

Dinámica metacomunitaria de la macrofauna bentónica de fondos blandos de la zona costera del Golfo de Arauco

Benthic macrofaunal metacommunity dynamics in the soft bottom coastal zone of Gulf of Arauco

Eduardo Hernández-Miranda^{1,2,3,*}, Rodrigo Veas³, Patricio Torres-Ramírez^{4,5}, M. Cristina Krautz³, Aldo Hernández⁶, Cristian Chandía^{1,7} & Marco Salamanca^{1,7}

¹Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

²Centro Interdisciplinario para la Investigación Acuicola (INCAR), Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

³Laboratorio de Investigación en Ecosistemas Acuáticos (LIInEA), Concepción, Chile.

⁴Programa de Doctorado en Ciencias Mención en Biodiversidad y Biorecursos, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile.

⁵Centro Regional de Estudios Ambientales (CREA), Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile.

⁶Centro de Investigación en Recursos Naturales HOLON SpA, Concepción, Chile.

⁷Laboratorio de Oceanografía Química (LOQ), Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

*Corresponding author: eduhernandez@udec.cl

RESUMEN

El Golfo de Arauco es la bahía de mayor tamaño y más productiva en Chile centro-Sur. Durante octubre 2021, enero y agosto 2022 se estudió la macrofauna bentónica sublitoral costera de fondos blandos, abarcando desde el río Biobío hasta Punta Lavapié. Se identificó 118 taxones para los tres períodos en 21 sitios de muestreo. El grupo más abundante fue Polychaeta, cuyas especies más importantes fueron *Mediomastus branchiferus*, *Prionospio peruana*, *Aricidea pigmentata*, *Owenia* sp. y *Paraprionospio pinnata*. El análisis multivariado encontró diferencias significativas entre los tres períodos estudiados. Se identificaron 5 agrupaciones espaciales en primavera, 3 en verano y 8 en invierno. En primavera dominaron *P. peruana*, *Goniada uncinigera* y *Heterophoxus* sp., en verano *P. pinnata*, *Diopatra chilensis* y *Cancer plebejus* y, en invierno *M. branchiferus*, *A. pigmentata* y *P. peruana*. *Owenia* sp. y *P. pinnata* estuvieron presentes en todos los sitios de muestreo en los tres períodos. Las zonas Norte y Sur del Golfo de Arauco son más similares entre sí, en tanto que la zona centro-Norte, presentó sub-ensambles taxonómicos disímiles para cada período de muestreo. Los sitios de muestreo se asociaron a las variables potencial Redox, carbono orgánico total y tamaño medio del grano de los sedimentos. Se propone que los cambios temporales en la estructura comunitaria multivariada, la presencia de especies muy abundantes, raras y de mayor presencia espacial en el Golfo de Arauco pueden ser explicadas bajo una aproximación metacomunitaria integrada considerando los mecanismos de dinámica de parches, selección de especies, efecto de masas, y neutral.

Palabras clave: comunidades bentónicas, conectividad, dispersión, diversidad, sistema corriente de Humboldt.

ABSTRACT

The Gulf of Arauco is the most productive and largest bay in central-south Chile. Soft bottom sublittoral coastal benthic macrofauna was studied in October 2021, January and August 2022, spanning from the Biobío River to Punta Lavapié. 118 taxons were identified for the three periods at the 21 sampling sites. The most abundant group was Polychaeta, with its most important species being *Mediomastus branchiferus*, *Prionospio peruana*, *Aricidea pigmentata*, *Owenia* sp., and *Paraprionospio pinnata*. Multivariate

analysis found significant differences between the three studied periods. 5 spatial assemblages were identified in spring, 3 in summer, and 8 in winter. *P. peruana*, *Goniada uncinigera*, and *Heterophoxus* sp. were the most abundant taxons in spring; *P. pinnata*, *Diopatra chilensis*, and *Cancer plebejus* in summer; and *M. branchiferus*, *A. pigmentata*, and *P. peruana* in winter. *Owenia* sp. and *P. pinnata* were present at all sampling sites in the three periods. The northern and southern zones of the Gulf of Arauco showed greater similarities in relation to the central-northern zone, which also exhibited dissimilar taxonomic sub-assemblages for each sampling period. The study sites were associated according to Redox potential, total organic carbon, and sediment grain size variables. Temporal changes in multivariate community structure, the presence of very abundant, rare, and spatially widespread species in the Gulf of Arauco can be explained from an integrated metacommunity approach under the mechanisms of patch dynamics, species sorting, mass effects, and neutral.

Keywords: benthic communities, connectivity, dispersion, diversity, Humboldt current system.

INTRODUCCIÓN

El Golfo de Arauco (GA) es la mayor bahía de la región del Biobío y corresponde al cuerpo de agua semi-cerrado más importante de Chile central. Tiene orientación Norte-Sur, con la Isla Santa María ubicada al Oeste, entre las aguas del Golfo y las de la plataforma continental. La mayor de sus entradas mira hacia el Norte, y una entrada de menor extensión al Oeste, limitada por Punta Lavapié y el extremo Sur de Isla Santa María. El GA es un importante centro de desove y retención de larvas de especies pelágicas comerciales y no comerciales (Castro *et al.* 2007; Landaeta & Castro 2006; Yannicelli *et al.* 2006), y además en él se han registrado los valores más altos de producción primaria para aguas chilenas (Daneri *et al.* 2000), lo que se explica ya que forma parte de un área de surgencias del Sistema Corriente de Humboldt (SCH), uno de los más productivos del planeta (Henríquez *et al.* 2007; Montero *et al.* 2007; Iriarte *et al.* 2012; Kämpf & Chapman 2016; Jacob *et al.* 2018; Testa *et al.* 2018). Esta alta producción primaria en la columna de agua implica un alto aporte de carbono orgánico a los sedimentos (Fossing *et al.* 1995; Gutiérrez *et al.* 2000). Además, el ingreso de materia orgánica a la columna de agua también estaría asociado a la descarga del río Biobío (Vargas *et al.* 2013; Vergara *et al.* 2023), ubicado en su cabecera Norte. Estacionalmente el GA es influenciado por al menos dos factores de potencial importancia para la fauna bentónica. En primer lugar, la surgencia estacional, principalmente durante primavera-verano, que en Chile centro-Sur resulta en el ascenso de aguas bajas en oxígeno disuelto, más salinas y altas en nutrientes sobre la plataforma continental, ingresando al GA (Sobarzo

et al. 2001; Valle-Levinson *et al.* 2003) e incluso otras bahías someras cercanas (Hernández-Miranda *et al.* 2017). En segundo lugar, con una frecuencia también estacional, la descarga de ríos y precipitaciones durante invierno (Sobarzo *et al.* 2007), las que producen una capa superficial de agua de menor salinidad y alta turbidez, la cual se extiende a lo largo de la costa incluyendo el GA (Saldías *et al.* 2016). Estos factores, de variabilidad inter-anual, interactúan con anomalías climáticas de baja frecuencia, que pueden contribuir a modular la dinámica oceanográfica de la zona costera de Chile Central (Shaffer *et al.* 1999) y la variabilidad ecológica en las comunidades del GA (e.g. El Niño Southern Oscillation (ENSO) sobre comunidades planctónicas del GA, Krautz *et al.* 2017).

No obstante, la importancia del GA en términos del uso del borde costero, el conocimiento del sistema sublitoral y de su biodiversidad, entre ellas las comunidades bentónicas de fondos blandos, no es actualizado (Carrasco & Gallardo, 1983). Estos organismos desempeñan un papel crucial en la estructuración y función de los ecosistemas costeros, participando en procesos biogeoquímicos clave como la descomposición de la materia orgánica, la bioperturbación del sedimento y la transferencia de energía en las tramas tróficas (Thrush *et al.* 2021). En particular, el bentos sublitoral de fondos blandos, ubicado a lo largo de la plataforma continental de las regiones del Biobío y Ñuble, en la zona centro-Sur del SCH, ha sido descrito como un ambiente de baja diversidad, dominado en gran medida por poliquetos adaptados a vivir en ambientes hipóxicos, lo que estaría determinado por la alta concentración de materia orgánica presente en los sedimentos y la baja concentración de oxígeno disuelto de

régimen estacional (Carrasco *et al.* 1999; Gutiérrez *et al.* 2000). Sin embargo, Veas *et al.* (2012), estudiando una serie temporal de la macrofauna bentónica de fondos blandos que habita tanto la plataforma continental como la zona costera entre Cobquecura y Coliumo (50 a 100 km al norte del GA), encontraron que la baja riqueza y diversidad permanente que había sido descrita tanto en el área de estudio como en otras zonas de mínima de oxígeno (ZMO) alrededor del planeta (Levin 2003), no era tal en los sitios más cercanos a la costa, siendo los taxones dominantes aquellos tolerantes a bajas concentraciones de oxígeno disuelto y comunes de la plataforma continental más lejana. Esto podría ser explicado por la intrusión estacional recurrente hacia la zona costera de aguas provenientes de la ZMO del Pacífico Sur Oriental, lo que, por una parte, afectaría el recambio de especies raras o bajas en abundancia, las que probablemente son poco tolerantes a bajos niveles de oxígeno disuelto, permitiendo por otro lado, que las especies más adaptadas a estas condiciones sean las dominantes (Veas *et al.* 2012). Otros organismos de la macrofauna bentónica de fondos blandos presentes en esta zona del SCH, pero en menor abundancia, son los crustáceos decápodos, anfípodos, gasterópodos, bivalvos, equinodermos, entre otros (Hernández-Miranda *et al.* 2012; Veas *et al.* 2012), grupos de taxones que en su conjunto han permitido definir el estatus ecológico de algunas áreas de la zona costera del GA (Hernández-Miranda *et al.* 2021a, b; Torres-Ramírez *et al.* 2024).

Es esperable que la presencia desde especies dominantes en sus abundancias poblacionales hasta raras y su relación con las condiciones particulares del hábitat bentónico genere ensambles o agrupaciones taxonómicas heterogéneas en el espacio y con una alta variabilidad temporal, principalmente estacional. Así, los conjuntos comunitarios pueden modificarse en el tiempo y el espacio por diversos factores ecológicos/biológicos y ambientales que afectan diferencialmente a cada una de las especies que los conforman, entre ellos: competencia, depredación, períodos de reproducción, dispersión, perturbaciones naturales y antropogénicas, entre otros. Por otro lado, las características particulares del hábitat juegan un rol basal, generando las condiciones físico-químicas para la sobrevivencia de cada una de las especies que co-existen en una comunidad determinada. Desde el punto de vista ecológico una comunidad puede ser definida como una colección de especies ocupando una localidad, área o hábitat particular (Holyoak *et al.* 2005), mientras que una metacomunidad puede ser definida como un set de comunidades locales inter conectadas por dispersión (Hanski & Gilpin 1991; Wilson 1992). Actualmente, la teoría metacomunitaria (Leibold & Chase 2017) plantea cuatro mecanismos/modelos que podrían explicar la estructuración

y organización de los ensambles/agrupaciones comunitarias en el tiempo y el espacio, siendo definidos como: Dinámica de Parches (*patch-dynamics*), Selección de Especies (*Species Sorting*), Efecto de Masas (*Mass-Effects*) y Neutral (*Neutral Theory*) (ver además, Mouquet & Loreau 2003; Leibold *et al.* 2004; Logue *et al.* 2011; Borthagaray *et al.* 2015). El modelo de Dinámica de Parches, considera una serie de hábitats con condiciones ambientales homogéneas, en donde la presencia de las especies en un parche/hábitat resultará del *trade-off* entre los procesos de colonización y competencia entre las diferentes especies que conforman la comunidad. El modelo de Selección de Especies, se refiere a la presencia de diversos hábitats con diferentes condiciones ambientales que interactúan con las propiedades particulares de nicho de cada una de las especies, determinando la presencia y abundancia de ellas en cada parche/hábitat. El Efecto de Masas considera también la presencia de diversos parches/hábitat con diferentes condiciones ambientales, pero incorpora además la presencia de hábitat fuentes y sumideros (*sensu* Hanski & Gilpin 1991) para cada una de las especies de la comunidad. El modelo Neutral, finalmente, propone que no existen diferencias en el *fitness* de las especies que conforman la comunidad, ni tampoco de sus nichos, y que la configuración comunitaria resultante estaría relacionada a la estocasticidad demográfica de cada especie (Leibold & Chase 2017). Probablemente los ensambles o agrupaciones comunitarias resultantes en un parche/hábitat responderán a un efecto conjunto o proporcional de cada uno de estos mecanismos/modelos y a la respuesta particular de cada una de las especies. Su interacción podría, finalmente, influir en la emergencia de patrones espacio-temporales de los ensambles y de la estructura comunitaria a distintas escalas. Patrones, por lo demás, muy poco estudiados en comunidades de ecosistemas marinos (Datry *et al.* 2016; Grainger & Gilbert 2016; Leibold & Chase 2017; Mullineaux *et al.* 2018).

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la composición y abundancia de la macrofauna bentónica sublitoral de fondos blandos que habita la zona costera del GA, durante tres periodos oceanográficos contrastantes, abarcando las estaciones de primavera, verano e invierno. Hasta ahora no hay información en artículos científicos sobre los cambios en la estructura comunitaria de la macrofauna bentónica de fondos blandos del GA en función del espacio y el tiempo en toda su extensión, ni cuales podrían ser los procesos y mecanismos ecológicos subyacentes a su estructuración. La premisa de este estudio es que existe una variabilidad temporal y disimilitud espacial de los ensambles o agrupaciones taxonómicas entre los períodos estacionales de observación. Subyacente a estos patrones, los procesos ecológicos metacomunitarios de Dinámica de Parches,

Selección de Especies, Efecto de Masas y Neutral, para un hábitat ambientalmente muy heterogéneo y diverso jugarían un rol central en su estructuración.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y MUESTREO

Se llevaron a cabo tres cruceros a lo largo de la costa del GA entre Punta Lavapié (al Sur) y frente al Río Biobío (en el Norte) en octubre 2021 (primavera), enero 2022 (verano) y agosto 2022 (invierno), caracterizando 21 sitios de muestreo cubriendo una distancia aproximada de 80 km (Figura 1). Las muestras de macrofauna bentónica fueron obtenidas mediante una draga van Veen, con un área de mascada de 0.1 m². En cada sitio se recolectaron un total de 2 réplicas. Estas fueron lavadas utilizando un tamiz de 500 µm, para posteriormente ser preservadas en formaldehído en agua

de mar al 10% o etanol 95%, etiquetadas y almacenadas para su revisión en laboratorio. En laboratorio las muestras previo a su análisis fueron nuevamente lavadas en un tamiz de 500 µm. Para facilitar la visualización y separación de la macrofauna presente, se agregó una solución de Rosa de Bengala, identificando a los individuos hasta el nivel de mayor resolución taxonómica posible con la ayuda de literatura especializada (e.g. Retamal 1973, 1981; Fauchald 1977; Rozbaczylo 1985; Osorio & Reid 2004; San Martín *et al.* 2017, Díaz-Díaz *et al.* 2019, Rozbaczylo & Díaz-Díaz 2019, entre otras.) y su taxonomía fue verificada también en World Register of Marine Species (<https://www.marinespecies.org>). La identificación de los organismos fue realizada utilizando un estéreo microscopio Zeiss modelo Stemi 2000-C y en el caso de tener que examinar estructuras más pequeñas (e.g. mandíbulas de poliquetos), se utilizó un microscopio Zeiss modelo Axiolab 5. Adicionalmente, en cada sitio se recolectaron muestras de sedimento para determinar en el

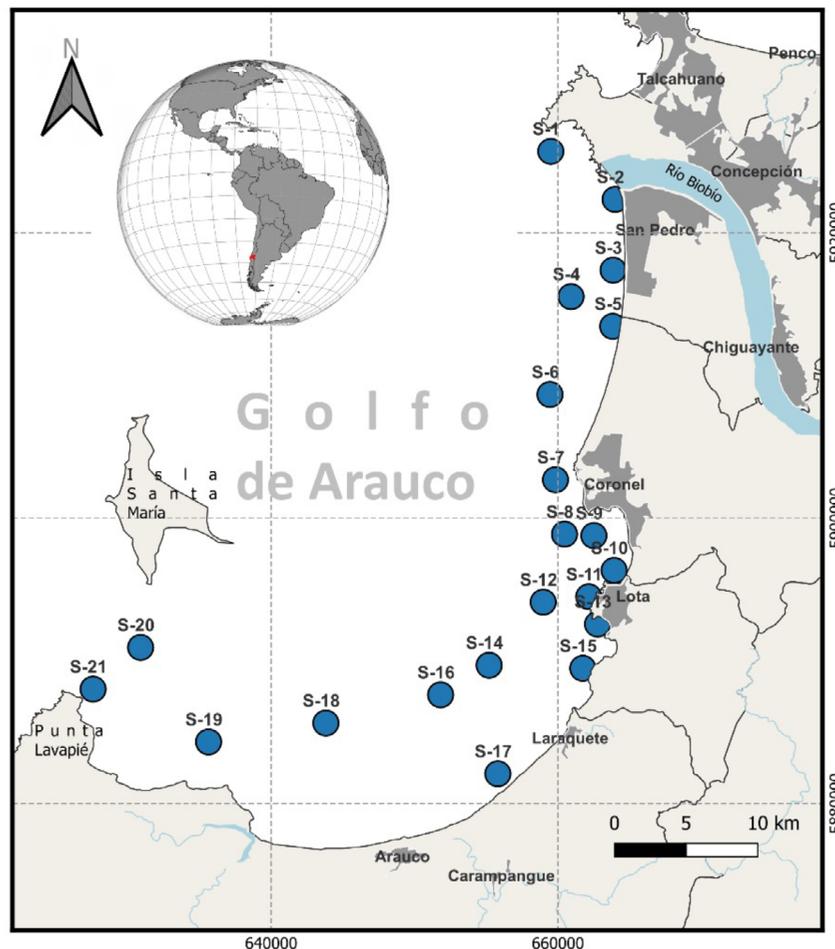


FIGURA 1. Mapa del Golfo de Arauco señalando las estaciones de muestreo. Coordenadas UTM, huso H18 Sur. / Map of the Gulf of Arauco indicating the sampling stations. UTM coordinates, zone H18 South.

laboratorio la granulometría y el carbono orgánico total (TOC), mientras que en terreno se midió el potencial Redox del sedimento superficial. Estas variables fueron utilizadas para identificar diferencias espaciales y la variabilidad temporal de la estructura y condición de los sedimentos en el área de estudio. Otros antecedentes de las condiciones químicas de los sedimentos del GA pueden ser obtenidas en Chandía *et al.* (2024).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar la presencia de algún patrón espacial de los sitios de muestreo en el GA en función de las mediciones ambientales realizadas en los sedimentos, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con las variables log-transformadas (cuando fue necesario) y normalizadas. Los resultados se graficaron superponiendo los sitios de muestreo y los *eigenvectors* de las variables ambientales tamaño medio de grano (TMG), sorting, potencial Redox y TOC.

La presencia de patrones espaciales de la macrofauna bentónica basados en la composición y abundancia de las especies en cada sitio de muestreo se evaluó mediante el siguiente procedimiento: Para cada período de estudio (estación del año), los datos fueron transformados a raíz cuarta, y luego se calcularon matrices de disimilitud en base al índice de Bray-Curtis. A partir de esta matriz se realizó un análisis de conglomerados con el algoritmo UPGMA, y posteriormente mediante el procedimiento SIMPROF se evaluó estadísticamente el agrupamiento de los sitios de muestreo (Clarke & Warwick 2001; Clarke & Gorley 2006). Luego, se realizó un análisis no métrico de escalamiento multidimensional (nMDS), basado en la matriz de Bray-Curtis obtenida previamente, para luego definir grupos sobreponiendo elipses basadas en el test SIMPROF ya calculado (Clarke & Warwick 2001; Clarke & Gorley 2006). De esta forma fue posible visualizar las agrupaciones de sitios de muestreo en base a la composición y abundancia de las especies en cada uno de los tres períodos de estudio (invierno, primavera y verano). Para visualizar más claramente las agrupaciones encontradas mediante SIMPROF, se llevó a cabo un análisis métrico de escalamiento multidimensional (mMDS) con los centroides de cada agrupación, estimando elipses del 95 % de confianza por medio de Bootstrap (N=100 por agrupación). Además, se utilizó la rutina de Similitud Porcentual (SIMPER) para identificar los taxones que caracterizaron cada agrupación de sitios de muestreo, y cuáles de estas contribuyeron a una mayor diferenciación espacial. Las diferencias de composición y abundancia de especies de la macrofauna bentónica entre períodos de muestreo fueron evaluadas visualmente con un nMDS y estadísticamente mediante PERMANOVA (Anderson 2001) de un factor. Los

análisis fueron realizados con los programas PRIMER v7 y PERMANOVA+ para PRIMER (Clarke & Warwick 2001; Clarke & Gorley 2006; Anderson *et al.* 2008). Dado que el objetivo de este estudio fue describir patrones de diversidad biológica de la macrofauna bentónica a una escala espacial de zonas dentro del GA, todos los análisis descritos fueron realizados a partir de las matrices de abundancia considerando la suma de las réplicas por sitio, esto con el fin de aumentar su área total de muestreo. La representación geográfica del área de estudio, fue elaborada con el programa QGIS versión 3.12.3-Bialowieza (QGIS Development Team, 2015).

RESULTADOS

El número total de especies/taxones registrados en los tres muestreos del GA fue de 118, y en cada uno de ellos fue de 65, 66 y 86, respectivamente (Material Suplementario 1, Tablas S1, S2 y S3). Las especies más abundantes, considerando los tres períodos de muestreos, fueron: *Mediomastus branchiferus* (15066 ind 12.6 m⁻²), *Prionospio peruana* (9724 ind 12.6 m⁻²), *Aricidea pigmentata* (9501 ind 12.6 m⁻²), *Owenia* sp. (8351 ind 12.6 m⁻²), *Paraprionospio pinnata* (8295 ind 12.6 m⁻²), *Magelona phyllisae* (3062 ind 12.6 m⁻²), *Goniada uncinigera* (1920 ind 12.6 m⁻²), *Ampelisca araucana* (1568 ind 12.6 m⁻²), *Nereis dorsolobata* (1463 ind 12.6 m⁻²), *Spiophanix bombyx* (1305 ind 12.6 m⁻²) y *Lumbrineris bifilaris* (1105 ind 12.6 m⁻²), todos ellos Polychaeta, a excepción del Amphipoda *Ampelisca araucana* (Tabla 1).

Las diferencias de composición y abundancia de especies de la macrofauna bentónica entre períodos de muestreo se observan mediante un nMDS (Fig. 2a), detectando PERMANOVA diferencias significativas (P(perm) = 0.001). El análisis PERMDISP, sin embargo, indicó que no hubo homogeneidad de dispersión multivariada entre campañas (P(perm) = 0.014), por lo que para evaluar estas diferencias se utilizó un análisis ANOSIM de una vía. Este análisis resultó en diferencias significativas entre campañas (R = 0.36, P = 0.001), y los test *pair-wise* encontraron diferencias significativas entre los tres períodos de muestreo (P = 0.001). Visualmente las diferencias entre los períodos de muestreo pueden observarse en el análisis mMDS (Fig. 2b).

Dado el resultado anterior, se evaluó posibles agrupaciones de sitios de muestreo basados en la composición y abundancia de las especies para cada período por separado. Los análisis SIMPROF realizados para cada período de muestreo determinaron cinco agrupaciones para octubre 2021 (primavera), tres para febrero 2022 (verano) y ocho para agosto 2022 (invierno) (Fig. 3). En la Fig. 4, se visualizan los resultados del SIMPROF sobrepuestos en los nMDS resultantes para

cada periodo de muestreo y su representación espacial en el área de estudio del GA. Mientras que, en la Fig. 5, se observan los mMDS con los centroides de los grupos SIMPROF y sus elipses al 95% estimadas por medio de bootstrap.

Para cada período de muestreo, los análisis SIMPER basados en los grupos determinados por SIMPROF (Figs. 3 y 4), entregan las especies que más aportan a la similitud intragrupo (Ver Material Suplementario 2). De acuerdo a SIMPER, las agrupaciones en orden descendente considerando las especies que aportaron con al menos un 10% de la similitud para cada grupo fueron: En primavera del 2021, Grupo II (53.3%): *Prionospio peruana*, *Lumbrineris bifilaris* y *Paraprionospio pinnata*, Grupo III (47.2%): *Goniada uncinigera*, *Ampelisca araucana*, Amphipoda Indet, *Nassarius dentifer* y *Nephtys ferruginea*; Grupo IV (41.7%): *Heterophoxus* sp. y *Spiophanes bombyx*; para los Grupos I y V no se pudo calcular, ya que tienen menos de 2 sitios. Durante verano 2022, las especies que más aportaron a la similitud intragrupo fueron; Grupo I (48.4%): *P. pinnata*, *Nereis dorsolobata* y *L. bifilaris*,

Grupo II (39.8%): *Diopatra chilensis* y *Leitoscoloplos kerguelensis*, y Grupo III (28.3%): *Cancer* sp, Phoxocephalidae Indet., *Pinnixa* sp. y *Gomezia serrata*. Finalmente, en invierno 2022, las especies más importantes en cada agrupación fueron; Grupo I (73.8%): *Mediomastus branchiferus*, *Aricidea pigmentata*, *P. peruana* y *Cossura chilensis*, aportando cada una de ellas sobre un 5%; Grupo II (65.6%): *A. pigmentata*, *M. branchiferus* y *P. peruana* (cada una aportó sobre el 10%); Grupo III (44.4%): *P. peruana*, *A. pigmentata* y *Owenia* sp. (cada una aportó sobre el 10%), Grupo IV (62.6%): *A. pigmentata*, *Pinnixa* sp., *P. peruana*, *Capitella capitata*, *Spiophanes bombyx*, *Tharyx longisetosa*, *Eteone aestuarina*, *G. uncinigera* y Phoxocephalidae Indet., aportando cada una de ellas sobre un 5%; Grupo VI (84.7%): *M. branchiferus* (una especie aportando sobre el 10%), y *A. pigmentata*, *P. pinnata*, *P. peruana*, *N. dorsolobata*, aportando sobre el 5% cada una; Grupo VIII (58.4%): *S. bombyx*, Phoxocephalidae Indet. y *E. aestuarina* (cada una aportó sobre el 10%). Los Grupos V y VII no se pudieron calcular por estar conformados por menos de dos sitios.

TABLA 1. Abundancia total y relativa de los taxones más abundantes en el Golfo de Arauco durante las tres estaciones del año estudiadas. La abundancia total se estimó sumando la abundancia de todas las muestras recolectadas en los tres muestreos realizados (N = 138), mientras que la abundancia relativa es la proporción de la abundancia de cada especie con respecto a la suma de la abundancia de todas las especies. Se listan los taxones con abundancia relativa mayor al 1%. (*) Esta especie ha sido clasificada históricamente como *Owenia fusiformis*, pero, en opinión de especialistas (Rozbaczylo y Díaz-Díaz com. pers.), podría estar mal clasificada y, por lo tanto, no estaría presente en Chile. Debido a ello en este estudio nos referimos a ella como *Owenia* sp. / Total, and relative abundance of the most abundant taxons in the Gulf of Arauco during the three seasons of the studied year. Total abundance was estimated by summing the abundance of all samples collected in the three surveys (N = 138), while relative abundance is the ratio of the abundance of each species to the sum of the abundances of all species. Taxons with a relative abundance greater than 1% are listed. (*) This species has been historically classified as *Owenia fusiformis*, but it appears to be misclassified. This species is not present in Chile (Rozbaczylo & Díaz-Díaz pers. comm.); therefore, we refer to it as *Owenia* sp. in this study.

Grupo	Taxones	Abundancia (ind 12.6 m ⁻²)	Abundancia Relativa (%)
Polychaeta	<i>Mediomastus branchiferus</i>	15066	21.12
Polychaeta	<i>Prionospio peruana</i>	9724	13.63
Polychaeta	<i>Aricidea pigmentata</i>	9501	13.32
Polychaeta	<i>Owenia</i> sp. (*)	8351	11.71
Polychaeta	<i>Paraprionospio pinnata</i>	8295	11.63
Polychaeta	<i>Magelona phyllisae</i>	3062	4.29
Polychaeta	<i>Goniada uncinigera</i>	1920	2.69
Amphipoda	<i>Ampelisca araucana</i>	1568	2.20
Polychaeta	<i>Nereis dorsolobata</i>	1463	2.05
Polychaeta	<i>Spiophanes bombyx</i>	1305	1.83
Polychaeta	<i>Lumbrineris bifilaris</i>	1105	1.55
Polychaeta	<i>Cossura chilensis</i>	850	1.19
Polychaeta	<i>Nephtys ferruginea</i>	757	1.06
Polychaeta	<i>Capitella c.f. capitata</i>	745	1.04

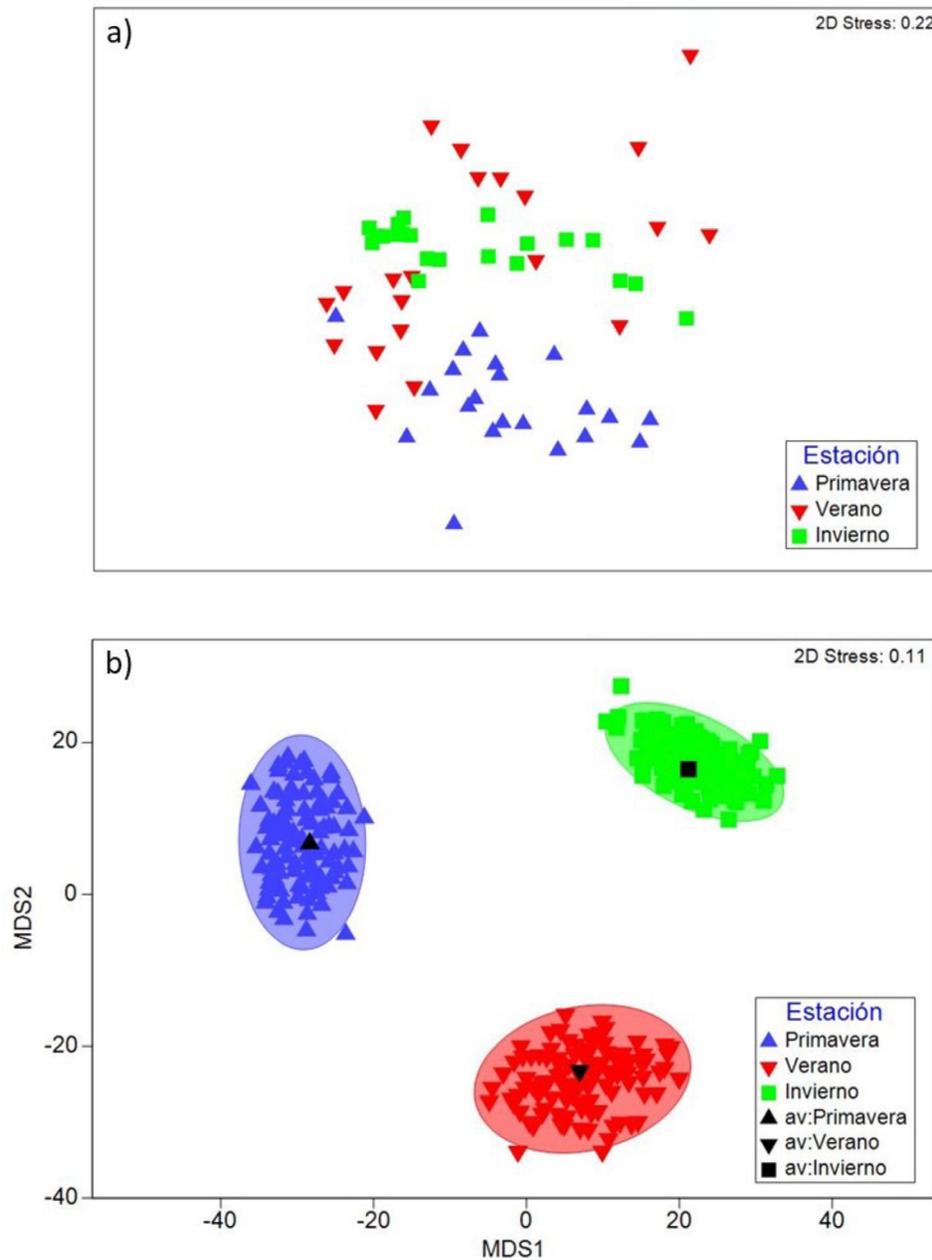


FIGURA 2. a) Análisis no métrico de escalamiento multidimensional (nMDS) para el muestreo total, estimado a partir de matriz de similitud de Bray-Curtis basada en abundancias de la macrofauna transformadas a raíz cuarta. Cada punto corresponde a un sitio de muestreo en la fecha correspondiente a su color. b) Análisis métrico de escalamiento multidimensional (mMDS) visualizando los centroides promedio (en negro) de cada campaña y su elipse al 95% estimada por medio de bootstrap. / a) Non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) analysis for the entire sampling dataset, estimated with a Bray-Curtis similarity matrix based on fourth-root-transformed macrofauna abundances. Each point corresponds to a sampling site on the date indicated by its color. b) Metric Multidimensional Scaling (mMDS) analysis visualizing the average centroids (in black) for each season and their 95% confidence ellipses estimated through bootstrapping.

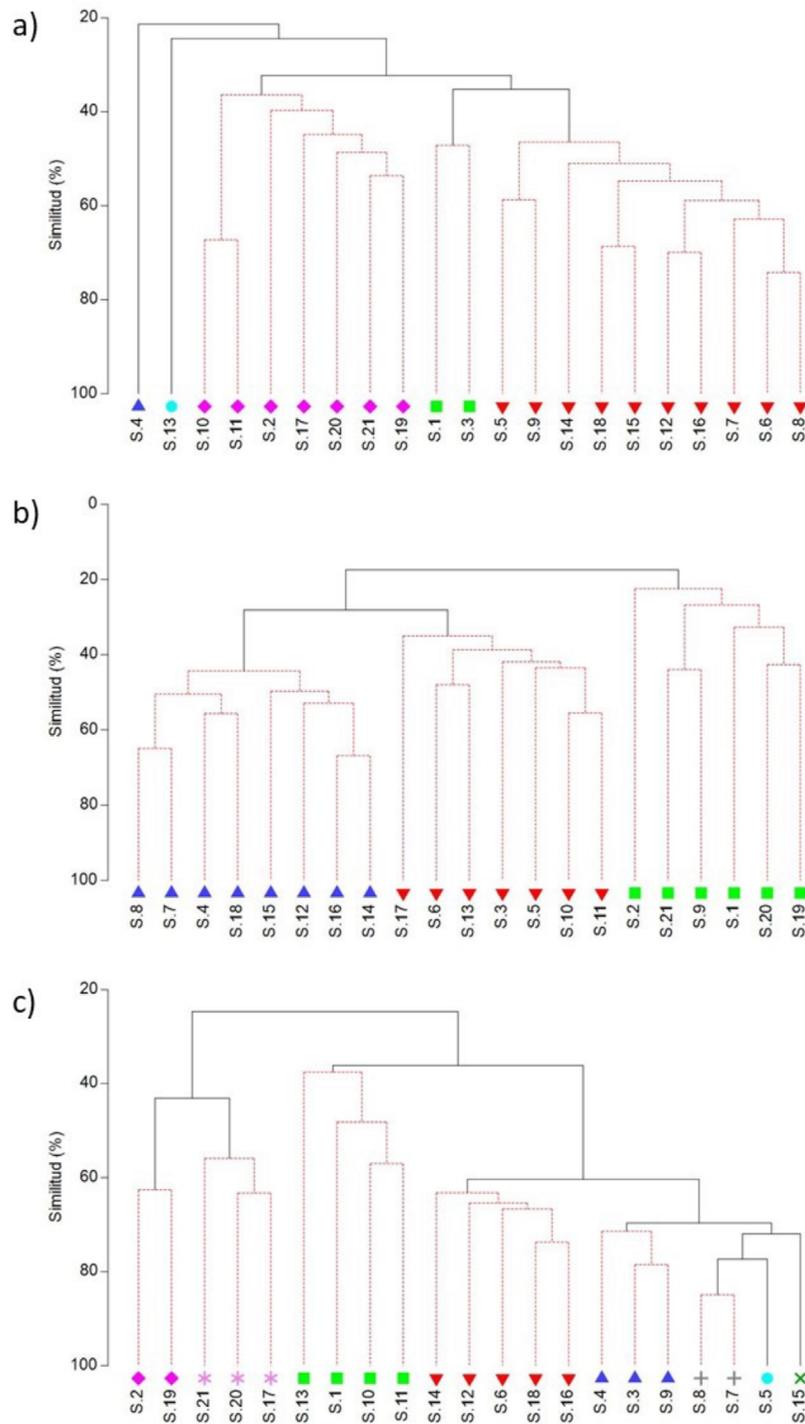


FIGURA 3. Dendrogramas para a) Primavera, b) Verano y c) Invierno, a partir matriz de similitud de Bray-Curtis basada en abundancias de la macrofauna transformadas a raíz cuarta. Las líneas discontinuas indican estaciones o grupos de estaciones que no tienen diferencias significativas en su estructura comunitaria multivariada, determinado por medio de perfiles de similitud (SIMPROF) al 5% de significancia. Cada agrupación validada por SIMPROF está etiquetada con símbolos y colores iguales. / Dendrograms for a) Spring, b) Summer, and c) Winter, derived from a Bray-Curtis similarity matrix based on fourth-root-transformed macrofauna abundances. Discontinues lines indicate stations or groups of stations that do not exhibit significant differences in their multivariate community structure, determined through Similarity Profile Analysis (SIMPROF) at a 5% significance level. Each SIMPROF-validated grouping is labeled with matching symbols and colors.

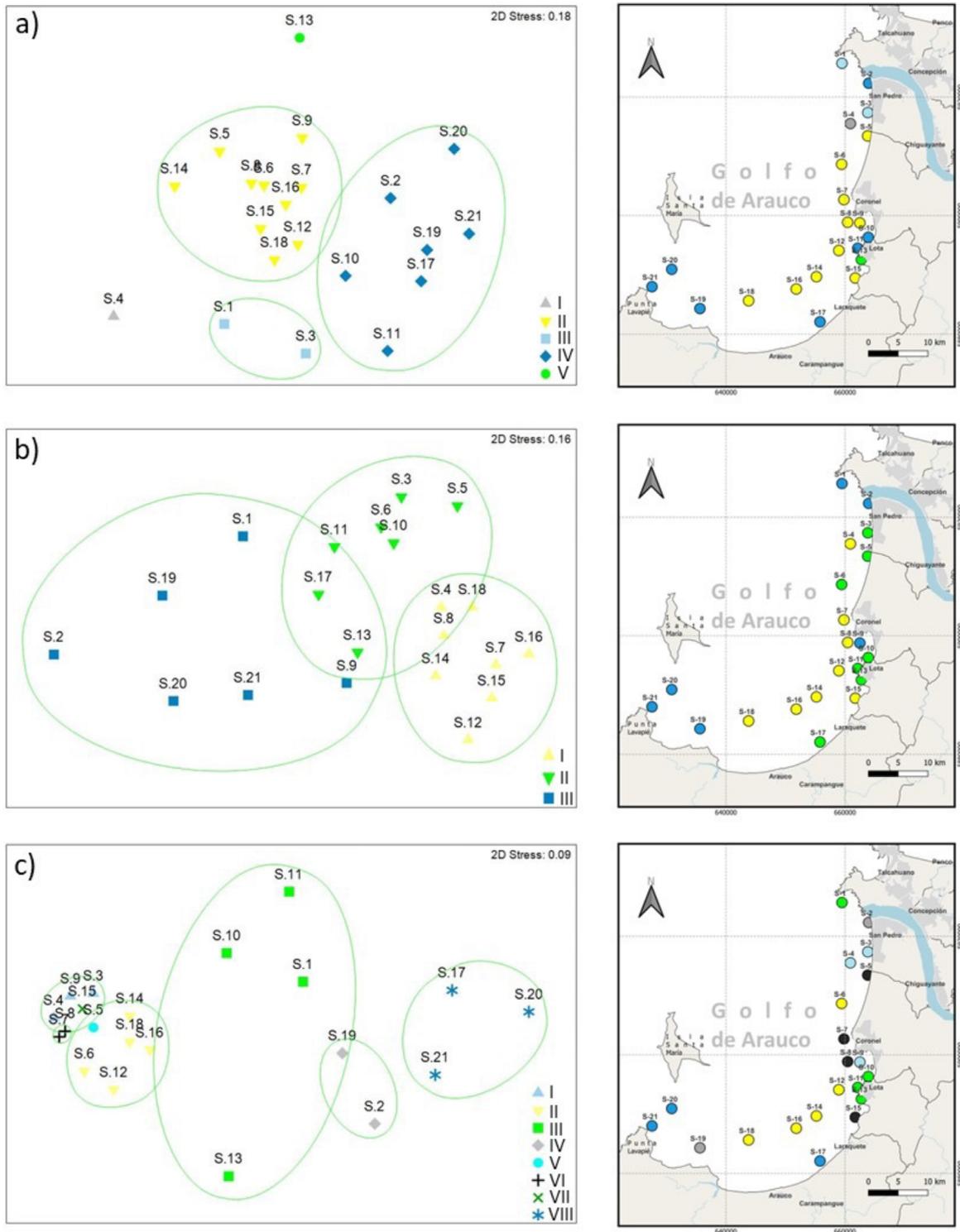


FIGURA 4. Análisis no métrico de escalamiento multidimensional para a) Primavera, b) Verano y c) Invierno, estimados a partir de matriz de similitud de Bray-Curtis basada en abundancias de la macrofauna transformadas a raíz cuarta. Se superpusieron elipses al 95% de confianza con los resultados de los perfiles de similitud (SIMPROF) respectivos. / Non-metric Multidimensional Scaling analysis for a) Spring, b) Summer, and c) Winter, estimated from a Bray-Curtis similarity matrix based on fourth-root-transformed macrofauna abundances. 95% confidence ellipses were superimposed with the respective Similarity Profile Analysis (SIMPROF) results.

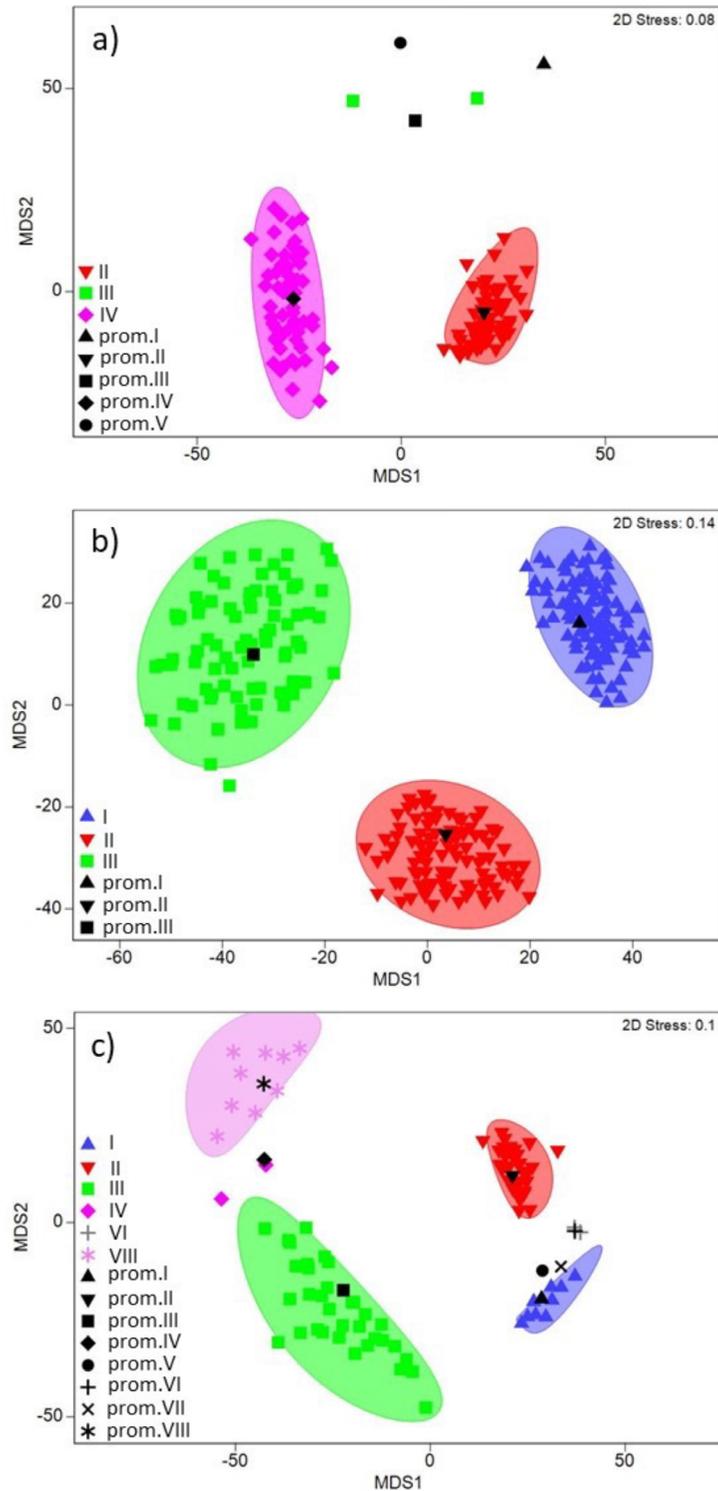


FIGURA 5. Análisis métrico de escalamiento multidimensional (mMDS) para a) Primavera, b) Verano y c) Invierno, estimados a partir de matriz de similitud de Bray-Curtis basada en abundancias de la macrofauna transformadas a raíz cuarta. Se visualizan los centroides promedio de los grupos SIMPROF y su elipse al 95% estimada por medio de bootstrap. Los centroides que no presentan elipse son aquellos que fueron estimados por menos de 4 sitios de muestreo. / Metric Multidimensional Scaling (mMDS) analysis for a) Spring, b) Summer, and c) Winter, estimated from a Bray-Curtis similarity matrix based on fourth-root-transformed macrofauna abundances. The average centroids of the SIMPROF groups and their 95% confidence ellipses are displayed. Centroids without ellipses indicate that particular groups consisted of fewer than 4 sampling sites.

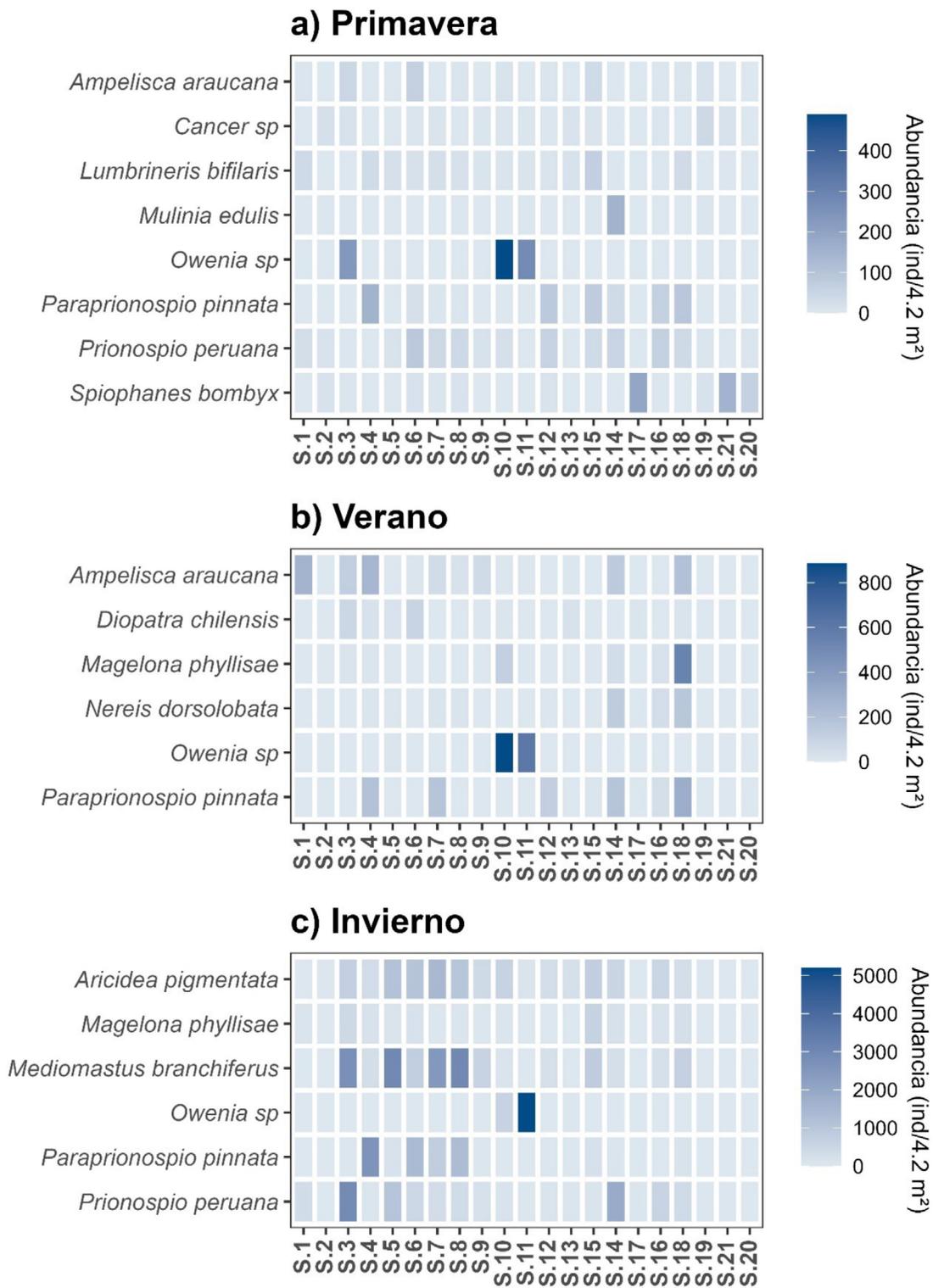


FIGURA 6. Abundancia (ind/4.2 m²) de los taxones que estuvieron presentes en todos los sitios de muestreo durante cada una de las tres estaciones del año. Los tres gráficos tienen distinta escala de abundancia para facilitar la comparación intra-estacional. / Abundance (ind/4.2 m²) of the taxons that were present at all sampling sites during each of the three seasons of the year. The three plots have different abundance scales to facilitate intra-seasonal comparison.

Los taxones más abundantes en cada período de muestreo, y además los que estuvieron presentes en todos los sitios muestreados, se presentan en la Figura 6. Se puede observar, por una parte, que las únicas especies que estuvieron presentes en todos los sitios, independiente de su abundancia, fueron los poliquetos *Owenia* sp. y *P. pinnata*. Por otro lado, las más abundantes en primavera (Octubre 2022) fueron *Owenia* sp., *S. bombyx*, *P. pinnata* y *P. peruana*. Durante

verano las especies más abundantes fueron *Owenia* sp., *Magelona phyllisae*, *A. araucana*, y *P. pinnata*. En el invierno del 2022 las más abundantes fueron *Owenia* sp., *M. branchiferus*, *P. pinnata*, *P. peruana* y *A. pigmentata*. Así, las especies presentes en toda la zona estudiada fueron principalmente poliquetos, seguido de crustáceos en primavera (anfípodos y decápodos) y verano (anfípodos).

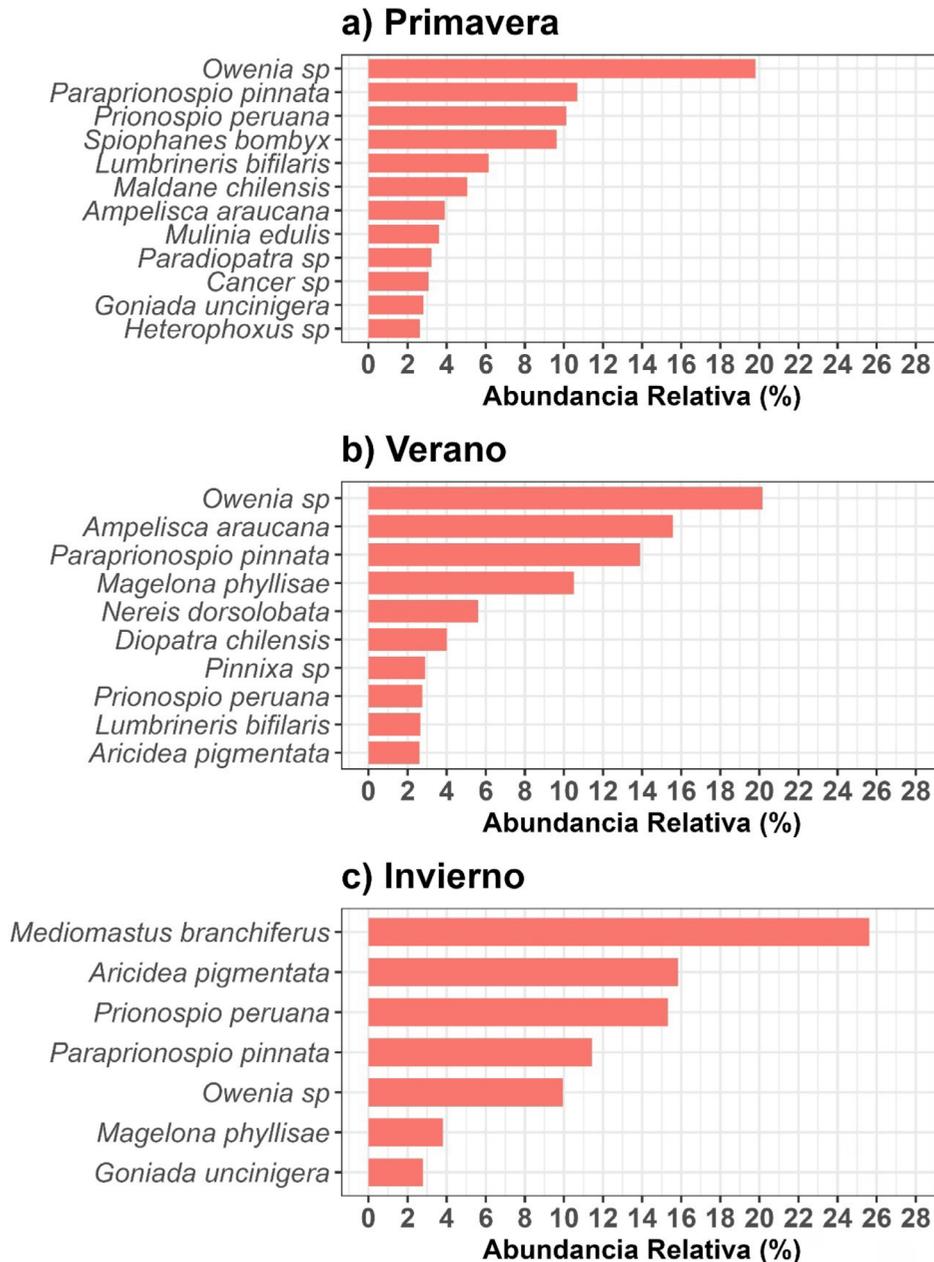


FIGURA 7. Abundancia relativa (%) de las especies más abundantes para cada período de muestreo. / Relative abundance (%) of the most abundant species for each sampling period.

En términos de abundancia total en la zona de estudio, independiente de la frecuencia de aparición durante cada período de muestreo, las especies más abundantes también fueron poliquetos, secundados de anfípodos, crustáceos decápodos y moluscos bivalvos en primavera (Fig. 7). En particular, durante primavera las especies más abundantes fueron los poliquetos *Owenia* sp., *P. pinnata* y *P. peruana*. En verano, fueron *Owenia* sp., *A. araucana*, *P. pinnata* y *M. phyllisae*. Mientras que, en invierno, las más abundantes fueron *M. branchiferus*, *A. pigmentata*, *P. peruana*, *P. pinnata* y *Owenia* sp. (Fig. 7).

El ACP de las variables ambientales de los sedimentos indica que los dos primeros ejes explican el 75% de la variabilidad de los datos (PC1 = 49.1% y PC2 = 25.8%) (Fig. 8 y Fig. S1 en Material Suplementario 3). Si se considera el primer eje, se observa una serie de sitios de muestreo (S.2, y S.17 a S.21) que se agrupan hacia los valores negativos, independiente de la campaña. Este grupo de sitios se relaciona positivamente con el potencial Redox y el TMG del sedimento, mientras que se relaciona negativamente con TOC y el sorting (Fig. 8a). Por otro lado, el segundo eje, permite observar agrupaciones temporales. Se observa una separación de muchos sitios del muestreo de primavera (hacia los valores positivos) con el muestreo de invierno (hacia los valores negativos). El muestreo de primavera se relaciona positivamente con las variables granulométricas considerando el segundo eje (TMG y sorting), y el de invierno lo hace con el potencial Redox y el TOC considerando el mismo eje (Fig. 8b).

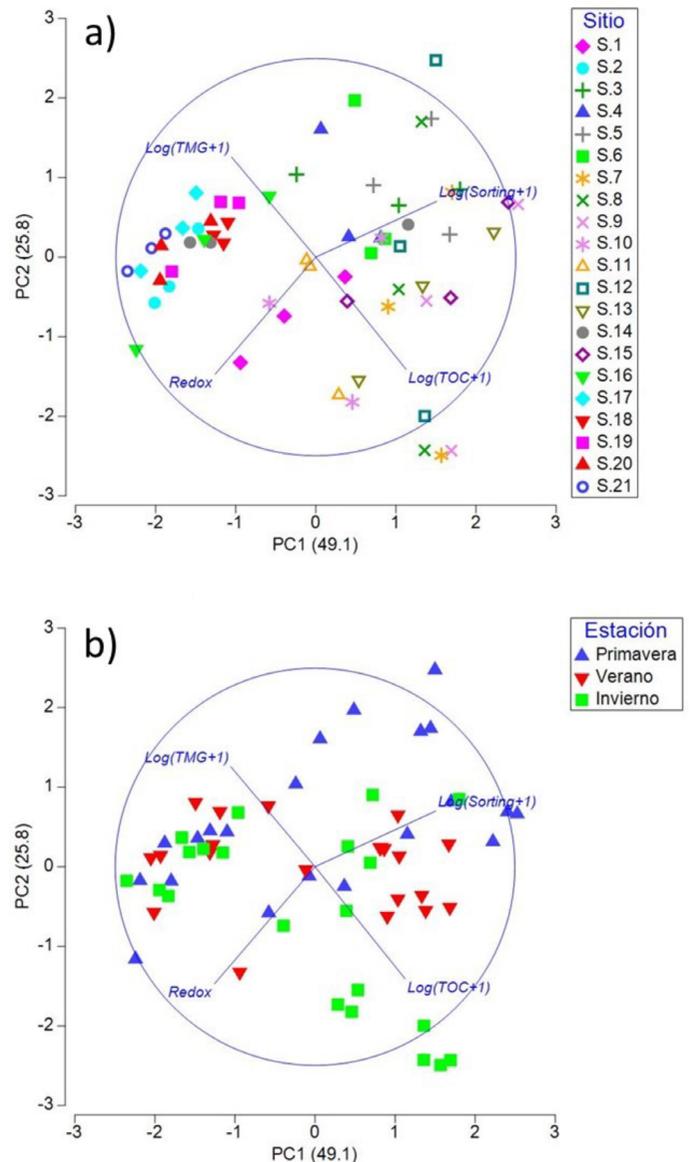


FIGURA 8. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las variables ambientales descriptoras de los sedimentos del área de estudio en el GA. Cada muestreo se indica según los colores de la leyenda. Los *eigenvector* para cada variable se superponen centrados en cero. / Principal Component Analysis (PCA) of the environmental variables describing the sediments in the study area within the Gulf of Arauco. Each sampling point is indicated according to the legend colors. The *eigenvectors* for each variable are superimposed and centered at zero.

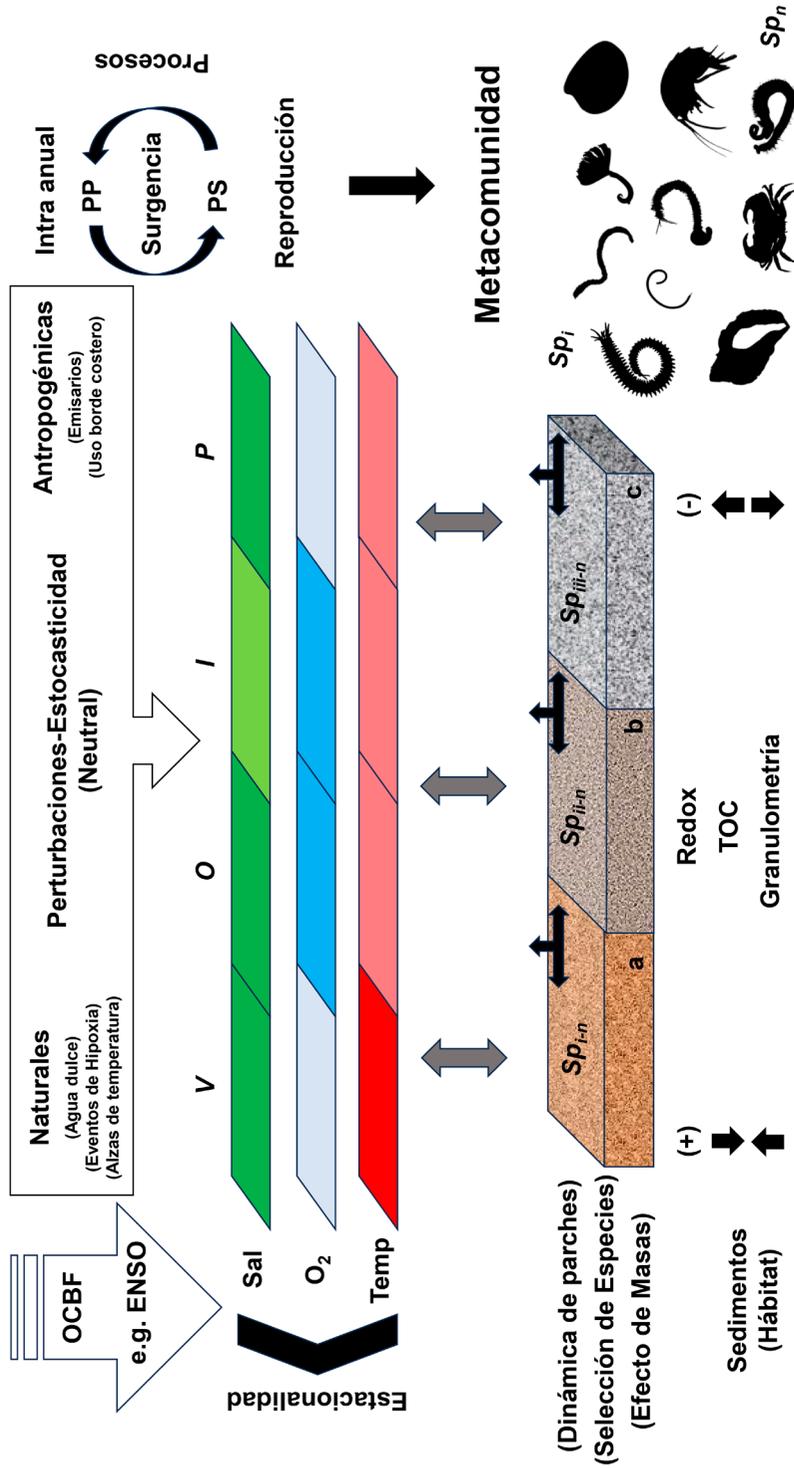


Figura 9. Modelo conceptual metacomunitario para la macrofauna bentónica de fondos blandos del GA. Los sedimentos se representan en un gradiente heterogéneo de variables ambientales desde condiciones oxigenadas, con bajo contenido TOC y granulometría gruesa a condiciones reductoras con redox negativo, alto TOC y sedimentos finos. La columna de agua se caracteriza por las variables principales (Salinidad: Sal, oxígeno disuelto: O₂ y temperatura: Temp) que son modificadas a través de las cuatro estaciones del año (Verano: V, otoño: O, invierno: I y primavera: P). Los procesos hidrodinámicos (surgencia) y ecológicos (producción primaria: PP y secundaria: PS) son señalados con su dinámica intra-anual e influencia sobre los ciclos reproductivos que determinan la estructura metacomunitaria. La estacionalidad hidrográfica y oceanográfica es modulada por oscilaciones climáticas de baja frecuencia (OCBF: e.g. ENSO). Las perturbaciones naturales y antropogénicas actúan a todos los niveles espaciales y temporales influenciando, en última instancia, la estructura y heterogeneidad de los sedimentos. Se señalan las zonas en donde los mecanismos metacomunitarios estarían operando. Dinámica de Parches, Selección de Especies y Efecto de Masas principalmente en los sedimentos y Neutral en todos los niveles del ecosistema GA. Sp_{i-n}: diferentes especies, flechas negras sobre los sedimentos; Interacciones biológicas y dispersión. Flechas grises: Interacción sedimentos-columna de agua. Intensidad de colores: mayor o menor valor de las variables hidrográficas. Imágenes de organismos fueron obtenidas de phylopic (<https://www.phylopic.org>). / Conceptual metacommunity model for the benthic macrofauna of the GA. Sediments are represented in a heterogeneous gradient of environmental variables from oxygenated conditions, with low TOC content and coarse grain size to reduced conditions with negative redox, high TOC and fine sediments. The water column is characterized by the main variables (salinity: Sal, dissolved oxygen: O₂ and temperature: Temp) that are modified throughout the four seasons of the year (summer, autumn, winter and spring). The hydrodynamic (upwelling) and ecological (primary: PP and secondary production: PS) processes are indicated with their intra-annual dynamics and its influence on the reproductive cycles that determine the metacommunity structure. Hydrographic and oceanographic seasonality are modulated by low frequency climatic oscillations (OCBF: e.g. ENSO). Natural and anthropogenic disturbances impact at all spatial and temporal scale-levels, ultimately influencing sediment structure and habitat heterogeneity. Areas where metacommunity mechanisms would be operating are noted in parenthesis. Patch Dynamics, Species Sorting and Mass Effect mainly occurred in sediments, and Neutral operated at all levels of the GA ecosystem. Sp_{i-n}: different species, black arrows on sediments: Biological interactions and dispersión. Gray arrows: Sediment-water column interaction. Color intensity: higher or lower value of hydrological variables. Images of organisms were obtained from phylopic (<https://www.phylopic.org>).

DISCUSIÓN

PATRONES TEMPORALES Y ESPACIALES DE LA MACROFAUNA BENTÓNICA

Temporalmente y considerando toda la zona de estudio del GA, entre las tres estaciones del año estudiadas se encontraron diferencias en la composición y abundancia de las especies de la macrofauna bentónica. A partir de la dispersión multivariada estimada para cada período de estudio, se observa que primavera e invierno no presentan una sobreposición en el diagrama nMDS, pero verano sí se solapa con las dos. Esto sugiere una transición de las agrupaciones de la macrofauna bentónica entre las tres estaciones estudiadas, siendo el verano más heterogéneo espacialmente en composición y abundancia de las especies respecto de los otros dos períodos. Si bien, el algoritmo SIMPROF determinó distintos números de agrupaciones de sitios de muestreo para cada estación del año, puede observarse que en general algunos de ellos permanecen bastante constantes en el tiempo, y corresponden a los sitios más profundos del GA muestreados en este estudio y más alejados de la costa, algunos ubicados al Norte y otros en la zona centro-Sur del GA (primavera: S.5 al S.9, y S.12, S.14 a S.16 y S.18; Fig. 1). En verano se conservaron 7 de los 10 sitios que conformaban el grupo en primavera, y en invierno se mantuvieron 5 de los sitios originales (Fig. 4), sugiriendo que independiente de los cambios temporales, ciertas zonas del GA resultan consistentes en las especies presentes y las agrupaciones que pueden ser identificadas. Para las tres estaciones del año estudiadas, las especies que más aportaron a esta similitud espacial de sitios de muestreo pertenecieron a los poliquetos (e.g. *S. bombix*, *E. aestuarina* y *P. peruana*) además de algunos crustáceos (*A. araucana* y *Pinnixa* sp.) (Ver además resultados SIMPER en Material Suplementario 2). Otra agrupación con pocos cambios temporales fue la conformada en primavera por los sitios aledaños a Punta Lavapié y algunos cercanos a la costa entre Arauco y Laraquete, frente a Lota y a la desembocadura del río Biobío. En verano esta agrupación mantuvo los sitios aledaños a Punta Lavapié, pero los sitios más costeros conformaron su propia agrupación, a excepción del sitio ubicado frente a la desembocadura del río Biobío. Durante invierno, sólo 2 de los 3 sitios frente a Punta Lavapié se mantuvieron en la misma agrupación, incorporando el sitio costero ubicado entre Arauco y Laraquete. Esta segunda agrupación taxonómica fue más diversa que la anterior, y los taxones que más aportaron a la similitud intragrupo de sitios de muestreo fueron los poliquetos, anfípodos y crustáceos decápodos en primavera, crustáceos decápodos y anfípodos en verano, mientras que en invierno aumentaron nuevamente en importancia los poliquetos, seguidos por anfípodos y nemertinos (Ver además resultados SIMPER en

Material Suplementario 2). Estos resultados dan cuenta por una parte de la existencia de agrupaciones taxonómicas de la macrofauna bentónica de fondos blandos que incorporan sitios de muestreo de zonas distantes dentro del GA y que se mantienen en el tiempo, mientras que, por otro lado, se reconoce al grupo de los poliquetos y particularmente algunas de sus especies como las estructuradoras de estas agrupaciones.

A lo largo de Chile centro-Sur, los fondos blandos costeros y de la plataforma continental del SCH son generalmente dominados por Polychaeta (Carrasco *et al.* 1999; Gutiérrez *et al.* 2000; Gallardo *et al.* 2004; Palma *et al.* 2005; Neira & Palma 2007; Veas *et al.* 2012; Cárcamo *et al.* 2017; Hernández-Miranda *et al.* 2021a, b), estudios que incluyen muestreos en diferentes estaciones del año, incluyendo primavera, verano e invierno. El número total de especies/taxones de poliquetos registrados en este estudio en el GA fue de 67, mientras que cada uno de los tres períodos tuvo un total de 38, 38 y 49 (Material Suplementario 1, Tabla S3), siendo *M. branchiferus*, *P. peruana*, *A. pigmentata*, *Owenia* sp. y *P. pinnata*, todos poliquetos, las principales especies. Carrasco & Gallardo (1983) estudiaron la macrofauna bentónica de fondos blandos del GA en el año 1979, identificando 81 especies, dominada también por Polychaeta, y cuyo taxón más abundante fue *P. pinnata*, además del Amphipoda *A. araucana*, ambas especies dentro de las más abundantes en el presente estudio, pero en diferentes períodos y zonas. En general, y al igual que en el presente estudio, los poliquetos más abundantes serían aquellos adaptados para sobrevivir en condiciones de bajas concentraciones de oxígeno disuelto (González & Quiñones 2000; Quiroga *et al.* 2007; Veas *et al.* 2012). Por ejemplo, González & Quiñones (2000) evaluaron la presencia y actividad de enzimas óxido-reductasas, respuesta que sería principalmente dependiente de la especie y de la localidad, pero no de la estación del año. Estos autores reportan que, de las 9 especies estudiadas, 8 (*P. pinnata*, *Nephtys ferruginea*, *Cossura chilensis*, *Aricidea pigmentata*, *Haploscoloplos* sp., *Glycera americana*, *Sigambra bassi* y *Lumbrineris composita*) presentaron más de una enzima óxido-reductasa, o sea, una mayor capacidad potencial para soportar ambientes con baja concentración de oxígeno disuelto. Por otro lado, Quiroga *et al.* (2007) estudiaron a *P. pinnata*, uno de los poliquetos más comunes y abundantes en la zona de estudio del GA y otras aledañas. Utilizando una combinación de técnicas de medición de enzimas óxido-reductasas y de la tasa de respiración específica experimental, determinaron que esta especie puede soportar concentraciones muy bajas de oxígeno disuelto. Por último, Veas *et al.* (2012) identificaron una serie de agrupaciones taxonómicas espaciales y temporales de la macrofauna bentónica de fondos blandos entre Cobquecura

(36.1°S) y bahía Coliumo (36.5°S), en su mayoría dominadas por estas especies de poliquetos que presentan una mayor capacidad para soportar bajos niveles de oxígeno disuelto, factor que también podría resultar relevante dentro del GA.

COLUMNA DE AGUA Y HETEROGENEIDAD DE LOS SEDIMENTOS

Los sedimentos recolectados en la zona costera del GA durante los tres periodos de muestreo presentaron diferencias físico-químicas, principalmente entre primavera e invierno. Un grupo de sitios presentó mayor TMG y mayor sorting durante primavera mientras que otro grupo presentó mayores valores de potencial Redox y mayor TOC en invierno. Espacialmente, y más allá de los cambios temporales identificados, los sedimentos de la zona costera estudiada pueden diferenciarse en dos agrupaciones mayores, la primera y con más intervención antropogénica corresponde a la zona Norte-centro del GA y la segunda asociada a la desembocadura del río Biobío por el Norte y a Punta Lavapié, aledaña a la boca chica por el Sur. Estas áreas, a una escala de kilómetros, configuran zonas disímiles mayores del fondo marino para las especies que allí coexisten y en donde realizan sus diferentes interacciones ecológicas, entre ellas la dispersión. Cada sitio de muestreo, sin embargo, presenta particularidades físico-químicas en sus sedimentos (i.e., diferencias en TMG, TOC y condiciones de oxidoreducción) configurando hábitats distribuidos en parches de pequeña escala espacial, influyendo localmente en la presencia, sobrevivencia y abundancia de los organismos de la macrofauna bentónica de fondos blandos en el GA (ver Figura 8a). Temporalmente el GA es influenciado estacionalmente por dos procesos físicos y que tendrían un efecto sobre la macrofauna que habita los fondos sedimentarios: 1) eventos de hipoxia y 2) aumento de descarga de los ríos. La hipoxia estacional en el GA ha sido atribuida al ingreso de AESS bajas en oxígeno disuelto principalmente durante primavera-verano producto de la surgencia costera que ocurre en el quiebre de la plataforma continental y el cañón del río Biobío (Sobarzo *et al.* 2001; Valle-Levinson *et al.* 2003). Por su parte, Hernández & Tapia (2021) reportan que si bien los eventos de hipoxia en el GA son estacionales y su prevalencia ocurre durante primavera-verano, también se presentan durante invierno, aunque con menor frecuencia, sugiriendo que condiciones de hipoxia en la columna de agua pueden estar presente durante todo el año, variando en su magnitud y potencial efecto sobre los organismos residentes. Por otro lado, el aumento de la descarga de los ríos principalmente durante invierno en Chile centro Sur, en especial del río Biobío, genera una capa superficial de agua de menor salinidad y alta turbidez, la cual se extiende a lo largo de la costa, pudiendo en eventos extremos llegar hasta 70-80 km hacia afuera de la costa

(Saldías *et al.* 2016). En el caso específico del río Biobío, Vergara *et al.* (2023) en un estudio de modelamiento de circulación, encontraron que la descarga de este río influye significativamente en el GA, disminuyendo su salinidad superficial e intensificando las corrientes. La presencia de eventos de hipoxia y de agua dulce del río Biobío en el área de estudio durante el período que se caracterizó la macrofauna bentónica (primavera 2021 a invierno 2022) son confirmados por Vergara *et al.* (2024), quienes analizaron sinópticamente mediante datos meteorológicos, hidrográficos y satelitales las condiciones de la columna de agua de la zona costera del GA. Lo anterior sugiere que ambos factores, operando a escala espacial del GA, entre otros más locales, podrían favorecer la alta heterogeneidad de hábitats observada, determinando la presencia de especies abundantes, menos abundantes y raras que a través de sus interacciones biológicas locales darían cuenta de la estructura comunitaria de la macrofauna bentónica de fondos blandos en el GA. A la escala temporal de este estudio, es probable que la composición y abundancia de las especies de la macrofauna bentónica costera respondiera en función de la mayor descarga invernal de los ríos del GA y de la presencia/ausencia de eventos de hipoxia (Saldías *et al.* 2016; Vergara *et al.* 2023, Vergara *et al.* 2024), lo que podría explicar que durante el período de muestreo invernal se observara una mayor cantidad de agrupaciones de especies en esta franja costera estudiada. En este contexto, es interesante destacar además, que el mayor número de taxones se registró durante invierno (S = 85), estación del año en que domina principalmente el viento Norte, lo que implica un flujo de la capa de Ekman predominante hacia la costa, con la consiguiente disminución en la frecuencia de surgencia costera y con ello la probabilidad de eventos de hipoxia. En invierno, por lo demás, aumenta el aporte de materia orgánica de origen terrígeno a la columna de agua por parte de la descarga de los ríos, la cual se incorporaría finalmente al ambiente bentónico del GA. Interanualmente, es importante destacar que ambos factores (hipoxia y descargas fluviales), son influenciados por oscilaciones climáticas de baja frecuencia (OCBF) tales como ENSO, Oscilación Decadal del Pacífico (PDO), entre otras, las que podrían además influenciar indirectamente la respuesta espacial de la macrofauna bentónica residente en el GA en escalas temporales mayores a la del presente estudio.

APROXIMACIÓN METACOMUNITARIA

A partir de los resultados obtenidos se plantea que, para el GA, los cambios temporales y disimilitudes espaciales en la estructura comunitaria multivariada, la presencia de especies muy abundantes, raras y de mayor presencia espacial pueden ser explicadas bajo una aproximación metacomunitaria en

un proceso de integración de los mecanismos subyacentes (Dinámica de Parches, Selección de Especies, Efecto de Masas y Neutral, Ver Figura 9; Modelo Conceptual). La Dinámica de Parches puede ser observada en procesos de competencia interespecífica a nivel de sitios de estudio/parches (i.e., hábitat de pequeña escala). Esta interacción biológica puede generarse a partir de la co-existencia en diversos sitios de muestreo por especies oportunistas y que presentan altas abundancias. Entre ellas, es posible identificar a *P. pinnata* y *P. peruana*, ambas definidas como depositóvoras y registradas entre los taxones más abundantes en el GA. En particular estos poliquetos del grupo de los Spionidae son consumidores de interfase (*interface feeders*) según lo reportado por Fauchald & Jumars (1979) y Pacheco *et al.* (2010), aunque Jumars *et al.* (2015) sugieren no seguir utilizando este término ya que agrupa a dos tipos de modo alimentario (suspensívoros y depositívoros). Estas dos especies, junto a otras de similares características tróficas, podrían estar compitiendo por alimento en el ambiente bentónico, determinando su presencia y abundancia, al igual que muchas otras especies que comparten estas características tróficas y ecológicas.

Desde el punto de vista trófico puede ser observado en esta comunidad además, interacciones del tipo depredador-presa entre especies coexistentes en los diferentes sitios de muestreo. Si bien, la depredación no corresponde estrictamente a uno de los mecanismos metacomunitarios, sus consecuencias en los procesos de competencia pueden ser relevantes. Por ejemplo, relaciones depredador-presa han sido descritas entre las especies de poliquetos *L. tetraura* y *P. pinnata*. Carrasco & Oyarzún (1988), encontraron que en el bentos de la zona industrial de Bahía Concepción, el poliqueto *L. tetraura* es carnívoro y depreda selectivamente a otros poliquetos, siendo seleccionado en alta frecuencia el poliqueto carnívoro *Sthenelais helenae*, aunque también depredó sobre otros poliquetos como *Carazziella carrascoi*, *Cossura chilensis*, *Sigambra bassi*, *P. pinnata*, y sobre otro poliqueto carnívoro, *Nephtys ferruginea*, incluso desarrollando canibalismo sobre individuos de menor tamaño. En una revisión de Jumars *et al.* (2015), los autores mencionan que existe evidencia para considerar a la familia Lumbrineridae como carnívora, por lo tanto, *L. biflaris*, especie presente en todos los sitios de muestreo del presente estudio en el GA durante primavera del 2021, podría estar actuando como carnívora. Si asumimos que esta especie tiene una dieta similar a *L. tetraura*, es posible inferir que esta especie podría estar depredando sobre *P. pinnata*, ya que también estuvo presente en todos los sitios de muestreo durante la primavera, y fue descrito por Carrasco & Oyarzún (1988) como una de las presas más importantes en la alimentación de *L. tetraura*. En el presente estudio también fueron identificadas algunas

especies ya nombradas como presas de *L. tetraura*, por ejemplo, *Carazziella* sp., *Cossura* sp. y *Nephtys ferruginea*. Estas especies, junto a otras detritívoras, que compiten por recursos alimentarios, podrían ver afectadas sus fuerzas de interacción producto de la depredación, determinando cambios en sus abundancias poblacionales y finalmente en la estructuración de las agrupaciones resultantes de la macrofauna bentónica en el espacio en el GA.

En relación con el modelo de Selección de Especies, y de acuerdo con los resultados observados para el GA, dos especies estuvieron presentes en todos los sitios de muestreos y en los tres períodos de estudio, los poliquetos *Owenia* sp. y *P. pinnata*. Es relevante destacar que ambas especies presentaron desde muy altas hasta muy bajas abundancias en los diferentes sitios de muestreo y durante los tres períodos de estudio (Ver Figura 6). Como ya fue discutido, la heterogeneidad de hábitat de pequeña y mayor escala podrían estar generando filtros ambientales para estas especies que, de acuerdo con sus atributos biológicos y ecológicos (i.e., diferencias en la configuración de sus nichos), responderían diferencialmente en sus abundancias poblacionales a las condiciones particulares del hábitat. Es probable que otras especies, también ampliamente distribuidas en el GA estarían respondiendo a la heterogeneidad del hábitat en distintas escalas espaciales. En conjunto a esta heterogeneidad espacial en las abundancias poblacionales, ciertas especies podrían estar configurándose en el GA mediante procesos de Efecto de Masas dispersando individuos y colonizando áreas desde grupos poblacionales muy abundantes en áreas fuente más benignas a otros sitios con condiciones ambientales menos favorables o sumidero. Entre estas especies destacan: *Owenia* sp. *M. branchiferus*, *A. araucana*, *P. pinnata*, entre otras, quienes presentan muy altas abundancias en algunos sitios y muy bajas en otros.

Finalmente, una aproximación Neutral podría ser vinculada con las diferentes fuentes de perturbaciones naturales y antropogénicas al interior del GA (Ver Figura 9). Entre las naturales encontramos los eventos de hipoxia por surgencia, descargas de agua dulce del río Biobío, eventos extremos de temperatura asociados a ENSO, entre otras (Krautz *et al.* 2017; Hernández & Tapia 2021; Vergara *et al.* 2023; Vergara *et al.* 2024) y las antropogénicas, por ejemplo, asociadas a las diversas fuentes y/o descargas de origen industrial a la zona costera (Hernández *et al.* 2024). La interacción de las diversas fuentes de perturbación y/o cambios ambientales estocásticos podría generar extinciones locales a escala de hábitat/parche promoviendo posteriores eventos de re-colonización (vía transporte larval y asentamiento o desplazamiento de individuos post-reclutas) durante períodos reproductivos que estacionalmente ocurren al interior del GA

(e.g. Landaeta & Castro 2006; Yannicelli *et al.* 2006; Castro *et al.* 2007; Krautz *et al.* 2017), proceso biológico interrelacionado con la hidrodinámica de la surgencia y favorecido probablemente durante la ocurrencia de períodos de sombra de surgencia (Largier 2020; Wong *et al.* 2021; Mardones *et al.* 2022). En adelante queda determinar si la configuración espacial de las agrupaciones taxonómicas identificadas puede ser interpretada, además, mediante atributos funcionales y/o de historia de vida de las diversas especies que conforman la metacomunidad de la macrofauna bentónica, conectando diferentes escalas espaciales jerárquicas (Leibold *et al.* 2004), desde el sitio de muestreo (hábitat/parche), al GA (sub área) hasta el SCH (regional). Además, de evaluar cuantitativamente cómo en escalas temporales mayores factores naturales como hipoxias, descargas de agua dulce, y aquellos de origen antropogénico en zonas más industrializadas/urbanizadas del GA inciden en los patrones ecológicos aquí observados bajo diferentes escenarios de OCBF.

CONCLUSIONES

La macrofauna bentónica de fondos blandos del GA, al igual que la presente en plataforma continental adyacente, pertenecientes al SCH presentan una alta dominancia de poliquetos. Fue posible identificar al menos dos agrupaciones espaciales de sitios de muestreo, una en la zona más profunda y alejada de la costa, que tiende a variar poco en el tiempo, y otra costera más somera, que presenta un mayor recambio de especies entre las estaciones del año. Dentro de este grupo costero, la zona de Punta Lavapié tiende a mantenerse más constante en el tiempo en cuanto a su diferenciación con el resto de las agrupaciones. Las zonas Norte y Sur del GA son más similares entre sí, en tanto que la zona centro-Norte, presentó sub-ensambles o agrupaciones taxonómicas disímiles en cada período de muestreo. Temporalmente, es probable que la macrofauna bentónica costera de fondos blandos modifique su composición y abundancia de especies en función de la mayor descarga invernal de los ríos, lo que podría explicar que durante dicha estación del año se observe una mayor cantidad de agrupaciones, principalmente en la franja costera. Si bien en el GA los eventos de hipoxia son principalmente estacionales y su mayor prevalencia ocurre durante primavera-verano, también se presentan durante invierno, aunque con menor frecuencia. Esto podría explicar el menor recambio de especies de poliquetos dominantes, adaptados a condiciones de bajo oxígeno disuelto, en la macrofauna bentónica más profunda, ya que en esta zona debería darse la mayor frecuencia de eventos de hipoxia en el GA. La heterogeneidad de hábitat de pequeña escala,

bajo una aproximación metacomunitaria, podría explicar las diferencias espaciales y temporales identificadas en las agrupaciones de especies. En adelante queda determinar si la configuración espacial de la macrofauna bentónica puede ser además interpretada por atributos funcionales y de historia de vida de las diversas especies que conforman la comunidad, conectando las diferentes escalas espaciales de sitio de muestreo, GA y regional en el SCH.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Se incluyen tres archivos con material suplementario que contiene la siguiente información:

- Mat. Sup. 1: Abundancia total taxones (Tabla S1), Abundancia grupos taxonómicos (Tabla S2), Número de especie grupos taxonómicos (Tabla S3).
- Mat. Sup. 2: Análisis SIMPER por período de muestreo.
- Mat. Sup. 3: Análisis de Componentes Principales (Figura S1).

AGRADECIMIENTOS

Los autores de este artículo agradecen al Proyecto Red de Monitoreo Ambiental de Ecosistemas Marinos del Golfo de Arauco, financiado por el Ministerio del Medio Ambiente. Además, a los profesionales científico-técnicos que participaron de las actividades de terreno y a la tripulación de la L/C Kay-Kay II, del Departamento de Oceanografía de la Universidad de Concepción. Agradecemos también la revisión anónima realizada a nuestro manuscrito, cuyos comentarios y sugerencias permitieron generar una versión mejorada del artículo. Eduardo Hernández-Miranda fue financiado parcialmente por INCAR-FONDAP-1522A0004-1523A0007.

REFERENCIAS

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-e. Plymouth.
- Borthagaray, A.I., Berazategui, M., Arim, M. 2015. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos* 124: 1383-1390.
- Cárcamo, P.J., Hernández-Miranda, E., Veas, R., Quiñones, R.A. 2017. Macrofaunal community structure in Bahía

- Concepción (Chile) before and after the 8.8 Mw Maule mega-earthquake and tsunami. *Marine Environmental Research* 130: 233-247. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.022>
- Carrasco, F.D., Gallardo, V.A. 1983. Abundance and distribution of the macrobenthic infauna of the Gulf of Arauco, Chile. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 68(6): 825-838. <https://doi.org/10.1002/iroh.3510680607>
- Carrasco, F.D., Oyarzún, C. 1988. Diet of the Polychaete *Lumbrineris Tetraura* (Schmarda) (Lumbrineridae) in a Polluted Soft-Bottom Environment. *Bulletin of Marine Science* 42(3): 358-365.
- Carrasco, F.D., Gallardo, V.A., Baltazar, M. 1999. The structure of the benthic macrofauna collected across a transect at the central Chile shelf and relationships with giant sulfur bacteria *Thioploca* spp. mats. *Cahiers in Biology Marine* 40: 195-202.
- Castro, L.R., Troncoso, V.A., Figueroa, D.R. 2007. Fine-scale vertical distribution of coastal and offshore copepods in the Golfo de Arauco, central Chile, during the upwelling season. *Progress in Oceanography* 75(3): 486-500. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.012>
- Chandía, C., Salamanca, M., Hernández, A., Bermedo, L., Hernández-Miranda, E., Inostroza-Michael, O. 2024. Variación Espacial y Estacional de Metales y Compuestos Orgánicos en los Sedimentos Costeros del golfo de Arauco. *Gayana* 88(2): 195-214.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd Edition. PRIMER-e. Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-e. Plymouth.
- Daneri, G., Dellarossa, V., Quiñones, R., Jacob, B., Montero, P., Ulloa, O. 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Marine Ecology Progress Series* 197: 41-49.
- Datry, T., Bonada, N., Heino, J. 2016. Towards understanding the organization of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos* 125: 149-159.
- Díaz-Díaz, O., Rozbaczyllo, N., Fragueiro, M., Gárata, P. 2019. Lista de las especies de Capitellidae (Polychaeta) registradas en el Pacífico suroriental a lo largo de la costa de Chile, fiordos y canales australes. <https://doi.org/10.15468/I59ymp>
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 28: 1-188.
- Fauchald, K., Jumars, P.A. 1979. The Diet of Worms: A Study of Polychaete Feeding Guilds. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review* 17: 173-284.
- Fossing, H., Gallardo, V.A., Jørgensen, B.B., Huttel, M., Nielsen, L.P., Schulz, H., Canfield, D., Foster, S., Glud, R.N., Gundersen, J.K., Ramsing, N.B., Teske, A., Thamdrup, B., Ulloa, O. 1995. Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374: 713-715.
- Gallardo, V.A., Palma, M., Carrasco, F.D., Gutierrez, D., Levin, L., Cañete, I. 2004. Macrobenthic zonation caused by the oxygen minimum zone on the shelf and slope off Central Chile. *Deep-Sea Research II* 51: 2475-2490.
- González, R., Quiñones, R.A. 2000. Pyruvate Oxidoreductases involved in glycolytic anaerobic metabolism of polychaetes from the continental shelf off central south Chile. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 51(4): 507-519.
- Grainger, T.N., Gilbert, B. 2016. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. *Oikos* 125: 1213-1223.
- Gutiérrez, D., Gallardo, V.A., Mayor, S., Neira, C., Vasquez, C., Sellanes, J., Rivas, M., Soto, A., Baltazar, M. 2000. Bioturbation potential of macrofauna in sublittoral organic-rich sediments off central Chile: spatial and temporal variation under "El Niño" 1997/98. *Marine Ecology Progress Series* 202: 81-99.
- Hanski, I., Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Hernández A., Inostroza-Michael, O., Salamanca, M., Chandía, C., Hernández-Miranda, E., Vergara, O., Bogdanovich, J.M., Leal González, C. 2024. Usos de la zona costera en el Golfo de Arauco: importancia ambiental y ecológica. *Gayana* 88(2): 138-153.
- Hernández, A., Tapia, F.J. 2021. Connecting spatial structure in subtidal benthic communities with temporal variability in bottom temperature and dissolved oxygen along an upwelling coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 250: 107166.
- Hernández-Miranda, E., Veas, R., Labra, F., Araneda, A., Carrasco, F.D., Salamanca, M., Rojas, J.M., Fariña, J.M., Quiñones, R.A. 2009. Biodiversidad del ecosistema costero adyacente a la desembocadura del Río Itata. En: Parra, O, Castilla, J.C., Romero, H., Quiñones, R.A., Camaño, A. (Eds) *La cuenca hidrográfica del Río Itata: Aportes científicos para su gestión sustentable*, pp 143-159.
- Hernández-Miranda, E., Veas, R., Anabalón, V., Quiñones, R.A. 2017. Short-term alteration of biotic and abiotic components of the pelagic system in a shallow bay produced by a strong natural hypoxia event. *PlosOne* 12(7): e0179023. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179023>
- Hernández-Miranda, E., Veas, R., Krautz, M.C., San Martín, F., Quiñones, R.A. 2021a. Efecto del tamaño de tamiz en la caracterización de la macrofauna marina bentónica: Implicancias para su uso en líneas de base, caracterizaciones preliminares de sitios para la acuicultura y monitoreos ambientales en Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 56(1): 22-41. <https://doi.org/10.22370/rbmo.2021.56.1.2796>.
- Hernández-Miranda, E., Veas, R., Krautz, M.C., Hidalgo, N., San Martín, F., Quiñones, R.A. 2021b. Bio-Indicadores de contaminación marina costera y filtros de exclusión

- de organismos bentónicos y nectónicos en sistemas de captación de agua de mar. En: Castilla, J.C., Fariña, J.M., Camaño, A. (Eds). Programas de monitoreo del medio marino costero: Diseños experimentales, muestreos, métodos de análisis y estadística asociada. Ediciones Universidad Católica, Santiago, Chile. 320 pp.
- Henríquez, L.A., Daneri, G., Muñoz, C.A., Montero, P., Veas, R., Palma, A.T. 2007. Primary production and phytoplanktonic biomass in shallow marine environments of central Chile: Effect of coastal geomorphology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73(1): 137-147. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.12.013>
- Holoyoak, M., Leibold, M.A., Mouquet, N., Holt, R.D., Hoopes, M.F. 2005. Metacommunities: A Framework for Large-Scale Community Ecology. En: Holoyoak, M., Leibold, M.A., Mouquet, N., Holt, R.D. (Eds) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 513 pp.
- Iriarte, J.L., Vargas, C.A., Tapia, F.J., Bermúdez, R., Urrutia, R.E. 2012. Primary production and plankton carbon biomass in a river-influenced upwelling area off Concepción, Chile. *Progress in Oceanography* 92-95: 97-109. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.009>
- 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>
- Jumars, P.A., Dorgan, K.M., Lindsay, S.M. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. *Annual Review of Marine Science* 7(1): 497-520. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-020007>
- Kämpf, J., Chapman, P. 2016. The Peruvian-Chilean Coastal Upwelling System. In: Kämpf, J., Chapman, P. (Eds.) *Upwelling Systems of the World: A Scientific Journey to the Most Productive Marine Ecosystems* (pp. 161-201). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42524-5_5
- Krautz, M.C., Hernández-Miranda, E., Veas, R., Bocaz, P., Riquelme, P., Quiñones, R.A. 2017. An estimate of the percentage of non-predatory dead variability in coastal zooplankton of the southern Humboldt Current System. *Marine Environmental Research* 132: 103-116. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.008>
- Landaeta, M.F., Castro, L.R. 2006. Spawning and larval survival of the Chilean hake *Merluccius gayi* under later summer conditions in the Gulf of Arauco, central Chile. *Fisheries Research* 77(1): 115-121. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.08.006>
- Largier, J.L. 2020. Upwelling bays: How coastal upwelling controls circulation, habitat, and productivity in bays. *Annual Review of Marine Science* 12: 415-447. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419-011020>
- Leibold, M.A., Chase, J.M. 2017. *Metacommunity Ecology*. Vol 59. Princeton University, USA. 504 pp.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Levin, L.A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41: 1-45.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26(9): 482-491.
- Mardones, P., Wong, Z., Contreras-Rojas, J., Muñoz, R., Hernández-Miranda, E., Sobarzo, M. 2022. Upwelling Shadows Driven by the Low-Level Jet along the Subtropical West Coast of South America. *Earth and Space Science Open Archive*. <https://doi.org/10.1002/essoar.10507994.1>
- Montero, P., Daneri, G., Cuevas, L.A., González, H.E., Jacob, B., Lizárraga, L., Menschel, E. 2007. Productivity cycles in the coastal upwelling area off Concepción: The importance of diatoms and bacterioplankton in the organic carbon flux. *Progress in Oceanography* 75(3): 518-530. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.013>
- Mouquet, N., Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American Naturalist* 162: 544-557.
- Mullineaux, L.S., Metaxas, A., Beaulieu, S.E., Bright, M., Gollner, S., Grupe, B.M., Herrera, S., Kellner, J.B., Levin, L.A., Mitarai, S., Neubert, M.G., Thurnherr, A.M., Tunnicliffe, V., Watanabe, H.K., Won, Y-J. 2018. Exploring the Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents in a Metacommunity Framework. *Frontiers in Marine Science* 5: 49. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00049>.
- Neira, K., Palma, M. 2007. Estructura de la macrofauna en ambientes óxicos de bahía Coliumo, región del Bío-Bío, Chile central. *Gayana* 71(2): 156-169.
- Osorio, C., Reid, D. 2004. Moluscos marinos intermareales y submareales entre la boca del Guafo y el estero Elefantes, sur de Chile. *Investigaciones Marinas* 32(2): 71-89.
- Pacheco, A.S., González, M.T., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J., Riascos, J.M. 2010. Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65, 413 - 424. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0238-8>
- Palma, M., Quiroga, E., Gallardo, V.A., Arntz, W., Schneider, W., Gerdes, D., Hebbeln, D. 2005. Macrobenthic animal assemblages of the continental margin off Chile (22° to 42°S). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 233-245.
- QGIS Development Team. 2015. QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org>
- Quiroga, E., Quiñones, R.A., González, R.R., Gallardo, V.A.,

- Jessen, G. 2007. Aerobic and anaerobic metabolism of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta: Spionidae) in central Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 87: 459-463.
- Retamal, M. 1973. Análisis cuali y cuantitativo de los decápodos de los fondos blandos de la bahía de Concepción, Chile. *Gayana Zoología* 23: 1-50.
- Retamal, M. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zoología* 44: 1-110.
- Rozbaczylo, N. 1985. Los Anélidos Poliquetos de Chile. Índice sinónimo y distribución geográfica de especies. Pontificia Universidad Católica de Chile, Serie Monografías Biológicas 3: 1-284.
- Rozbaczylo, N., Díaz-Díaz, O. 2019. Lista de las especies de Orbiniidae (Polychaeta) registradas en el Pacífico suroriental a lo largo de la costa de Chile, fiordos y canales australes. <https://doi.org/10.15468/zfswer>
- Saldías, G.S., Largier, J.L., Mendes, R., Pérez-Santos, I., Vargas, C.A., Sobarzo, M. 2016. Satellite-measured interannual variability of turbid river plumes off central-southern Chile: Spatial patterns and the influence of climate variability. *Progress in Oceanography* 146: 212-222. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.07.007>
- San Martín, G., Rozbaczylo, N., Díaz-Díaz, O., San Martín, G., Rozbaczylo, N., Díaz-Díaz, O. 2017. Guide and keys for the identification of the subfamilies, genera and species of Syllidae registered along the Chilean coast, the Juan Fernández Archipelago and Easter Island (Annelida: Phyllococida: Syllidae). *Anales del Instituto de la Patagonia* 45(2): 7-50. <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2017000200007>
- Shaffer, G., Hormazabal, S., Pizarro, O., Salinas, S. 1999. Seasonal and interannual variability of currents and temperature off central Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 104(C12): 29951-29961.
- Sobarzo, M., Figueroa, D., Djurfeldt, L. 2001. Upwelling of subsurface water into the rim of the Biobío submarine canyon as a response to surface winds. *Continental Shelf Research* 21: 279-299. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(00\)00082-0](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(00)00082-0)
- Sobarzo, M., Bravo, L., Donoso, D., Garcés-Vargas, J., Schneider, W. 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Progress in Oceanography* 75(3): 363-382. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.022>
- Testa, G., Masotti, I., Farías, L. 2018. Temporal Variability in Net Primary Production in an Upwelling Area off Central Chile (36°S). *Frontiers in Marine Science* 5: 179 <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2018.00179>
- Thrush, S., Hewitt, J., Pilditch, C., Norkko, A. 2021. Ecology of Coastal Marine Sediments: Form, Function, and Change in the Anthropocene. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198804765.001.0001>
- Torres-Ramírez, P., Veas, R., Krautz, M.C., Chandía, C., Salamanca, M., Hernández, A., Contreras, S., Hernández-Miranda, E. 2024. Estatus Ecológico del Bentos de la Zona Costera del Golfo de Arauco: Patrones Espacio-Temporales de Índices Bióticos de la Macrofauna. *Gayana* 88(2): 236-258.
- Vargas, C.A., Arriagada, N.L., Sobarzo, M., Contreras, P.Y., Saldías, G. 2013. Bacterial production across a river-to-ocean continuum in central Chile: implications for organic matter cycling. *Aquatic Microbial Ecology* 68: 195-213. <https://doi.org/10.3354/ame01608>
- Valle-Levinson, A., Atkinson, L.P., Figueroa, D., Castro, L. 2003. Flow induced by upwelling winds in an equatorward facing bay: Gulf of Arauco, Chile. *Journal of Geophysical Research* 108(C2): 3054-3067. <https://doi.org/10.1029/2001JC001272>
- Veas, R., Hernández-Miranda, E., Quiñones, R.A., Carrasco, F.D. 2012. Spatio-temporal biodiversity of soft bottom macrofaunal assemblages in shallow coastal waters exposed to episodic hypoxic events. *Marine Environmental Research* 78: 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.02.008>
- Vergara, O.A., Echevin, V., Sobarzo, M., Sepúlveda, H.H., Castro, L., Soto-Mendoza, S. 2023. Impacts of the freshwater discharge on hydrodynamical patterns in the Gulf of Arauco (central-southern Chile) using a high-resolution circulation model. *Journal of Marine Systems* 240: 103862. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103862>
- Vergara, O.A., Contreras, J., Muñoz, R., Bermedo, L., Sobarzo, M., Saldías, G., Chandía, C., Hernández, A., Salamanca, M., Hernández-Miranda, E. 2024. Cambios hidrográficos estacionales a lo largo de la costa del Golfo de Arauco (37° S). *Gayana* 88(2): 154-171.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984-2000.
- Wong, Z., Saldías, G.S., Largier, J.L., Strub, P.T., Sobarzo, M. 2021. Surface thermal structure and variability of upwelling shadows in the Gulf of Arauco, Chile. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 126: e2020JC016194. <https://doi.org/10.1029/2020JC016194>
- Yannicelli, B., Castro, L.R., Valle-Levinson, A., Atkinson, L., Figueroa, D. 2006. Vertical distribution of decapod larvae in the entrance of an equatorward facing bay of central Chile: Implications for transport. *Journal of Plankton Research* 28(1): 19-37. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi098>

Received: 26.09.2023

Accepted: 23.04.2024