-52 (2011). Evaluación de praderas y proposición de estrategias de sustentabilidad de algas carragenófitas en la V y VI Regiones.
- Jacob, B. G., Tapia, F. J., Quiñones, R. A., Montes, R., Sobarzo, M., Schneider, W., Daneri, G., Morales, C. E., Montero, P., & González, H. E. (2018). Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Progress in Oceanography*, *168*, 196–209. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.10.001>
- Ji, Y., & Gao, K. (2021). Effects of climate change factors on marine macroalgae: A review. *Advances in Marine Biology*, *88*, 91–136. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2020.11.001>
- Jones, C. O., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Ecosystem Management*, *69*, 373–386.
- Kämpf, J., & Chapman, P. (2016). The Functioning of Coastal Upwelling Systems. In *Upwelling Systems of the World*, 31–65. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42524-5_2

- Keeling, R. F., Körtzinger, A., & Gruber, N. (2010). Ocean deoxygenation in a warming world. *Annual Review of Marine Science*, 2, 199–229.
<https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163855>
- Kim, T. W., Barry, J. P., & Micheli, F. (2013). The effects of intermittent exposure to low-pH and low-oxygen conditions on survival and growth of juvenile red abalone. *Biogeosciences*, 10, 7255–7262.
<https://doi.org/10.5194/bg-10-7255-2013>
- Krumhansl, K. A., Okamoto, D. K., Rassweiler, A., Novak, M., Bolton, J. J., Cavanaugh, K. C., Connell, S. D., Johnson, C. R., Konar, B., Ling, S. D., Micheli, F., Norderhaug, K. M., Pérez-Matus, A., Sousa-Pinto, I., Reed, D. C., Salomon, A. K., Shears, N. T., Wernberg, T., Anderson, R. J., ... Byrnes, J. E. K. (2016). Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 13785–13790.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113>
- Lagos, N. A., Tapia, F. J., Navarrete, S. A., & Castilla, J. C. (2007). Spatial synchrony in the recruitment of intertidal invertebrates along the coast of central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 29–39.
<https://doi.org/10.3354/meps07105>
- Levin, L. A. (2018). Manifestation, Drivers, and Emergence of Open Ocean Deoxygenation. *Annual Review of Marine Science*, 10, 229–260.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916>
- Levin, L. A., Ekau, W., Gooday, A. J., Jorissen, F., Middelburg, J. J., Naqvi, S. W. A., Neira, C., Rabalais, N. N., & Zhang, J. (2009). Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences*, 6, 2063–2098.
- Low, N. H. N., & Micheli, F. (2018). Lethal and functional thresholds of hypoxia in two key benthic grazers. *Marine Ecology Progress Series*, 594, 165–173. <https://doi.org/10.3354/meps12558>
- Luyten, Pedlosky, & Stommel. (1983). The ventilated thermocline. *Journal of Physical Oceanography*, 13, 292–309.
- Maßmig, M., Lüdke, J., Krahnemann, G., & Engel, A. (2020). Bacterial degradation activity in the eastern tropical South Pacific oxygen minimum zone. *Biogeosciences*, 17, 215–230.
<https://doi.org/10.5194/bg-17-215-2020>

- Menge, B. A., & Menge, D. N. L. (2013). Dynamics of coastal meta-ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. *Ecological Monographs*, 83, 283–310.
- Navarrete, S. A., Wieters, E. A., Broitman, B. R., & Castilla, J. C. (2005). Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 18046–18051.
- Nielsen, K. J., & Navarrete, S. A. (2004). Mesoscale regulation comes from the bottom-up: Intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters*, 7, 31–41. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00542.x>
- Otaíza, R.D. y J. Cáceres, 2015. Manual de una técnica para el repoblamiento de la luga corta, *Mazzaella laminarioides* (Bory) Fredericq (Rhodophyta, Gigartinales), en roqueríos intermareales, Región del Biobío. *Proyecto FONDEF-HUAM AQ12I0004*. pp.40.
- Parker, H. S. (1982). Effects of simulated current on the growth rate and nitrogen metabolism of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta). *Marine Biology*, 69(2), 137-145.
- Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V., & Farías, L. (2006). Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Chile. *Geophysical Research Letters*, 33. <https://doi.org/10.1029/2006GL026801>
- Pizarro, M. (2021). Variabilidad estacional del transporte de la corriente subsuperficial de Perú-Chile y su relación con el oxígeno disuelto frente a la zona central de Chile (30°-38°S). Tesis Doctoral Universidad de Concepción. pp.115.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., & Wiseman, W. J. (2001). Hypoxia in the Gulf of Mexico. *Journal of Environmental Quality*, 30, 320–329. <https://doi.org/10.2134/jeq2001.302320x>
- Ramirez, M. E., García-Huidobro, M. R., & Orellana, N. (2008). Flora Marina Bentónica de Caleta Quintay (Región de Valparaíso), Litoral Central de Chile. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural*, 57, 9–19.

- Raven, J. A., & Hurd, C. L. (2012). Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynthesis Research*, 113, 105–125.
<https://doi.org/10.1007/s11120-012-9768-z>
- Rykaczewski, R. R., Checkley, D. M. (2008). Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1965–1970.
- Sánchez-Velasco, L., Godínez, V. M., Ruvalcaba-Aroche, E. D., Márquez-Artavia, A., Beier, E., Barton, E. D., & Jiménez-Rosenberg, S. P. A. (2019). Larval Fish Habitats and Deoxygenation in the Northern Limit of the Oxygen Minimum Zone off Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 124, 9690–9705.
<https://doi.org/10.1029/2019JC015414>
- Schneider, W., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., & Escribano, R. (2017). Water-column cooling and sea surface salinity increase in the upwelling region off central-south Chile driven by a poleward displacement of the South Pacific High. *Progress in Oceanography*, 151, 38–48.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.11.004>
- Sernapesca (2021) Anuario Estadístico de Pesca. Servicio Nacional de Pesca.
- Silva, N., Rojas, N., & Fedele, A. (2009). Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56, 1004–1020. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.013>
- Smith. (1981). Marine Macrophytes as a Global Carbon Sink. *Science*, 211, 838–840. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177245.003>
- Stewart, H. L., Fram, J. P., Reed, D. C., Williams, S. L., Brzezinski, M. A., MacIntyre, S., & Gaylord, B. (2009). Differences in growth, morphology and tissue carbon and nitrogen of *Macrocystis pyrifera* within and at the outer edge of a giant kelp forest in California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 375, 101–112.
<https://doi.org/10.3354/meps07752>
- Strub, P., & Mesías, J. (1998): Coastal Ocean circulation off western south america coastal segment, in: College of Oceanic and Atmospheric Sciences, 11, 273–313.

- Tapia, F. J., Largier, J. L., Castillo, M., Wieters, E. A., & Navarrete, S. A. (2014). Latitudinal discontinuity in thermal conditions along the nearshore of central-northern Chile. *PLoS ONE*, *9*.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110841>
- Thiel, M., Macaya, E. C., Acuña, E., Arntz, W. E., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P. A., Carlos Castilla, J., Castro, L. R., Cortés, M., Dumont, C. P., Escribano, R., Fernandez, M., Gajardo, J. A., Gaymer, C. F., Gomez, I., González, A. E., González, H. E., Haye, P. A., ... Alonso Vega, J. (2007). The Humboldt current system of northern and central Chile. *Oceanography and Marine Biology*, *45*, 195-344.
- Thomas, A. C., Blanco, J. L., Carr, M. E., Strub, P. T., & Osses, J. (2001). Satellite-measured chlorophyll and temperature variability off northern Chile during the 1996-1998 La Niña and El Niño. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *106*, 899–915.
<https://doi.org/10.1029/1999JC000052>
- Thomas, P., & Saydur Rahman, M. (2011). Extensive reproductive disruption, ovarian masculinization and aromatase suppression in Atlantic croaker in the northern Gulf of Mexico hypoxic zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*, 28–38.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0529>
- Toggweiler, J. R., Dixon, K., & Broecker, W. S. (1991). The Peru upwelling and the ventilation of the south Pacific thermocline. *Journal of Geophysical Research*, *96*, 20467- 20497.
<https://doi.org/10.1029/91jc02063>
- UICN. (2004). *Ocean deoxygenation: everyone's problem. Causes, impacts, consequences and solutions*. IUCN, International Union for Conservation of Nature.
- Vaquer-Sunyer, R., & Duarte, C. M. (2008). Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*, 15452–15457.
- Wang, D., Gouhier, T. C., Menge, B. A., & Ganguly, A. R. (2015). Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change. *Nature*, *518*, 390–394.
<https://doi.org/10.1038/nature14235>

- Wishner, K. F., Seibel, B., & Outram, D. (2020). Ocean deoxygenation and copepods: Coping with oxygen minimum zone variability. *Biogeosciences*, *17*, 2315–2339. <https://doi.org/10.5194/bg-17-2315-2020>
- Wyrski, K. (1962). The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*, *9*, 11–23. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(62\)90243-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(62)90243-7)
- Yoshida, & Han-Lee. (1957). A theory of upwelling of large horizontal extent. *Journal of Marine Research*, *16*, 40–54.

