Facultad de Ciencias de la Vida
Escuela de Biociencias
Biología Marina

Impacto de la surgencia costera sobre la interacción herbívoro-alga: El caso del erizo rojo *Loxechinus albus* (Molina, 1782)

Antonia Catalina Moya Carvajal

Integrador IV: Tesis II

Profesor tutor: Dr. José Pulgar
Co-tutor: Dr. Cristian Duarte
Comité: Dra. Marcela Aldana

Santiago, Chile

Diciembre 2021

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN……..……..……..…3

INTRODUCCIÓN…….……..……..…4

HIPÓTESIS…….……..……..……..…7

OBJETIVO GENERAL…..……..……..8

OBJETIVOS ESPECIFICOS..…….…….……..…….……..8

METODOLOGÍA….……..……..…9

RESULTADOS…….……..……..…16

DISCUSIÓN...……..24

CONCLUSIÓN...……..……..…34

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....……..……..…35

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1 ……..……..……...……...10

FIGURA 2…….…….....……..……..13

FIGURA 3…….……..…….....……..……..14

FIGURA 4……..……..…….....……17

FIGURA 5……..……..……..……..……19

FIGURA 6…….....…….……..……...….20

FIGURA 7.....…….……..……..…22

FIGURA 8...…...……..23

FIGURA 9…….....……..……..…24

ÍNDICE DE TABLAS

TABLAS 1 ……..……...……...18

TABLAS 2…….…….....……..…….19

TABLAS 3…….……..…….....……..……..22

TABLAS 4……..……..…….....……22

TABLAS 5……..……..……..……23

TABLAS 6…….....……..……...….25

RESUMEN

La corriente de Humboldt se caracteriza por la presencia de aguas frías y ricas en nutrientes, producto de fenómenos de surgencia costera que ocurren en diferentes zonas de la costa chilena. Se ha establecido que la surgencia aumenta la disponibilidad de nutrientes y que su presencia modifica las interacciones biológicas. Por otra parte, la calidad nutricional de las algas es un factor que determina la conducta alimentaria de los herbívoros marinos. Sin embargo, se desconoce si la alta disponibilidad de nutrientes en zonas de surgencia modifica las propiedades nutricionales de las algas y en consecuencia la conducta trófica de los herbívoros. El objetivo de la presente propuesta, fue evaluar si la surgencia costera modifica los componentes nutricionales de algas y a su vez, la conducta alimentaria de los herbívoros. Para esto se evaluó la composición nutricional de algas de zonas de alta y baja productividad en la costa centro-norte de Chile y mediante experimentos se evaluó la preferencia alimenticia y crecimiento del herbívoro *Loxechinus albus*. Las algas de zonas de surgencia, presentaron más proteínas y carbohidratos en sus tejidos, que aquellas provenientes de zonas de no surgencia. Al evaluar la selección y consumo de alimento se observó una clara selección y mayor consumo de algas de zonas de surgencia. Más aún, ejemplares alimentados con algas de surgencia mostraron una mayor tasa de crecimiento, que aquellos alimentados con algas de zonas de baja productividad. Se discute las implicancias biológicas que esto puede tener a nivel comunitario donde el impacto de la surgencia costera y los cambios de la temperatura superficial del mar generan cambios en la fuerza de las interacciones biológicas y las dinámicas ecológicas.

INTRODUCCIÓN

El sistema de corrientes de Humboldt se extiende desde el sur de Chile (~42°S) hasta el Ecuador y es uno de los ecosistemas marinos más productivos de la Tierra (Thiel et al. 2007). La alta productividad de la corriente de Humboldt, se encuentra asociada a la presencia de fenómenos de surgencia costera, lo que sustenta poblaciones de especies de importancia comercial para la pesca mundial, como por ejemplo la Anchoveta (*Engraulis rigens),* Sardina común (*Sardina pilchardus*) (Pauly & Christense, 1995; Aravena et al. 2014; Bakun, 2015). La surgencia costera es un fenómeno que ocurre en diferentes zonas geográficas a lo largo de toda la corriente de Humboldt (Thiel et al. 2007). Este fenómeno, se genera a partir de la interacción entre fuertes vientos (estrés eólico costero) en dirección hacia el ecuador y el transporte de Ekman, los cuales desplazan la capa de agua superficial mar adentro, permitiendo la emersión de aguas profundas hacia la superficie (Thiel et al. 2007). Estas aguas profundas se caracterizan por ser frías, ricas en nutrientes, bajas en pH y pobres en oxígeno (Thiel et al. 2007). En términos temporales, se ha establecido que la surgencia puede ocurrir de manera estacional o permanente, además en latitudes bajas es descrita como un fenómeno estacional o intermitente, pero de manera intensa (Thomas et al. 2001). Al contrario, en latitudes más altas, los fenómenos de surgencia son constantes, pero menos intensos debido a la presencia de vientos más débiles (Shaffer et al. 1999). En adición, la surgencia costera en conjunto con la disponibilidad de luz promueve la productividad primaria gracias al aporte de nutrientes esenciales para el fitoplancton (Fernández et al. 2000; Montero et al. 2007; Hernández et al. 2012).

Los fenomenos de surgencia tiene efectos en todos los niveles de complejidad biológica. A nivel molecular se ha descrito que peces y larvas que habitan zonas de surgencia presentan

incrementos en la capacidad de biosíntesis y expresión de genes asociados al crecimiento, comparado con aquelloss peces y larvas de zonas de baja productividad (Holm-Hansen et al. 1968; Chícharo et al. 1998; Fuentes et al. 2017; Zuloaga et al. 2018). A nivel poblacional, se ha relacionado que la surgencia costera promueve incrementos en las tasas de crecimiento, sobrevivencia e inversión reproductiva (tamaño gonadal) en especies del género *Fissurella* spp (Chícharo et al. 2003; Aldana et al. 2017). A nivel comunitario, la surgencia induce cambios en las fuerza de las interacciones biológicas como depredación, herbivoría y competencia (Palumbi et al. 2003; Menge & Menge, 2013). Así, se ha establecido que la velocidad de los procesos ecológicos es mayor en áreas que presentan una fuerte influencia de la surgencia costera (Menge et al. 2003). Toda esta evidencia, revela el profundo impacto ecológico que el fenómeno de surgencia tiene sobre los organismos y las interacciones biológicas que habitan en estos sistemas ocurren (Wieters 2005, Pulgar et al. 2013; Leitão et al. 2019).

La surgencia no solo afectaría la velocidad a la que ocurren los procesos biológicos, sino que también la distribución geográfica de organismos marinos, donde se ha descrito que las localidades que se encuentran bajo la influencia de la surgencia podrían ser consideradas como refugio para organismos como las macroalgas,frente al aumento de la temperatura (Lourenço et al. 2016). Por otra parte, la surgencia costera presentaría implicancias en la composición nutricional de los organismos. Recientemente, se ha establecido que el grastrópodo Murícido *Concholpas concholepas*, conocido comúnmente como El Loco, recurso fundamental para la pesquería artesanal en Chile, presentó mayor contenido de lípidos en los individuos que habitan en zonas de alta productividad a diferencia de aquellos individuos de zonas de baja productividad (Lazo et al. 2021).

Toda la evidencia obtenida respecto del impacto de la surgencia ha sido desarrollada en invertebrados sésiles y vertebrados (Ver citas previas). Sin embargo, se desconoce si la surgencia costera puede afectar la abundancia de biomoléculas en productores primarios, como las macroalgas. Los productores primarios, son los primeros componentes de las tramas tróficas en recibir y responde a la variabilidad en disponibilidad de nutrientes, donde la abundancia de algas y la interaccion con los herbivoros es modificada en los puntos de surgencia o alta productividad o en los arrededores de estos centro de surgencia (Mattson, 1980, Broitman et al. 2001; Nielsen & Navarrete, 2004). Al respecto, se ha establecido que las condiciones ambientales, ademas de modificar la abundancia de algas, también puede modificar la abundancia de biomoléculas dentro de los tejidos de las macroalgas (Wheeler & North, 1981; Vega and Toledo 2018), por ejemplo, componentes como el nitrógeno y aminoácidos en los tejidos de las algas están directamente relacionados con la disponibilidad ambiental (Wheeler & North, 1981, Zimmerman & Kremer, 1986, Constanzo et al. 2000). En este sentido, en el último tiempo se ha indicado que procesos oceanográficos como El niño y la presencia de surgencia, generan gradientes de productividad en la costa Chilena (Thiel et al. 2007), lo cual tendría profundas implicancias en la distribución, fisiología y probablemente estarían asociados en las variaciones de la composición de biomoléculas de macroalgas (Vega & Toledo 2018).

La surgencia costera tiene profundas consecuencias en las relaciones de consumo que ocurren dentro de las tramas tróficas, lo cual puede aumentar o disminuir la riqueza de especies y su abundancia (Camus & Andrade, 1999). Donde los cambios en la calidad nutricional de las algas han sido descritos como determinantes de la conducta trófica de herbívoros, dada su importancia para el crecimiento, fecundidad y, en última instancia, en la adecuación biológica

de los herbívoros marinos (Mattson, 1980; Constanzo et al. 2000 Hemmi & Jormalainen, 2002). Así se ha establecido que las algas con mayor valor nutricional son preferidas por distintas especies de herbívoros marinos (Cruz-Rivera 2003; Duarte et al. 2011). Al respecto Duarte et al. (2015) expusieron al alga *Durvillaea incurvata* a dos concentraciones diferentes de CO_2 y establecieron que aquellas algas expuestas a menores concentraciones de CO_2, tenían un mayor contenido de proteínas y materia orgánica. Lo anterior, demuestra la capacidad de las algas de variar en su composición de los tejidos en función de las condiciones ambientales en las que se encuentran. En consecuencia, y considerando que la surgencia tiene efectos dramáticos sobre la disponibilidad de nutrientes, aún se desconoce si este fenómeno oceanográfico, puede modificar el contenido de carbohidratos, proteínas, lípidos, materia orgánica, presentes en tejidos de macroalgas y en consecuencia impactar en la relación herbívoro-alga.

Dentro de los herbívoros más abundantes en la costa de Chile, se encuentra *Loxecinus albus* (Erizo rojo), una especie de gran importancia para la pesquería artesanal. La composición de la dieta del erizo rojo, *L. albus* se compone en un 80% por algas pardas como *Lessonia spicata* y *Haloptesis* spp., además se ha descrito que *L. albus* presentan cambios en la dieta en respuesta a la variabilidad estacional, cambios la abundancia de algas o factores físicos (temperatura, pH, salinidad, etc), que se relacionan con las demandas energéticas de *L. albus.* (Santalices 1990; Cáceres et al. 1993). Por otra parte, *Lessonia spicata*, es una de las algas dominantes en el submareal somero a lo largo de la Corriente de Humboldt, forma desde los 30°S. Se caracteriza por su alto contenido energético, contenido de proteínas y carbohidratos, ademas los compenentes químicos que constituyen esta alga varían en los tejidos

temporalmente (Westermeier & Gómez, 1996; Clark 1948, Bernasconi 1953; Percival et al. 1983; González et al. 2012).

Toda la evidencia descrita, sugiere que condiciones oceanográficas como la surgencia, podrían modular el contenido nutricional de las algas y así la interacción herbívoro-planta. Sin embargo, se desconoce si existe asociación entre el contenido nutricional de las algas y la condición de surgencia y menos si esta asociación puede modificar la relación planta-herbívoro. Por lo cual, en el presente estudio se evaluará el impacto de la surgencia costera sobre la composición nutricional de *Lessonia spicata* y su efecto sobre la conducta trófica y desempeño del erizo rojo *Loxechinus albus*.

Esta tesis corresponde al ámbito 1 de la malla de Biología marina: investigación básica y aplicada. El resultado de aprendizaje asociado fue: realizar investigación básica que permita la comprensión y conservación de los ecosistemas marinos.

HIPÓTESIS

La surgencia cambia las propiedades nutricionales de *Lessonia spícata*, producto del aumento de nutrientes, lo cual modifica la conducta alimentaria y desempeño de *Loxechinus albus*.

Objetivo general

Evaluar si la surgencia costera genera cambios en las propiedades nutricionales de *Lessonia spícata*, la conducta alimentaria y desempeño de *Loxechinus albus*.

Objetivos específicos

Determinar y comparar la composición nutricional de *Lessonia spícata* provenientes de zonas con y sin surgencia costera.

Evaluar la selectividad trófica y el consumo de *Loxechinus albus* alimentados con *Lessonia spícata* provenientes de zonas con y sin surgencia costera.

Evaluar el crecimiento de *Loxechinus albus* alimentados con *Lessonia spícata* de zonas con y sin surgencia costera.

METODOLOGÍA

La caracterización de la variabilidad física, disponibilidad de nutrientes y contenido de nutrientes en *L. spicata* fueron realizados en tres zonas alta productividad (denominadas como U): Talcaruca (30,5º 71,6´S), Quintay (33,1º 71,7´S), Navidad (33,9º 71,8´S), y tres zonas de baja productividad (denominadas como DU): Los Molles (32,2º 71,5´S), Las Cruces (33,4º71,6´S), Isla Negra (33,4º 71,6´S). Para la evaluación de la conducta trófica los ejemplares de *Loxechinus albus*, tanto *L. spicata* como *L. albus* fueron obtenidos desde las localidades de Quintay y Las Cruces. Estas zonas han sido utilizadas previamente para evaluar el impacto de la surgencia en diferentes organismos marinos (Wieters 2005; Aldana et al. 2017; Fernández et al. 2017; Pérez-Matus et al. 2017; Zuloaga et al. 2018). Una vez capturados los ejemplares de erizo rojo, estos fueron dispuestos en coolers con aireación constante, agua de mar fresca y transportados al laboratorio de la Universidad Andres Bello, Republica 440. En el laboratorio, los animales fueron mantenidos en acuarios de 30 litros, a 14 ºC, con y flujo constante de agua, por una semana previo al desarrollo de los experimentos, para su correcta aclimatación.

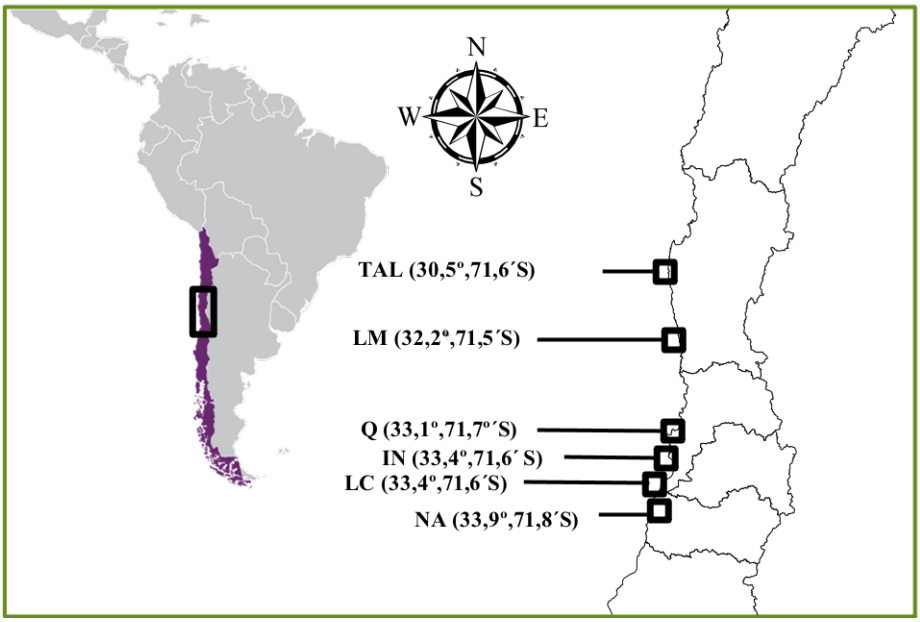

Figura 1. Mapa de la costa de Chile, se observa la ubicación de las localidades estudiadas. TAL= Talcaruca, LM= Los Molles, Q= Quintay, IN= Isla Negra, LC= Las Cruces y NA= Navidad.

1. Toma de muestras para análisis fisicoquímicos y nutrientes en la columna de agua

En cada una de las seis localidades de muestreo, se determinó la temperatura (ºC) y el pH (escala total) del agua de mar, mediante el uso de un equipo multiparámetro HANNA INSTRUMENTS HI9829, (U= temperatura (ºC) n=160, pH (escala total) n= 160 y DU= temperatura (ºC) n= 165, pH (escala total) n= 135). Para el caso de la disponibilidad de nutrientes, se tomaron muestras de agua 15 ml de cada zona en las cuales se evaluó: amonio, fosfato, nitrito y nitrato. (U= fosfato (ppm) n= 140, amonio(mg/l) n= 92, nitrito(ppb,) n= 85, nitrato (ppm) n=85 y DU= fosfato(ppm) n= 132, amonio (mg/l) n= 99, nitrito (ppb) n= 70, nitrato(ppm) n=70), esto se llevó a cabo con los kits HANNA INSTRUMENTS HI3826, HI767 y HI781.

2. Cuantificación de biomoléculas en tejidos de Lessonia spicata obtenidas desde zonas con U y DU

Para cuantificar la abundancia de biomoléculas en los tejidos de *Lessonia spicata*, se tomaron muestras de algas de individuos independientes desde cada una de las zonas de U=54 (Talcaruca n=7; Quintay n=20; Navidad n=27) y de DU=33 (Los Molles n=19; Isla Negra n=9; Las Cruces n=5). Las muestras de algas fueron depositadas en bolsas plásticas debidamente rotuladas con la fecha y lugar de extracción, luego fueron llevadas a laboratorio para su posterior análisis.

2.1*Contenido nutricional de las algas*

Previo a los análisis, los tejidos de las algas fueron secados en una mufla a 60°C por 3 días. Posteriormente cada una de las muestras secas, fue molida manualmente mediante el uso de mortero. El material resultante de cada muestra fue depositado en tubos eppendorf, rotulados y embalados con silicagel para su análisis en laboratorio de la composición nutricional de ejemplares de algas provenientes de U y DU.

2.2 Contenido de proteínas

El contenido de proteínas en el tejido de *L. spicata* obtenidas desde zonas U y DU, fue cuantificado mediante el método ácido de bicinconínico (BCA Protein Assay Kit, Pierce). Utilizando albúmina de suero bovino como blanco, luego se mezclaron las muestras con dodecilsulfato de sodio (0,5%), sometido a ultrasonido durante 1.5.- min y se centrifugó a 5500 rpm por 35 min, el sobrenadante se incubó con ácido bicinconínico a 45°c durante 30 min. La concentración se determinó colorimétricamente midiendo la absorbancia a 562 nm.

2.3 Contenido de carbohidratos

El contenido de carbohidratos se estableció utilizando el tejido seco (~10mg) con el método de fenol-H2SO4 (Dubois et al. 1956) el cual consiste en extraer los azucares totales por ebullición en ácido tricloroacético al 5% que contiene Ag2SO4 al 0,1% (Barnes & Heath, 1966). El contenido tota se estimó por absorbancia a 490 nm, usando glucosa como estándar. Estos análisis se realizaron en el Laboratorio de Recursos de la Facultad de Ciencias de la UCSC, Concepción a cargo del Dr. Angel Urzúa.

3. Conducta trófica de Loxechunis albus

Los experimentos de selectividad trófica: selectividad y consumo de alimento fueron realizados ejemplares de *Lexochinus albus* y frondas de *Lessonia spicata* muestreados desde Quintay (U) y Las Cruces (DU).

3.1. Evaluación de la selectividad alimenticia de L. albus

Para evaluar la selectividad trófica, se utilizaron 14 animales provenientes de U (Peso =17,82 g ±4,96) y 13 animales de DU (Peso= 9,30 g, ± 2,33). Cada uno de los ejemplares de *Lexochinus albus* fue pesado con una balanza analítica (RADWAG, Polonia, de precisión 0,001 g). Los individuos fueron dispuestos individualmente en cajas plásticas (volumen de 550 ml, 15 ancho x 10 largo x 5 alto cm), las cuales fueron perforadas para permitir la circulación del agua de mar. Luego a cada ejemplar se les dio como alimento simultáneamente algas de U y DU de 1 g aproximadamente. Las algas de U y DU fueron dispuestas en los extremos opuestos de cada caja y mantenidas en su posición con amarres de cables (Fig. 1). Los experimentos duraron 24 horas. Cada réplica experimental tuvo su unidad control, donde se expuso un trozo de alga de peso similar, a las mismas condiciones

experimentales, pero sin la presencia del herbívoro, lo que permitió determinar las variaciones del peso del alga, sin la presencia del herbívoro. Los trozos de alga, tanto en las unidades experimentales como en los controles fueron pesados con una balanza analítica RADWAG, (Polonia, de precisión 0,001), antes y después del tiempo experimental. El cambio de masa para el consumo de su respectivo control se determinó restando el cambio de las algas de cada experimento menos el consumo del control: (Peso Alga Experimento $_{Inicial}$ – Peso Alga Experimento $_{Final}$) – (Peso Alga Control $_{Inicial}$ – Peso Alga Control $_{Final}$) = Consumo (Roa, 1992).

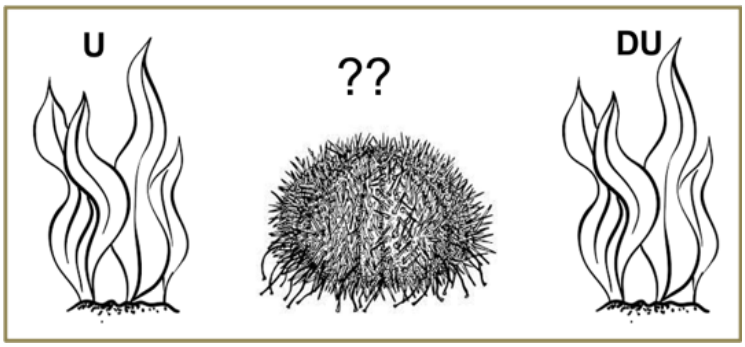

Figura 2. Esquema del experimento de selección trófica de *L. albus* provenientes de U y DU sobre *L. spicata* obtenidas desde las zonas U y DU.

3.2. Evaluación del Consumo de alimento de L. albus

Para evaluar el consumo de alimento de *Lexochinus albus,* en experimentos de no selección, se utilizaron 35 animales (Peso= 16,15 g ±3,740) provenientes de U, de los cuales 16 fueron alimentados con algas de U y 19 con algas DU separadamente. Para el caso de los animales de DU, se utilizaron 19 animales (Peso=7,71 g ±1,928) de los cuales 9 fueron alimentados con algas de U y 10 de DU separadamente. Cada trozo de alga utilizado tenía un peso

aproximado de 1 gramo. Los animales y las algas fueron pesados con una balanza analítica RADWAG, (Polonia, de precisión 0,001 g). Los organismos fueron individualizados en cajas plásticas similares a las descritas en los experimentos de selección. Los animales de U y DU fueron alimentados con algas de U y DU durante 24 horas. Cada réplica experimental tuvo su réplica control, donde se sometió al alga a las mismas condiciones, pero sin la presencia del herbívoro, para así registrar la variación natural del peso del alga durante las 24 horas. Para calcular el consumo se utilizó la siguiente fórmula: (Peso Alga Experimento $_{Inicial}$ – Peso Alga Experimento $_{Final}$) – (Peso Alga Control $_{Inicial}$ – Peso Alga Control $_{Final}$) = Consumo (Roa, 1992).

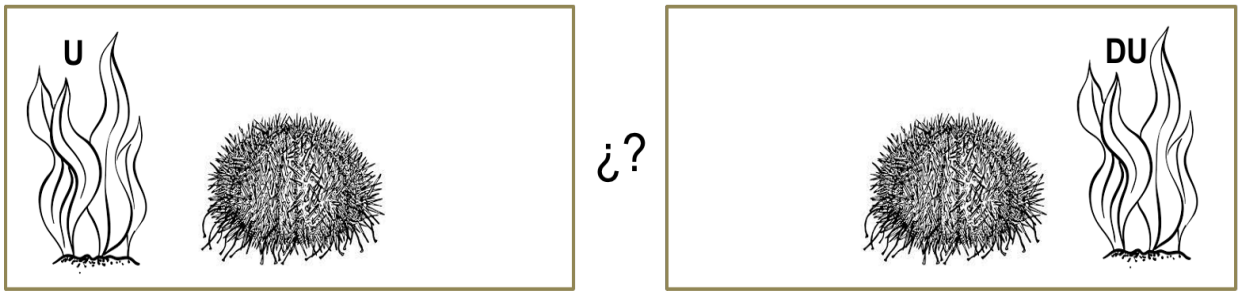

Figura 3. Esquema experimento de consumo de *L. albus* obtenidos desde U y DU sobre *L. spicata* obtenida desde U y DU

4. Evaluación de la tasa de crecimiento de L. albus

Para evaluar la tasa de crecimiento (mg*día^{-1}) de *Lexochinus albus* se utilizaron 21 animales de U (Peso= 3,40 g ± 2,161), de los cuales 12 fueron alimentados con algas de U y 9 con algas de DU. Por otra parte, se utilizaron 14 animales de DU (Peso= 10,414g ± 2,555), de los cuales 6 fueron alimentados con algas de U y 8 alimentados con algas de DU. Previo al inicio del experimento, cada uno de los animales fue pesado con una balanza analítica RADWAG, (Polonia, de precisión 0,001 g.) Cada animal fue alimentado diariamente con un trozo de alga

de tamaño y peso similar (1 gramo) y mantenido con su dieta respectiva durante 45 días. Al final del periodo experimental, se determinó la tasa de crecimiento diario de cada uno de los ejemplares sometidos a cada una de las dietas mediante: TC = ((Peso $_{final}$ (g)-Peso $_{inicial}$ (g)/Tiempo (d)).

5. Análisis estadístico

Previo a la determinación de normalidad de todos los datos se procedió a realizar los análisis utilizando el software R.

Para los parámetros ambientales (temperatura, pH, fosfato, amonio, nitrito y nitrato), se compararon entre las 6 localidades de estudio, que se agruparon en zonas U (Talcaruca, Quintay y Navidad) y DU (Los Molles, Isla Negra y Las Cruces). Se realizó Modelo Lineal ML y un análisis ANOVA de una vía. Además, se realizó una correlación de Pearson entre la temperatura del agua de mar y los nutrientes en el agua.

Para evaluar el contenido de Proteínas y carbohidratos se realizó un Modelo Lineal, teniendo como variable respuesta el contenido de cada uno de las biomoleculas y como variable independiente la zona de donde proviene el alga (U y DU).

Para evaluar la selectividad alimenticia, se realizó un Modelo Lineal Generalizado con un ajuste cuasibinomial para controlar la sobre dispersión de los datos, luego se realizó un análisis de ANOVA de dos vías.

Mientras que para el consumo se estimó un modelo lineal y se analizó mediante un ANOVA.

Para el crecimiento, se estimó un modelo lineal y se analizaron mediante una prueba de ANOVA.

RESULTADOS

Parámetros físicos y disponibilidad de nutrientes en zonas de alta y baja productividad en seis localidades de la costa chilena.

Los resultados de la evaluación de las variables fisicoquímicas del agua de mar entre las localidades de U (Talcaruca, Quintay y Navidad) y DU (Los Molles, Isla Negra y Las Cruces), reveló que la temperatura superficial del mar y el pH fueron mayores en las localidades DU (Fig. 4, Tabla 1). Por el contrario, el fosfato fue mayor en las zonas U (Fig. 4, Tabla 1). Mientras que el amonio, nitrito y nitrato no mostraron diferencias entre localidades. Por otro lado, las correlaciones entre los nutrientes (fosfato, nitrito, nitrato y amonio) con la temperatura del agua de mar, mostraron que la temperatura más baja se correlaciona negativamente con mayor cantidad de nutrientes (Fig. 5, Tabla 2).

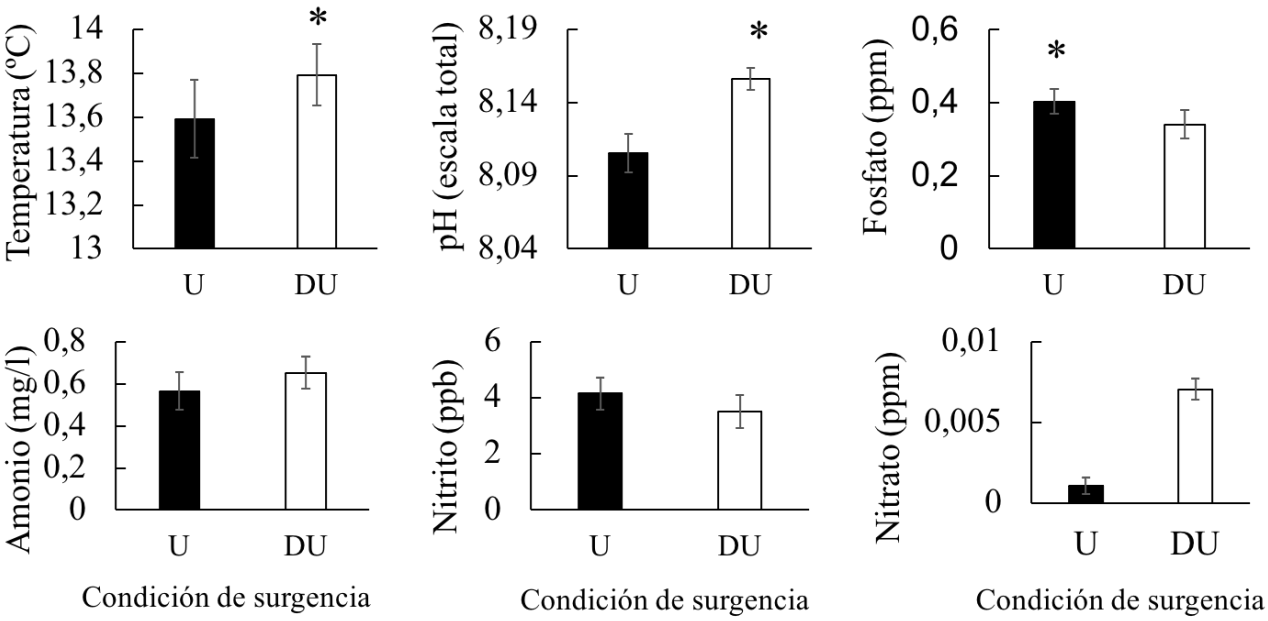

Figura 4. Resultado del análisis de la temperatura (ºC), pH (escala total), fosfato (ppm), amonio (mg/l), nitrito (ppb) y nitrato (ppm) del agua de mar registrada en U y DU. Se indican valores promedio (± 1 EE). El asterisco representa diferencias significativas (*p value* <0,05) entre U= Algas de surgencia, DU= Algas de baja surgencia. Las líneas sobre las barras indican +/- 1 error estándar asociado a cada experimento.

Tabla 1. Análisis de Varianza (ANOVA) de los parámetros ambientales entre las seis localidades de estudio. En negrita se muestran las diferencias significativas (*p value* <0,05). gl= Grados de Libertad, F= Valor de F.

Variable	**ANOVA**			
	Fuente de variación	**g.l.**	**F**	***p-value***
Temperatura (ºC)	Zonas Error	1 338	43,39	**<0,001**
Nitrito (ppb)	Zonas Error	1 153	0,496	0,482
Nitrato (ppm)	Zonas Error	1 25	0,278	0,603
Amonio (mg/l)	Zonas Error	1 189	2,682	0,103
Fosfato (ppm)	Zonas Error	1 285	53,62	**0,001**
pH (escala total)	Zonas Error	1 293	10,16	**0,002**

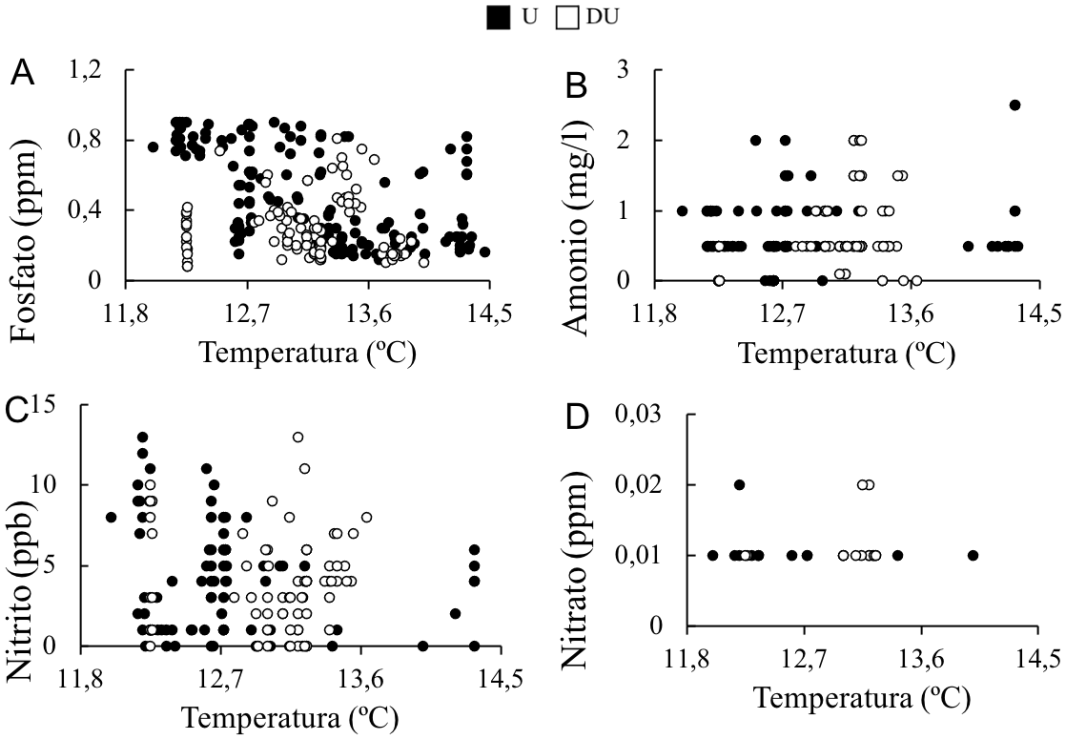

Figura 5. Análisis de correlación entre nutrientes (fosfato (ppm), amonio (mg/l), nitrito (ppb) y nitrato (ppm)) y temperatura del agua de mar (ºC). Puntos negros representan los datos de zonas de surgencia U y puntos blancos datos de zonas de baja surgencia DU.

Tabla 2. Correlación de Pearson entre nitrito (ppb), nitrato (ppm), amonio(mg/l) y fosfato (ppm) y la temperatura del agua de mar (ºC) de zonas de surgencia y no surgencia. Los valores en negrita representan los valores significativos (*p-value* < 0.05). g.l= Grados de libertad.

Variable	Fuente de variación	Surgencia (U)	No surgencia (DU)
Nitrito (ppb)	gl	83	68
	t-test	-2.298	0.699
	r	**-0.244**	0.084
Nitrato (ppm)	gl	11	12
	t-test	-0.761	0.366
	r	0.224	0.105
Amonio (mg/l)	gl	90	12
	t-test	1.087	-1.127
	r	0.114	-0.114
Fosfato (ppm)	gl	153	97
	t-test	-8.743	-1.127
	r	**-0.577**	**-0.114**

Contenido nutricional de Lessonia spicata muestreadas desde zonas de alta y baja productividad en la costa chilena

La evaluación del contenido de proteínas y carbohidratos en *L. spicata*, provenientes de localidades U y DU, reveló que los tejidos de las algas provenientes de las localidades de U presentaron significativamente más abundancia de carbohidratos y proteínas en sus tejidos, que las algas provenientes de las localidades de DU (Fig 6, Tabla 3), Prueba *a-posteriori* de Tukey $p < 0,05$). La localidad con mayor contenido de proteínas en *L. spiaca* fue Talcaruca (U) y la menor Los Molles (DU). Para el caso de los carbohidratos, *Lessonia spicata* muestreadas en las zonas U presentaron similar y mayor contenido de carbohidratos que las muestreadas en las zonas DU (Fig. 6, Tabla 3).

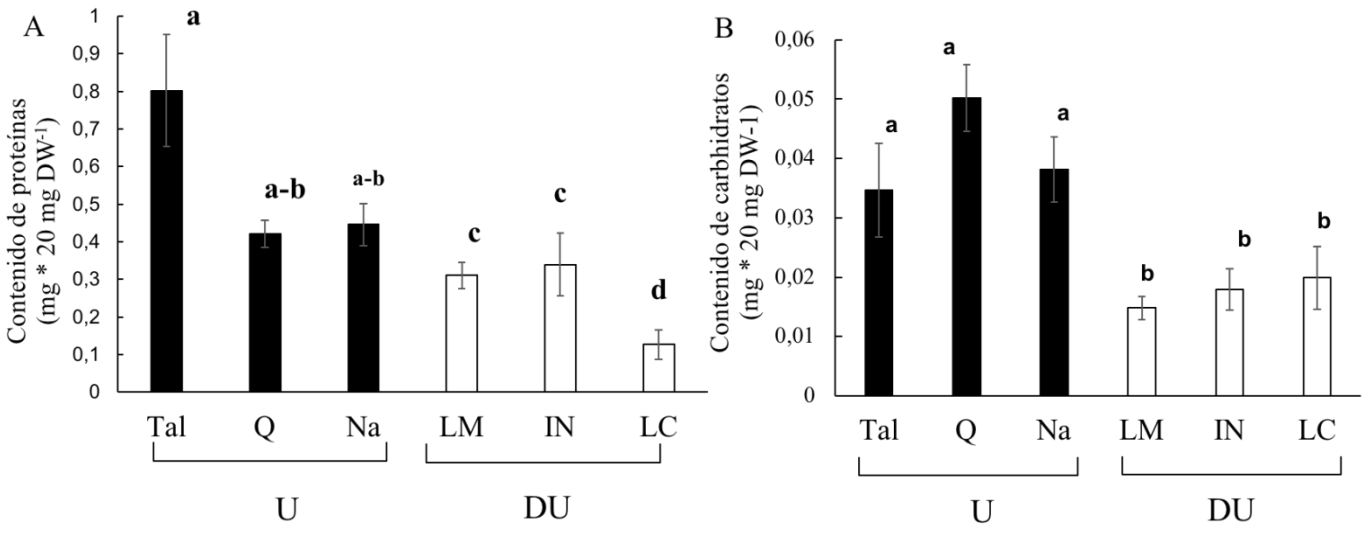

Figura 6. Contenido de proteínas A y carbohidratos B, entre las seis localidades estudiadas. U (Tal= Talcaruca, Q= Quintay y Na= Navidad), DU (LM= Los Molles, IN= Isla Negra y LC= Las Cruces). Se indican valores promedio (± 1 EE). Las líneas sobre las barras indican +/- 1 error estándar asociado. Las letras sobre las barras representan los principales grupos según el contenido de nutrientes. Las barras negras representan algas de surgencia, y las barras blancas representan algas de baja surgencia.

Tabla 3. Análisis de Varianza (ANOVA) del contenido de nutrientes en *Lessonia spicata* provenientes de zonas de surgencia y baja surgencia. En negrita se representan los valores significativos para cada variable (*p value* <0,05). g.l= Grados de Libertad, F= Valor de F.

Variable	ANOVA			
	Fuente de variación	**g.l.**	**F**	***p-value***
Proteínas	Zonas	5	4,891	**0,001**
	Error	81		
Carbohidratos	Zonas	5	5,107	**0,001**
	Error	81		

Selección y consumo

Los análisis de selección de alimento por parte de *L. albus*, indicaron que el origen del alga es un factor relevante en la selección por parte del erizo rojo (Figura 7, Tabla 4). Interesantemente, los animales de U y DU consumieron significativamente más *L. spicata* de U que de DU (Fig. 7, Tabla 4).

Por otra parte, la evaluación del consumo de algas desde U y DU en experimentos de "no-choice" por *L. albus*, revelaron interacción entre el origen del erizo y el origen del alga (Fig 8, Tabla 5). Los animales de surgencia presentaron un similar y significativamente mayor consumo tanto de algas de U como DU, en comparación a los animales de DU (Figura 5). Por otra parte, los animales de DU consumieron una mayor cantidad de algas de surgencia (Figura 8, Tabla4).

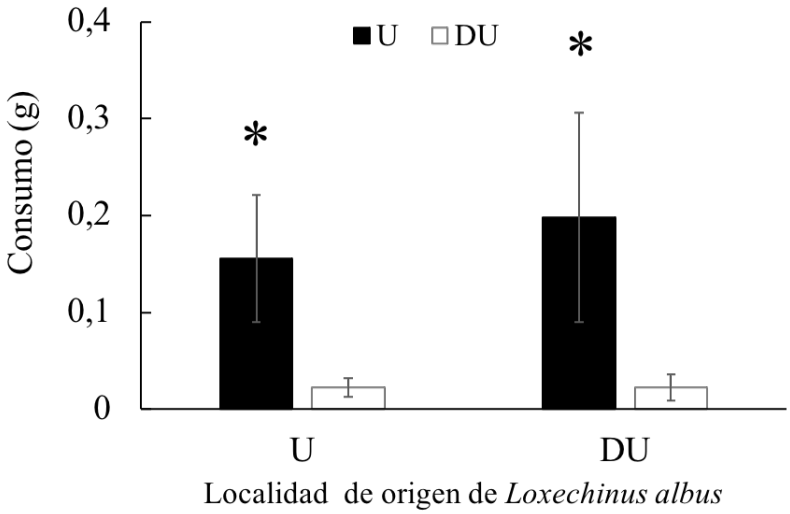

Figura 7. Selección alimenticia de *Loxechinus albus* sobre *Lessonia sipicata* provenientes de zona de surgencia y zona de baja surgencia. Los asteriscos representan las diferencias significativas (*p value* < 0,05). Las líneas sobre las barras indican +/- 1 error estándar. U=Algas de surgencia, DU= Algas de baja surgencia. Las barras negras representan las algas provenientes de U y las barras blancas corresponde a algas provenientes de DU.

Tabla 4. Resultado de Modelo Lineal Generalizado (GLM) para la selección de *Loxechinus albus* de U y DU alimentados con alga *Lessonia spicata* de U y de DU. En negrita se representan los valores significativos, para cada variable (*p value* <0,05).

Variable	**GLM**				
	Fuente de variación	**Estimado Std.**	**Error Standar**	**Z value**	***p-value***
Consumo (g)	(Intercepto)	1,252	1,399	0,895	0,380
	Tamaño corporal (bd)	-2,493	1,077	-2,314	**0,030**
	Localidad erizo (Le)	-2,877	1,774	-1,622	0,118
	bd x Le	2,383	1,123	2,121	**0,044**

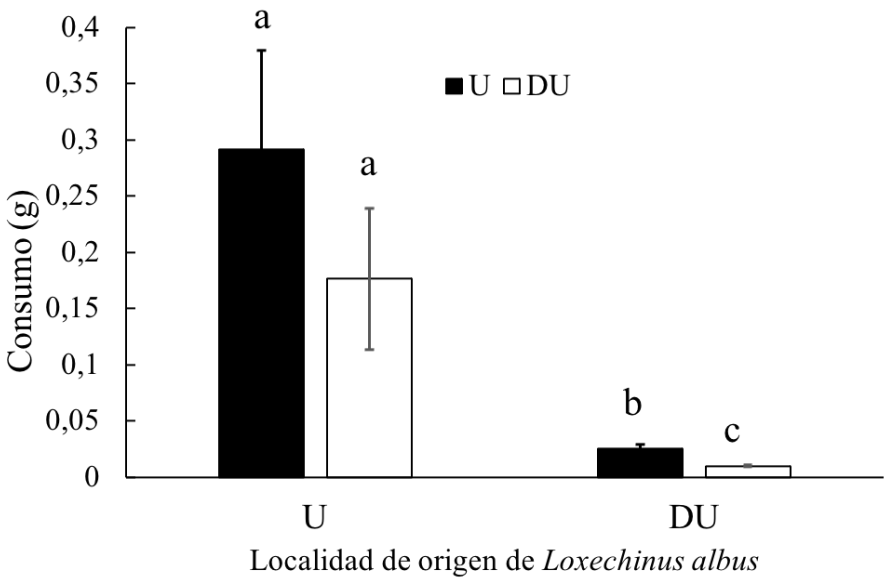

Figura 8. Consumo de alimento de *Loxechinus albus* sobre *Lessonia sipicata* provenientes de zona de U y DU. Las letras representan los principales grupos según el consumo de algas. Las líneas sobre las barras indican +/- 1 error estándar. U= Algas de surgencia, DU= Algas de baja surgencia. Las barras negras representan las algas provenientes de U y las barras blancas corresponde a algas provenientes de DU que fueron dadas de alimento a *L. albus*.

Tabla 5. Resultado de análisis de varianza (ANOVA) para el consumo de *Loxechinus albus* de U y DU alimentados con alga *Lessonia spicata* de U y de DU. En negrita se representan los valores significativos, para cada variable (*p value* <0,05). G.L = grados de Libertad, F= Valor de F.

Variable	**ANOVA**			
	Fuente de variación	**g.l**	**F**	***p-value***
Consumo (g)	Localidad erizo (Le)	1	33,62	**0,001**
	Origen alga (Oa)	1	12,18	**0,001**
	Le x Oa	1	16,95	**0,001**
	Error	50		

Tasa de crecimiento

La evaluación de la tasa de crecimiento (mg*día^{-1}) de *Loxechinus albus* obtenidos desde U y DU alimentados con *L. spícata* de U y DU, revelaron que aquellos alimentados con *Lessonia spicata* provenientes de zona de surgencia, presentaron la mayor tasa de crecimiento diario (Figura 9, Tabla 6). Interesantemente, los provenientes de la zona DU alimentados con *L. spicata* de U, mostraron la mayor tasa de crecimiento de todos los grupos estudiados, mientras que erizos de DU alimentados con algas de DU presentaron el menor crecimiento durante el tiempo experimentale.

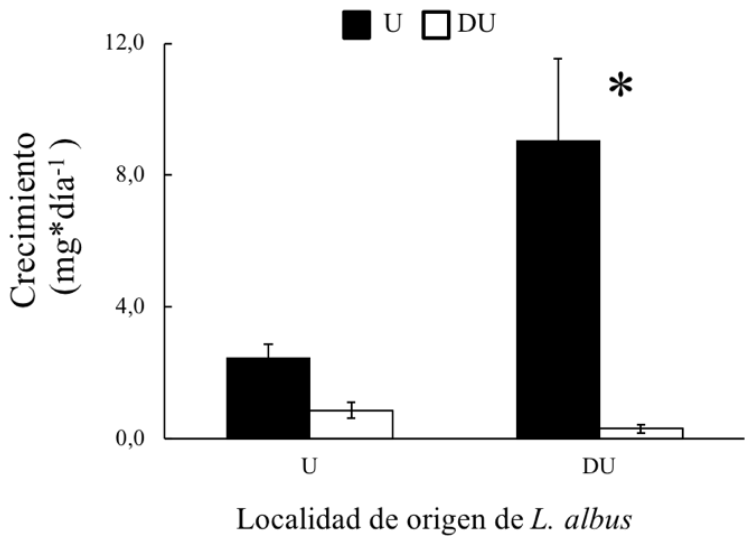

Figura 9. Tasa de crecimiento (mg*día^{-1}) de *Loxechinus albus* de U y DU, alimentados con algas de surgencia y baja surgencia. El asterisco representa diferencias significativas. Las líneas sobre las barras representan +/- 1 error estándar asociado a cada tratamiento. Las barras negras representan las algas dadas como alimento a *L. abus,* provenientes de U y las barras blancas corresponde a algas provenientes de DU.

Tabla 6. Análisis de Varianza (ANOVA) de la tasa de crecimiento (mg*día^{-1} ind $^{-1}$) de *Loxechinus albus* entre zonas (Quintay y Las Cruces) y el origen del alga (U-DU). En negrita se representan los valores significativos (*p value* <0,05) para cada fuente de variación.

Variable	**ANOVA**			
	Fuente de variación	**g.l**	**F**	***p-value***
Tasa de crecimiento (g*día^{-1})	Localidad erizo (Le)	1	0,006	0,936
	Origen alga (Oa)	1	10,356	**0,001**
	Le x Oa	1	8,512	**0,001**
	Error	31		

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indicaron que el agua de mar de las zonas de U presentaron menor temperatura, mayor cantidad de fosfato, y menor pH que las zonas de DU. Además la temperatura se encuentra correlacionada negativamente con un aumento en la disponibilidad de nutrientes, como el fosfato y nitrito. En adición, las algas procedentes de zonas U mostraron mayores concentraciones de proteínas y carbohidratos que las de DU. Por otro lado, la conducta alimenticia de *L. albus* mostró que los individuos procedentes de zonas de U y DU seleccionaron activamente algas de la zona de U. Mientras que, se observó un mayor consumo de algas, independiente de su origen por parte de los animales de U. Sin embargo, los erizos de DU consumieron significativamente más algas de U. Por otra parte, la tasa de crecimiento tanto los erizos de U como los DU, fueron mayores al ser alimentados con algas de U. Más aún, los erizos DU alimentados con algas de U mostraron las mayores tasas de crecimiento de todos los grupos experimentales.

Variaciones en los parámetros fisicoquímicos de agua de mar, entre las zonas de alta productividad (U) y baja productividad (DU) en la costa de Chile.

Las zonas de surgencia han sido descritas por presentar aguas frías, pobres en oxígeno y bajas en pH (Thiel et al. 2007, Feely et al. 2008). La baja temperatura registrada en el agua de mar en las zonas de alta productividad, se correlaciona negativamente con un aumento en la disponibilidad de nutrientes, así a menor temperatura mayor disponibilidad de nutrientes (Thiel et al. 2007; Aravena at al. 2014; Wieters, 2005). De este modo, la temperatura del agua de mar ha sido aceptada como un predictor de la condición de surgencia, debido a sus aguas más frías (Anguita et al. 2020). En el presente trabajo, la evidencia obtenida reveló que el agua de mar en las zonas de alta productividad U, presentaron una temperatura y pH

significativamente menor que en las zonas de baja productividad DU (Fig. 4, Tabla 1). En esta línea, la baja temperatura observada en las zonas U, se correlaciona negativamente con un aumento en nutrientes como el nitrito y el fosfato, así a menor temperatura hay un incremento de los nutrientes disponibles (Fig. 5, Tabla 2). La evidencia obtenida indicó que las zonas U y DU muestreadas, presentarían condiciones fisicoquímicas contrastantes entre sí. Las variaciones oceanograficas (nutrientes, temperatura, pH) producto de la surgencia tiene profundos efectos e influencias en el desempeño de los organismos marinos y en las dinamicas comunitarias (Menge et al. 2003; Palumbi, 2003; Pulgar et al. 2011, 2013, a, b; Fuentes et al. 2017).

Impactos de los escenarios de alta y baja productividad sobre el contenido nutricional de productores primarios

En las zonas de surgencia se ha descrito que los procesos biológicos como: expresión génica, actividad biosintética, crecimiento e interacciones biológicas ocurren a una mayor velocidad (Palumbi, 2003; Menge et al. 2003 Aldana et al. 2017; Zuloaga et al. 2018), más aun, se ha planteado que los óptimos fisiológicos serían diferentes entre animales que habitan zonas de alta y baja productividad (Chícharo et al. 2003; Pulgar et al. 2011, 2013), lo que impacta patrones de distribución de especies y dinámicas las poblacionales (Edding et al. 1994; Thiel et al. 2007). Sin embargo, se desconoce si la surgencia promueve cambios en la composición nutricional de los tejidos de organismos marinos. Al respecto, se ha indicado que patrones estacionales en condiciones físicas (ej. Cambios de temperatura, disponibilidad de luz, concentraciones de nutrientes, etc.) y la presencia de procesos oceanográficos (ej. El Niño y Surgencia), producen cambios en la composición química de las algas, los que estarían asociados a cambios en la disponibilidad de nutrientes (Etcheverry, 1958; Westermeir et al.

2012). Así, en periodos fríos las algas aumentan las tasas de fijación de nitrógeno (Gomez & Houvin, 2012; Tala, 2013), mientras que en estaciones cálidas, las algas utilizan la energía para mantener sus procesos fisiológicos, lo que conlleva a la pérdida de las reservas de nitrógeno (Tala & Edding, 2005; Gomez & Huovinen, 2011). Al respecto Lüning & Dieck (1989), indicaron que el desarrollo (crecimiento y reproducción) de las algas puede estar directamente controlado por la disponibilidad de nutrientes que se generan durante "El Niño", "La Niña" y la surgencia costera a lo largo del Sistema de Corriente de Humboldt (Edding et al. 1994; Thiel et al. 2007). Estos cambios en la productividad, disponibilidad de nutrientes afectan incrementando la eficiencia fotosintetica, la fisiología y el metabolismo de algas como *Lessonia* spp (Gomez & Huovinen, 2011; Tala, 2013). No obstante, no existe información acerca como la surgencia afectaría la composición nutricional de macroalgas en un gradiente de variabilidad ambiental, como ha sido reportado para el organismos fitoplanctónicos (Mitchell-Innes & Winter, 1983; Abott & Zion, 1985; Hutchins et al. 2002; Danielsdotier et al. 2007; Ferreira et al. 2020) Al respecto, una de las pocas evidencias existentes acerca de la relación entre surgencia y composición de los tejidos de organismos marinos, reveló que en Chile central el fenómeno de surgencia estaría asociado a cambios en la composición y abundancia de ácidos grasos de *Concholepas concholepas* durante invierno y verano*, C. concholepas* representa uno de los recursos bentónicos más relevantes del Sistema de Corriente de Humboldt (Lazo et al. 2021, a, b). Esta evidencia indicaría, que las condiciones de U podrían modificar la composición de los ácidos grasos de un depredador tope como lo es *C. concholepas,* lo que revelaría un fuerte impacto bottom-up de la disponibillidad y probablemente calidad del alimento en zonas de surgencia, que incluiría a las presas del loco las cuales son principalmente organismos filtradores (Stotz 1997). En adición, toda la evidencia asociada al impacto biológico de la surgencia ha sido desarrollada

en animales, ya sea invertebrados (*Fissurella* spp, *Mytilus californianus y Mytilus trossulus*) y/o vertebrados (*Scartichthys viridis*, *Girella laevifrons* y *Graus nigra*) (Guerry, 2008; Pulgar et al. 2013; Aldana et al. 2017), sin considerar en este análisis a los productores primarios, como las macroalgas. Lo anterior, resulta paradójico, pues son los productores primarios, el primer eslabón de las tramas tróficas, quienes responden a la variabilidad en la disponibilidad de nutrientes directamente (Wheeler & North, 1981; Duarte, 1995). Así, se ha establecido que el contenido de compuestos nitrogenados en productores primarios, están directamente relacionado a la disponibilidad de nutrientes en el ambiente (Zimmerman & Kremer, 1986; Constanzo et al. 2000). En este sentido, el presente trabajo reveló que *L. spicata* provenientes de zonas de alta productividad, no solo tenían un mayor contenido de proteínas sino que además, los carbohidratos en sus tejidos, fueron mayores en comparación a las algas provenientes de zonas de baja productividad (Fig. 6, Tabla 3). Esta evidencia reveló que los eventos de surgencia costera estarían modificando la abundancia de componentes, como proteínas y carbohidratos en los tejidos de las macroalgas (Fig. 4 y 5, Tabla 1 y 2). Los resultados obtenidos, representa el primer reporte sobre los efectos de la surgencia sobre la abundancia de biomoléculas en tejidos de productores primarios como las macroalgas en el sistema de corrientes de Humboldt. Lo anterior demuestra como las zonas de alta productividad podrían incrementar la calidad de los tejidos de productores primarios, como *L. spicata*. (Duarte et al. 2015), una de las macroalgas más abundantes y parte de la dieta de variadas especies de herbívoros que habitan las costas de Chile (González, et al. 2008, 2012; Oróstica et al. 2014).

Implicancias biológicas de las condiciones de surgencia costera sobre los organismos

Las zonas de surgencia han sido descritas como zonas que desafían el funcionamiento de los animales, en especial el grupo de los organismos calcificadores, los cuales estarían sometidos a intenso estrés productos del impacto de la acidificación reportada para zonas de surgencia (Ries et al. 2009; Lagos et al. 2016; Duarte et al. 2015; 2021). A nivel de individuo, se ha descrito que la acidificación disminuye el crecimiento y la tasa de calcificación en moluscos calcidicadores (Langdon et al. 2000; Caldeira & Wickett, 2003; Orr et al. 2005). Además, la acidificación del agua de mar puede afectar la interacción alga-herbívoro, como también la competencia interespecífica, influenciando la estructura comunitaria (Menge et al. 2003; O`Connor, 2009; Díaz-Pulido et al. 2011). Sin embargo, recientemente, se ha establecido que la disponibilidad de nutrientes (energía disponible), sería un factor relevante en la respuesta compensatoria de los animales marinos frente al estrés por acidificación (Rodriguez et al. 2008; Ries et al. 2009; Thomsen et al. 2013). Al respecto Thomsen et al. (2013) determinaron que tanto las tasas de calcificación, como las tasas de crecimiento de *Mytilus edulis*, eran dependientes de la disponibilidad del alimento y no de la condición de acidificación del ambiente. En este sentido, los resultados obtenidos en el presente trabajo, representan una nueva mirada para el estudio del impacto de la surgencia y la acidificación marina, ya que la disponibilidad de nutrientes no solo podría aminorar el impacto estresante de las condiciones de acidificación producto de la surgencia costera, sino que además, podrían modular la composición de los productores primarios incrementado en este último grupo, principalmente la abundancia de proteínas y carbohidratos (Fig 6, Tabla 3), biomoléculas que han sido descritas como relevantes en determinar la conducta trófica de herbívoros marinos (Matsson, 1980; Duarte et al. 2011, 2014.).

Impactos de la surgencia costera sobre la conducta alimentaria de los herbívoros marinos en zonas de alta y baja productividad

Existe una gran restricción nutricional en la dieta de los herbívoros marinos producto del consumo de elementos de baja calidad nutricional como las algas (Mattson 1980; White, 1993; Sterner & Hessen 1994). En este sentido los herbívoros, han desarrollado diversos estrategias conductuales y fisiológicas que les permiten compensar los déficits nutricionales de su alimento y poder satisfacer sus requerimientos energéticos. Por ejemplo, los herbívoros presentan una activa selección por ítems tróficos de alta calidad nutricional o la selección de estructuras de las macroalga (ej, talo y las frondas) que tengan mayor valor nutricional (Cronin & Hay, 1996; Westermeier & Gómez, 1996; Duarte et al. 2015). Además, se ha descrito un incremento del consumo de ítems de baja calidad alimenticia, aumento en la eficiencia de absorción y dietas mixtas de algas, incluso algunos herbívoros ocasionalmente muestran una conducta carnívora (White, 1993; Pennings et al. 1993; Cruz-Rivera & Hay, 2000). La evidencia obtenida en el presente trabajo reveló que los cambios en la composición nutricional de biomoléculas en tejidos de *L. sipicata* (Fig. 6, Tabla 3), modela la conducta alimenticia de *L. albus*, así en los experimentos de selección trófica, *L. albus* mostró una preferencia alimenticia por aquellas algas provenientes de zonas de alta productividad, itemes tróficos que presentaron mayor contenido de proteínas y carbohidratos en sus tejidos, independiente de la zona de procedencia de los erizos (Fig. 7, Tabla 4). Siendo las proteinas y los carbohidratos los principales influyentes en la preferencia alimentaria, tasa de crecimiento y el comportamiento de herbivoros marinos (Mattson, 1980; Cruz-Rivera & Hay, 2003; Duarte et al. 2010)

Por otro lado, las algas también han desarrollado mecanismos para inhibir la herbivoría, (ej. Florotaninos), los efectos de estas moléculas sobre los herbívoros son muy diverso, se ha

determinado que pueden actuar reduciendo la digestión, ya que producen daños en organos del sistema digestivo (ej. Daños a nivel de intestino) (Butler, 1991; Appel 1993) o también presentar efectos de toxina, generando radicales de oxigeno en los herbívoros que las consumen (Barnays et al. 1989; Appel 1993). Además, las concentraciones de estos metabolitos secundarios o polifenoles, están relacionadas con parámetros ambientales tales como los nutrientes, irradiancia, temperatura y la intensidad del pastoreo (Van Alstyne 1988, Yates & Peckol, 1993; Cronin & Hay 1996). Al respecto, se ha establecido que la disponibilidad de nitrógeno en el ambiente, estaría asociada a las concentraciones de los florotaninos en las algas. Así, concentraciones altas de nitrógeno, disminuyen la producción de florotaninos (Van Alstyne et al. 2001). En adición, la temperatura del agua de mar también afecta los niveles de los florotaninos en las algas, en los trópicos, donde las temperaturas del agua de mar es alta, los niveles de estos compuestos son mayores, en comparación con las aguas frías de zonas templadas, donde las concentraciones de florotaninos tienen a disminuir (Van Alstyne, 1988; Targett et al 1992). En el presente trabajo las zonas de alta productividad, presentaron bajas temperaturas y un incremeno significativo en la disponibilidad de nutrientes y compuestos nitrogenados (Fig. 4, Tabla 1). Esta combinación de variables, podría estar jugando un rol fundamental en la producción de moléculas que inhiben la herbivoría por parte de las algas marinas. Al respecto, nuestros resultados revelaron una clara selección por las algas de U (Fig. 7, Tabla 4), mientras que para los ensayos de consumo, los animales de U consumieron en igual medida algas de U y DU, mientras que los animales de DU consumieron más tejidos de algas U (Fig.8, Tabla 5). Esta evidencia, podría estar asociada a las posibles variaciones inter poblacionales en el contenido de moléculas que inhiben la herbivoría en las algas de zonas de alta y baja productividad, aspecto que requiere más investigación.

Desempeño de los herbívoros marinos frente a alimento con alta calidad nutricional v/s baja calidad nutricional

Diferentes estudios han evaluado como la calidad nutricional del alimento, se relaciona con cambios en el desempeño de diferentes herbívoros marinos, lo cual finalmente se ve reflejado en parámetros asociados a la adecuación biológica tales como: el crecimiento, fecundidad, reproducción (Gulati & Demott, 1997; Matsson 1980; Cruz-Rivera & Hay 2004; Duarte et al. 2010). En este sentido, se ha indicado que procesos oceanográficos como El Niño, eventos de surgencia y cambios estacionales, podrían provocar variación el contenido de proteínas en algas del género *Lessonia* y otras especies de Laminariales, a lo largo del Sistema de Corrientes de Humboldt y otros sistemas de corrientes de alta productividad a nivel mundial (Rosell & Srivastava, 1985; Hernandez-Carmona et al. 2009; Toledo et al 2009; Schiener et al. 2015; Vega & Toledo, 2018). Al respecto la evidencia obtenida reveló que la surgencia, incrementa la abundancia de proteínas y carbohidratos en los tejidos de *L. spicata,* (Fig. 5 y 6, Tabla. 2 y 3). En esta línea, la tasa de crecimiento de los erizos alimentados con algas de U fue mayor que la de los alimentados con algas DU (Fig. 9; Tabla 6). Más aún, los erizos provenientes de zonas DU, alimentados con algas de U, presentaron las mayores tasas de crecimiento, en contraste con los erizos provenientes también de DU, alimentados con algas DU, los cuales registraron las menores tasas en crecimiento (Fig. 9, Tabla 6). Lo que concuerda con que proteínas y carbohidratos son escenciales para los herbívoros marinos (Cruz-Rivera Y Hay 2003: Duearte et al. 2010; 2011). Estas variaciones en las tasas de crecimiento y el tamaño de los organismos como *L. albus* puede tener profundas implicancias para la estructura poblacional y comunitaria, donde la productividad (disponibilidad de nutrientes) y la herbivoría, ya que altera las interacciones biologicas como la competencia,

herbivoria y depredación y el funcionamiento de los ecosistemas costeros, cambiando las especies dominantes aumentando o disminuyendo la abundancia de especies claves, generando cambios en el flujo de energía dentro del ecosistema costero (Hauxwell et al. 1998; Worm et al. 2000; Worm & Lotze, 2006).

Por otra parte, se ha evaluado como la temperatura acelera los procesos fisiológicos de los ectotermos marinos (Angilleta et al. 2004; Bruno et al. 2015), impactando todos los niveles de organización biológica (Bozinovic et al. 2020). Al respecto en el ambiente marino, se ha descrito que un incremento en la temperatura del agua de mar aumenta las tasas de consumo en herbívoros y carnívoros (O`Connor et al. 2009; Carr & Bruno, 2013). En esta línea, los experimentos de laboratorio fueron desarrollados desarrollados a 14ºC, una temperatura similar a la registrada en zonas de baja surgencia 13,95ºC, y mayor a la temperatura de zonas de surgencia (Fig 4, Tabla 1). Estas condiciones térmicas habrían generado un incremento en los costos energéticos de erizos provenientes de zonas de U, lo cual explicaría la gran voracidad observada por parte de este grupo experimental, dónde los erizos consumieron grandes cantidades de algas de U y de DU (Fig. 8, Tabla 5). En adición, la tasa de crecimiento diaria observada en la animales de U y DU refuerza la idea que los animales de DU estaban en condiciones cercanas a su óptimo fisiológico, ya que fueron erizos de DU alimentados con algas U fue el grupo experimental que mostró la mayor tasa de crecimiento (Fig. 9).

Por lo tanto, las temperaturas juegan un papel fundamental en el funcionamiento del metabolismos de lo animales ectotermos, lo que se ve reflejado en el crecimiento de organismos, como *L. albus* (Fig 9, Tabla 6). Se ha estudiado que altera cambios en la temperatura del agua de mar afecta la interacción predador-presa y el flujo de energía a lo largo de la trama trófica (Jennings & Blanchard, 2004; López-Urrutia et al 2006; Jenning et al. 2008; O´Connor et al. 2009; Cheung et al 2010, 2013). Lo que evidencia como las zonas

de surgencia (bajas temperaturas y altos nutrientes), se encontrarían modificando los tamaños corporales, donde es de esperar que en zonas de alta productividad existieran menores tamaños en comparacion con zonas de baja productividad (altas temperaturas y bajos nutrintes) a una misma edad.

El cambio climático también juega un rol crítico sobre las alzas de temperatura en los océanos. Se predice que las temperaturas pueden aumentar 1,0 y 4,0 ºC durante el ultimo siglo, producto del aumento de gases de efecto invernadero (IPCC. 2014; IPCC. 2021). Se ha estudiado los efectos del incremento de la temperatura en las zonas de alta productividad donde se proyecta que los fenómenos de surgencia se producirán de manera más constante, prolongados e intensificados en magnitud (Bakun et al. 2010; Iles et al. 2012). Debido al aumento de los gases de efecto invernadero, aumenta el gradiente térmico entre la masa de tierra cálida y el océano costero mas frío, generando vientos favorables para la surgencia costera (Bakun, 1990; Mendelssohn & Schwing, 2002; Santos et al. 2005; Bakun et al. 2012, 2015). Frente a un escenario de aumento de la temperatura del agua de mar, las zonas de surgencia costera podrían actuar como refugio climático, gracias a que se mantendrían las temperaturas frías en estos centros de alta productividad, lo que es clave para especies que no toleran el aumento de temperatura (Lourenço et al 2016). Por lo cual, es de suma relevancia comprender los impactos del cambio climatico y las alzas de temperatura o incrementos en los fenómenos de surgencia sobre las comunidades costeras y los posibles efectos económicos y sociales que colleva.

CONCLUSIÓN

En conclusión, los resultados de este estudio concuerdan con la idea de que la surgencia costera tiene impactos en la composición nutricional de macrolgas como *L. spicata,* los resultados muestran que existe un escenario ambiental contrastante entre las zonas de surgencia y baja surgencia, donde la primera presenta una menor temperatura, pH y mayor disponibilidad de nutrientes, lo que estuvo asociado a una mayor cantidad de proteínas y carbohidratos en comparación con algas de baja productividad, lo cual conlleva a cambios en la interacción herbívoro-alga, donde *L. albus* seleccionó activamente algas de U por sobre algas de DU. Además, debido al consumo de alimento de mejor calidad nutricional, los organismos presentaron mayores tasas de crecimiento, los resultados obtenidos aprueban la hipótesis planteada. Pero sorpendentemente los organismos de surgencia consumieron más algas independiente de su procedencia, debido a la temperatura a la cual se encontraban durante los experimentos, la cual se encuentra jugando un rol fundamental en el metabolismos de los organismos. Sin embargo, este estudio reveló los impactos de la surgencia costera sobre los productores primarios y sus consumidores, algo que no habia sido abordado en otras investigaciones, se sugiere la realización de futuras investigaciones con un enfoque integrado tanto en terreno como en laboratorio para comprender el rol de la surgencia costera sobre las comunidades costeras, las implicancias socioeconomicas asociadas a zonas de alta y baja productividad para organismos de importancia comercial y los efectos del cambio climático sobre los fenómenos de surgencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Proyecto Fondecyt No 1200813 asignado al Dr. José Pulgar Aguila, por el financiamiento para impulsar la realización de este trabajo. Al centro de investigación Bajamar Lab de la Universidad Andres Bello de Santiago de Chile. Finalmente, un especial agradecimiento al que fue mi guía y tutor de esta tesis, Dr. José Pulgar y la colaboración de Oscar Varas, por sus comentarios y enseñanzas que mejoraron mi aprendizaje y la realización de este trabajo.

REFERENCIAS

IPCC. 2014 Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.

Abbott, M. R., & Zion, P. M. 1985. Satellite observations of phytoplankton variability during an upwelling event. *Continental Shelf Research*, *4*(6), 661-680.

Aldana, M., García-Huidobro, M. R., Pulgar, V., & Pulgar, J. 2017. *Upwelling promotes earlier onset and increased rate of gonadal development of four coastal herbivores. Bulletin of Marine Science, 93(3), 671–688.* doi:10.5343/bms.2016.1063 Aravena, et al (2014). Twelve Years of Change in Coastal Upwelling along the Central-Northern Coast of Chile: Spatially Heterogeneous Responses to Climatic Variability. PLOS ONE 9(2): e90276.

Angilletta Jr, M. J., Steury, T. D., & Sears, M. W. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and comparative biology*, *44*(6), 498-509.

Anguita, C., Gelcich, S., Aldana, M., & Pulgar, J. 2020. Exploring the influence of upwelling on the total allowed catch and harvests of a benthic gastropod managed under a territorial user rights for fisheries regime along the Chilean coast. *Ocean & Coastal Management*, *195*, 105256.

Appel, H. 1993. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. J. Chem. Ecol. 19:1521–52.

Aravena, G., Broitman, B., & Stenseth, N. C. 2014. Twelve years of change in coastal upwelling along the central-northern coast of Chile: spatially heterogeneous responses to climatic variability. *PLoS One*, *9*(2), e90276.

Bakun A. 1990 Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science, 247, 198–201.

Bakun A, Field DB, Redondo-Rodriguez A, Weeks SJ. 2010a. Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. Global Change Biology, 16, 1213–1228.

Bakun, A., Black, B. A., Bograd, S. J., Garcia-Reyes, M., Miller, A. J., Rykaczewski, R. R., & Sydeman, W. J. 2015. Anticipated effects of climate change on coastal upwelling ecosystems. *Current Climate Change Reports*, *1*(2), 85-93.

Bakun, A., Field, D. B., Redondo- Rodriguez, A. N. A., & Weeks, S. J. 2010b. Greenhouse gas, upwelling- favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, *16*(4), 1213-1228.

Bernasconi I 1953. Monografías de los echinoídeos argentinos. Anales del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 2: 17-18.

Berrigan, D., & Charnov, E. L. 1994. Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos*, 474-478.

Bernays, E. A., Cooper-Driver, G. & Bilgener, M. 1989. Herbivores and plant tannins. Adv. Ecol. Res. 19:263–302.

Bozinovic, F., Cavieres, G., Martel, S. I., Alruiz, J. M., Molina, A. N., Roschzttardtz, H., & Rezende, E. L. 2020. Thermal effects vary predictably across levels of organization: empirical results and theoretical basis. *Proceedings of the Royal Society B*, *287*(1938), 20202508.

Broitman, B.R., Navarrete, S.A., Smith, F. & Gaines, S.D. 2001. Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine Ecol.–Progr. Ser.*, 224, 21– 34.

Bruno, J. F., Carr, L. A., & O'Connor, M. I. 2015. Exploring the role of temperature in the ocean through metabolic scaling. *Ecology*, *96*(12), 3126-3140.

Caceres, C LV., Benavides, A. G., Ojeda, F. P. 1993. Ecologia trofica del pez herbivoro Aplodactylus punctalus (Pisces: Aplodactylidae) en la costa centro-norte de Chile. Rev. Chil. Hist. Nat. 66: 185-194

Caldeira K, Wickett M. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature 425:365

Camus, P. A., & Andrade, Y. N. 1999. Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera. *Revista Chilena de Historia Natural*, *72*(3), 389-410.

Carr, L. A., & Bruno, J. F. 2013. Warming increases the top-down effects and metabolism of a subtidal herbivore. *PeerJ*, *1*, e109.

Chícharo, M. A., Chícharo, L., Valdés, L., López-Jamar, E., & Ré, P. 1998. Estimation of starvation and diel variation of the RNA/DNA ratios in field caught Sardina pilchardus larvae off the north of Spain. *Marine Ecology Progress Series*, *164*, 273-283.

Chícharo, M. A., Esteves, E., Santos, A. M. P., dos Santos, A., Peliz, Á., & Ré, P. 2003. Are sardine larvae caught off northern Portugal in winter starving? An approach examining nutritional conditions. *Marine Ecology Progress Series*, *257*, 303-309.

Cheung, W. W., Watson, R., & Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, *497*(7449), 365-368.

Cheung, W. W., Lam, V. W., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R. E. G., Zeller, D., & Pauly, D. 2010. Large- scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, *16*(1), 24-35.

Clark, H. L. 1948. A report on the Echini of the warmer eastern Pacific, based on the collections of the Velero III. Informe de los Echini del Pacífico oriental cálido, con base a las colecciones del Velero III. *Allan Hancock Pacific Expeditions.*, *8*(5), 225-352.

Cronin, G., & Hay, M. E. 1996. Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis. *Oecologia*, *105*(3), 361-368.

Cruz-Rivera, E., & Hay, M. E. 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*, *81*(1), 201-219.

Cruz-Rivera E, Hay ME. 2003. Prey nutritional quality interacts with chemical defenses to affect consumer feeding and fitness. Ecol Monogr 73:483–506.

Costanzo, S. D., O'donohue, M. J., & Dennison, W. C. 2000. Gracilaria edulis (Rhodophyta) as a biological indicator of pulsed nutrients in oligotrophic waters. *Journal of Phycology*, *36*(4), 680-685.

Danielsdottir, M. G., Brett, M. T., & Arhonditsis, G. B. 2007. Phytoplankton food quality control of planktonic food web processes. *Hydrobiologia*, *589*(1), 29-41.

Díaz-Pulido G, Gouezo M, Tilbrook B, Dove S, Anthony KRN. 2011. High CO2 enhances the competitive strength of seaweeds over corals. Ecol Lett 14:156–162

Duarte, C., Acuña, K., Navarro, J. M., & Gómez, I. 2011. Intra-plant differences in seaweed nutritional quality and chemical defenses: importance for the feeding behavior of the intertidal amphipod Orchestoidea tuberculata. *Journal of Sea Research*, *66*(3), 215-221.

Duarte, C. M. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, *41*(1), 87-112.

Duarte, C., López, J., Benítez, S., Manríquez, P. H., Navarro, J. M., Bonta, C. C., & Quijón, P. 2016. Ocean acidification induces changes in algal palatability and herbivore feeding behavior and performance. *Oecologia*, *180*(2), 453-462.

Duarte, C., Jahnsen-Guzmán, N., Quijón, P. A., Manríquez, P. H., Lardies, M. A., Fernández, C., ... & Lagos, N. A. 2021. Morphological, physiological and behavioral responses of an intertidal snail, Acanthina monodon (Pallas), to projected ocean acidification and cooling water conditions in upwelling ecosystems. *Environmental Pollution*, 118481.

Duarte C, Navarro JM, Acuña K, Gómez I. 2010. Feeding preferences of the sandhopper Orchestoidea tuberculata: the importance of algal traits. Hydrobiologia 651:291–303

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. T., & Smith, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, *28*(3), 350-356.

Edding, M., E. Fonck & J. Macchiavello. 1994. Lessonia. In: I. Akatsuka (ed.). Biology of economic algae. SPB Publishing, The Hague, pp 407-446.

Etcheverry, H. 1958. Algas marinas chilenas productoras de ficocoloides. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 8(1, 2, 3): 153-174.

Feely, R. A., Sabine, C. L., Hernandez-Ayon, J. M., Ianson, D., & Hales, B. 2008. Evidence for upwelling of corrosive" acidified" water onto the continental shelf. *science*, *320*(5882), 1490-1492.

Fernández, M., Jaramillo, E., Marquet, P. A., Moreno, C. A., Navarrete, S. A., Ojeda, F. P., & Vasquez, J. A. 2000. Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation.

Fernández, M., Blanco, M., Ruano-Chamorro, C., & Subida, M. D. 2017. Reproductive output of two benthic resources (Fissurella latimarginata and Loxechinus albus) under

different management regimes along the coast of central Chile. *Latin american journal of aquatic research*, *45*(2), 391-402.

Ferreira, A., Sa, C., Silva, N., Beltrán, C., Dias, A. M., & Brito, A. C. 2020. Phytoplankton response to nutrient pulses in an upwelling system assessed through a microcosm experiment (Algarrobo Bay, Chile). *Ocean & Coastal Management*, *190*, 105167.

Fuentes, E. N., Zuloaga, R., Almarza, O., Mendez, K., Valdés, J. A., Molina, A., & Pulgar, J. 2017. Upwelling-derived oceanographic conditions impact growth performance and growth-related gene expression in intertidal fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, *214*, 12-18.

González, A., J. Beltrán, L. Hiriart, V. Flores, B. de Reviers, J.A. Correa & B. Santelices. 2012. Identification of cryptic species in the Lessonia nigrescens complex (Phaeophyceae, Laminariales). J. Phycol., 48(5): 1153-1165.

Gonzalez, S. J., Caceres, C. W., & Ojeda, F. P. 2008. Feeding and nutritional ecology of the edible sea urchin Loxechinus albus in the northern Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural*, *81*(4), 575-584.

Gómez, I. & P. Huovinen. 2011. Morpho-functional patterns and zonation of south Chilean seaweeds: the importance of photosynthetic and bio-optical traits. Mar. Ecol. Prog. Ser., 422: 77-91.

Gómez, I. & P. Huovinen. 2012. Morpho-functionality of carbon metabolism in seaweeds. In: C. Wiencke & K. Bischof (eds.). Seaweed biology: novel insights into ecophysiology, ecology, and utilization. Ecol. Stud., 219: 25-46.

GULATI, R., & DEMOTT, W. 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state- of- the- art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology*, *38*(3), 753-768.

Hauxwell J, McClelland J, Behr PJ, Valiela I. 1998. Relative importance of grazing and nutrient controls of macroalgal biomass in three temperate shallow estuaries. Estuaries 21:347– 360

Hemmi, A., & Jormalainen, V. 2002. Nutrient enhancement increases performance of a marine herbivore via quality of its food alga. *Ecology*, *83*(4), 1052-1064.

Hernández-Carmona, G., S. Carrillo-Domínguez, D.L. Arvizu-Higuera, Y.E. Rodríguez-Montesinos, J.I. Murillo-Álvarez, M. Muñoz-Ochoa & R.M. CastilloDomínguez. 2009. Monthly variation in the chemical composition of Eisenia arborea J.E. Areschoug. J. Appl. Phycol., 21(5): 607-616.

Hernández, K., Yannicelli, B., Montecinos, A., Ramos, M., González, H. E., & Daneri, G. 2012. Temporal variability of incidental solar radiation and modulating factors in a coastal upwelling area (36 S). *Progress in Oceanography*, *92*, 18-32.

Holm-Hansen, O. 1968. Ecology, physiology, and biochemistry of blue-green algae. *Annual Reviews in Microbiology*, *22*(1), 47-70.

Hutchins, D. A., Hare, C. E., Weaver, R. S., Zhang, Y., Firme, G. F., DiTullio, G. R., ... & Bruland, K. W. 2002. Phytoplankton iron limitation in the Humboldt Current and Peru Upwelling. *Limnology and Oceanography*, *47*(4), 997-1011.

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 C alifornia C urrent S ystem. *Global Change Biology*, *18*(2), 783-796.

Jennings, S., and J. L. Blanchard. 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. Journal of Animal Ecology 73:632–642.

Jennings, S., F. Melin, J. Blanchard, R. Forster, N. Dulvy, and R. Wilson. 2008. Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. Proceedings of the Royal Society B 275:1375–1383

Lagos, N. A., Benítez, S., Duarte, C., Lardies, M. A., Broitman, B. R., Tapia, C., & Vargas, C. A. 2016. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of Argopecten purpuratus: implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area. *Aquaculture Environment Interactions*, *8*, 357-370

Lazo-Andrade, J., Guzmán-Rivas, F. A., Espinoza, P., García-Huidobro, M. R., Aldana, M., Pulgar, J., & Urzúa, Á. 2021. Temporal variations in the bioenergetic reserves of Concholepas concholepas (Gastropoda: Muricidae) in contrasting coastal environments from the Humboldt current system. *Journal of Sea Research*, *167*, 101970.

Lazo-Andrade, J., Guzmán-Rivas, F., Espinoza, P., García-Huidobro, M. R., Aldana, M., Pulgar, J., & Urzúa, Á. 2021. Spatio-temporal changes in the biochemical parameters of the fishery resource Concholepas concholepas (Gastropoda: Muricidae) in the Southeastern Pacific Ocean. *Regional Studies in Marine Science*, *44*, 101735.

Langdon, C., Takahashi, T., Sweeney, C., Chipman, D., Goddard, J., Marubini, F., ... & Atkinson, M. J. 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, *14*(2), 639-654.

Leitão, F., Relvas, P., Cánovas, F., Baptista, V., & Teodósio, A. 2019. Northerly wind trends along the Portuguese marine coast since 1950. *Theoretical and Applied Climatology*, *137*(1), 1-19.

Lourenço, C. R., Zardi, G. I., McQuaid, C. D., Serrao, E. A., Pearson, G. A., Jacinto, R., & Nicastro, K. R. 2016. Upwelling areas as climate change refugia for the distribution and genetic diversity of a marine macroalga. *Journal of biogeography*, *43*(8), 1595-1607.

López-Urrutia, Á., San Martin, E., Harris, R. P., & Irigoien, X. 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(23), 8739-8744.

Lüning, K. 1989. Environmental triggers in algal seasonality. Bot. Mar., 32(5): 389-398.

Mattson Jr, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual review of ecology and systematics*, *11*(1), 119-161.

Mendelssohn R, Schwing FB. 2002. Common and uncommon trends in SST and wind stress in the California and Peru-Chile Current Systems. Progress in Oceanography, 53, 141–162.

Menge, B. A., Blanchette, C., Raimondi, P., Freidenburg, T., Gaines, S., Lubchenco, J., ... & Pamplin, J. 2004. Species interaction strength: testing model predictions along an upwelling gradient. *Ecological Monographs*, *74*(4), 663-684.

Menge, B. A., Lubchenco, J., Bracken, M. E. S., Chan, F., Foley, M. M., Freidenburg, T. L., ... & Webster, M. S. 2003. Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(21), 12229-12234.

Menge, B. A., & Menge, D. N. 2013. Dynamics of coastal meta- ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. *Ecological Monographs*, *83*(3), 283-310.

Mitchell-Innes, B. A., & Winter, A. 1987. Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983. *Marine Biology*, *95*(1), 25-30.

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.

Muñoz, A. A., & Ojeda, F. P. 1997. Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile. *Environmental biology of fishes*, *49*(4), 471-479.

Nielsen, K. J., & Navarrete, S. A. 2004. Mesoscale regulation comes from the bottom-up: intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters*, *7*(1), 31-41.

O'Connor, M. I. 2009. Warming strengthens an herbivore–plant interaction. *Ecology*, *90*(2), 388-398.

Oróstica, M.H., M.A. Aguilera, G.A. Donoso, J.A. Vásquez & B.R. Broitman. 2014. Effect of grazing on distribution and recovery of harvested stands of Lessonia berteroana kelp in northern Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser., 511: 71-82.

Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, Key RM, Lindsay K, Maier-Reimer E, Matear R, Monfray P, Mouchet A, Najjar RG, Plattner GK, Rodgers KS, Sabine CL, Sarmiento JL, Schlitzer R, Slater RD, Totterdell IJ, Weiring MF, Yamanaka Y, Yool A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature 437:681–686

Palumbi SR. 2003. Ecological subsides alter the structure of marine communities. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100, 11927–11928. 67.2

Pauly, D., & Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, *374*(6519), 255-257

Pennings SC, Masatomo TN, Paul VJ. 1993. Selectivity and growth of the generalist herbivore Dolabella auricularia feeding upon complimentary resources. Ecology 74:879–890.

Percival, E.E., M.F. Venegas-Jara & H. Weigel. 1983. Carbohydrates of the brown seaweed Lessonia nigrescens. Phytochemistry, 22(6): 1429-1432.

Pérez- Matus, A., Carrasco, S. A., Gelcich, S., Fernandez, M., & Wieters, E. A. 2017. Exploring the effects of fishing pressure and upwelling intensity over subtidal kelp forest communities in central Chile. *Ecosphere*, *8*(5), e01808.

Pulgar, J., Aldana, M., Alvarez, M., Garcia-Huidobro, R., Molina, P., Morales, J. P., & Pulgar, V. M. 2013a. Upwelling affects food availability, impacting the morphological and molecular conditions of the herviborous limpet Fissurella crassa (Mollusca: Archeogastropoda). *Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *93*(3), 797.

Pulgar, J., Alvarez, M., Morales, J., Garcia-Huidobro, M., Aldana, M., Ojeda, F. P., & Pulgar, V. M. 2011. Impact of oceanic upwelling on morphometric and molecular indices of an intertidal fish Scartichthys viridis (Blenniidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, *44*(1), 33-42.

Pulgar, J., Poblete, E., Alvarez, M., Morales, J. P., Aranda, B., Aldana, M., & Pulgar, V. M. 2013b. Can upwelling signals be detected in intertidal fishes of different trophic levels?. *Journal of fish biology*, *83*(5), 1407-1415.

Ries, J. B., Cohen, A. L., & McCorkle, D. C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO2-induced ocean acidification. *Geology*, *37*(12), 1131-1134.

Roa, R. 1992. Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia*, *89*(4), 509-515.

Rosell, K.G. & L.M. Srivastava. 1985. Seasonal variations in total nitrogen, carbon and amino acids in Macrocystis integrifolia and Nereocystis luetkeana (Phaeophyta). J. Phycol., 21(2): 304-309.

Santelices, B. 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia*, *192*(1), 35-57.

Santos AMP, Kazmin AS, Peliz A. 2005. Decadal changes in the Canary upwelling system as revealed by satellite observations: their impact on productivity. Journal of Marine Research, 63, 359–379

Schiener, P., K.D. Black, M.S. Stanley & D.H. Green. 2015. The seasonal variation in the chemical composition of the kelp species Laminaria digitata, Laminaria hyperborea, Saccharina latissima and Alaria esculenta. J. Appl. Phycol., 27(1): 363-373.

Shaffer, G., Hormázabal, S., Pizarro, O. & Salinas, S. 1999. Seasonal and interannual variability of curre

Stepien, C. A. 1990. Population structure, diets and biogeographic relationships of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile: high levels of herbivory in a temperate system. *Bulletin of Marine Science*, *47*(3), 598-612.

Sterner RW, Hessen DO. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. Annu Rev Ecol Syst 25:1–29

Tala, F. 2013. Fenologia e ecofisiologia das macroalgas Porphyra spp. (Bangiales, Rhodophyta) e Lessonia spp. (Laminariales, Phaeophyceae) na costa norte e central do

Chile: variações latitudinais e sazonais. Ph.D. Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 234 pp.

Tala, F. & M. Edding. 2005. Growth and loss of distal tissue in blades of Lessonia nigrescens and Lessonia trabeculata (Laminariales). Aquat. Bot., 82(1): 39-54.

Targett, N. M., Coen, L. D., Boettcher, A. A. & Tanner, C. E. 1992. Biogeographic comparisons of marine algal polyphenolics: evidence against a latitudinal trend. Oecologia 89:464– 70.

Targett, N. M., & Arnold, T. M. (1998). MINIREVIEW--PREDICTING THE EFFECTS OF BROWN ALGAL PHLOROTANNINS ON MARINE HERBIVORES IN TROPICAL AND TEMPERATE OCEANS. *Journal of Phycology*.

Thiel, M., Castilla, J. C., Fernández, M., & Navarrete, S. 2007. The Humboldt current system of northern and central Chile.

Thomas, A.C., Carr, M.E. & Strub, P.T. 2001. Chlorophyll variability in Eastern Boundary Currents. Geophysical Research Letters 28, 3421–3424.

Toledo, M., M. Ávila, A. Manríquez, G. Olivares, A. Soto, S. Saavedra, J. Zertuche & S. Bai. 2009. Algas: Insumo alternativo para la alimentación de especies acuícolas. Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 58 pp.

Thomsen, J., Casties, I., Pansch, C., Körtzinger, A., & Melzner, F. 2013. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile M ytilus edulis: laboratory and field experiments. *Global change biology*, *19*(4), 1017-1027.

Van Alstyne, K. L. 1988. Grazing increases polyphenolic defenses in the intertidal brown alga Fucus distichus. Ecology 69:655–63.

Vega, J. M., & Toledo, P. H. 2018. The chemical composition of Lessonia berteroana (ex L. nigrescens) in kelp harvest management and open access areas near Coquimbo, Chile. *Latin american journal of aquatic research*, *46*(2), 258-267.

Wheeler, P. A., & North, W. J. 1981. Nitrogen supply, tissue composition and frond growth rates for Macrocystis pyrifera off the coast of southern California. *Marine Biology*, *64*(1), 59-69.

Westermeier, R. & I. Gómez. 1996. Biomass, energy contents and major organic compounds in the brown alga Lessonia nigrescens (Laminariales, Phaeophyceae) from Mehuín, south Chile. Bot. Mar., 39: 553- 560.

Westermeier, R., P. Murúa, D.J. Patiño, L. Muñoz, A. Ruiz & D.G. Müller. 2012. Variations of chemical composition and energy content in natural and genetically defined cultivars of Macrocystis from Chile. J. Appl. Phycol., 24: 1191-1201.

White TCR. 1993. The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. Springer, Berlin Heidelberg New York

Wieters, E. A. 2005. Upwelling control of positive interactions over mesoscales: a new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, *301*, 43-54.

Worm, B., Lotze, H. K., & Sommer, U. 2000. Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnology and Oceanography*, *45*(2), 339-349.

Worm, B., & Lotze, H. K. 2006. Effects of eutrophication, grazing, and algal blooms on rocky shores. *Limnology and oceanography*, *51*(1part2), 569-579.

Yates, J. L. & Peckol, P. 1993. Effects of nutrient availability and herbivory on polyphenolics in the seaweed Fucus vesiculosus. Ecology 74:1757–66.

Zimmerman, R. C., & Kremer, J. N. 1986. In situ growth and chemical composition of the giant kelp, Macrocystis pyrifera: response to temporal changes in ambient nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series*, *27*(2), 277-285.

Zuloaga, R., Almarza, O., Valdés, J. A., Molina, A., & Pulgar, J. 2018. Oceanographic upwelling conditions influence signaling pathways involved in muscle growth of intertidal fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, *218*, 37-43.