



UCSC



**Magíster en
Ecología Marina UCSC**
Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL LOCAL SOBRE COMUNIDADES INTERMAREALES ROCOSAS DE LA COSTA CENTRO-SUR DE CHILE.

Por

CARLOS FRANCISCO CAMPOS SÁEZ

TESIS PARA OPTAR AL

GRADO DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA

Director de Tesis: DR. CARLOS LARA PEÑA

Codirector de Tesis: DR. MAURICIO H. ORÓSTICA

Concepción, Chile

2026



UCSC



**Magíster en
Ecología Marina UCSC**
Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

**“INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL LOCAL SOBRE
COMUNIDADES INTERMAREALES ROCOSAS DE LA COSTA
CENTRO SUR DE CHILE”**

Por

CARLOS FRANCISCO CAMPOS SÁEZ

TESIS PARA OPTAR AL

GRADO DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA

Director de Tesis: DR. CARLOS LARA PEÑA

Codirector de Tesis: DR. MAURICIO H. ORÓSTICA

Concepción, Chile

2026

ACTA DE EXAMEN

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al director Dr. Carlos Lara Peña y al codirector Mauricio H. Oróstica por la entrega de su tiempo, paciencia y orientación dedicada para realizar esta investigación.

Al programa de Magíster en Ecología Marina y a la Dirección de Postgrado de la Universidad Católica de la Santísima Concepción (UCSC) por las Becas de Arancel, Manutención, Alimentación y de Apoyo a actividades académicas.

A la secretaria del programa de Magíster en Ecología Marina, Soledad Moreira Santos, quien contribuyó con su gran optimismo, cariño y alegría. Aporto un ambiente laboral con empatía, preocupación y servicio hacia los estudiantes del programa.

A mis amigos biólogos marinos que conocí en el camino. En especial a Kelly Gonelli, a David Monsalvez, Paula Castillo, Felipe Luna y Edson Piscoya que me acogieron como si fuera una familia. Les doy las gracias por acompañarme en el transcurso del Magister.

A la profesora Maribet Gamboa Méndez y al profesor Jaime Villafaña por su gran vocación como profesores. Su presencia como guías en este camino de investigación me inspiró profundamente. A la profesora Dariela Núñez y a Jean Pierre Molina, le agradezco por su gestión en diversas áreas. Gracias a su buena disposición pude obtener diversas herramientas que me hicieron un profesional más integral.

Además, quisiera destacar el apoyo que me brindó mi familia y amigos cercanos que me sostuvieron y me animaron en momentos complejos, les doy las gracias.

Finalmente, quiero agradecer al océano, a los ríos y a la comunidad bentónica del centro-Sur de Chile por permitirme estudiar sus características y sus principales desafíos.

Del río al océano, y de los océanos hacia el infinito (∞).

TABLA DE CONTENIDOS

INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	3
Hipótesis General	3
Hipótesis Específicas	3
OBJETIVOS	4
Objetivos General	4
Objetivos Específicos.....	4
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Área de estudio.....	5
Caracterización de la clorofila-a, temperatura y sistema fluvial	6
Diseño experimental.....	6
Análisis estadísticos	8
Cambios del paisaje a escala de cuenca	9
RESULTADOS	11
Variabilidad ambiental local.....	11
Caracterización de comunidades intermareales	15
Índices de diversidad.....	17
Estructura comunitaria (Jaccard y Bray-Curtis).....	19
Multicolinealidad y análisis de redundancia (RDA)	24
Cambios del paisaje a escala de cuenca hidrográfica.....	28
DISCUSIÓN	30
CONCLUSIÓN.....	34
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo (34°S – 36°S) con sus respectivos aportes fluviales en la costa centro-sur de Chile.....	5
Figura 2. Promedio anual (+ SD) de (a) clorofila, (b) TSM y (c) caudales (2002-2023).....	12
Figura 3. Anomalías anuales de (a) clorofila-a, (b) TSM y (c) caudales (2002-2023).....	14
Figura 4. Riqueza por (a) grupo y (b) movilidad en el área de estudio (de norte a sur).....	15
Figura 5. Riqueza de especies por (a) hábito trófico y (b) phylum taxonómico.	16
Figura 6. Índices de diversidad para organismos móviles (a, b, c y d) y sésiles (e, f, g y h). ..	18
Figura 7. Composición taxonómica del índice de disimilitud de Jaccard.	19
Figura 8. nMDS abundancia de hábitos tróficos sésiles serie 2000-2023.....	20
Figura 9. nMDS abundancia de hábitos tróficos móviles serie 2000-2023.....	21
Figura 10. nMDS de abundancia de clases taxonómicas móviles, serie 2000-2023.....	22
Figura 11. nMDS abundancia de clases taxonómicas sésiles, serie 2000-2023	23
Figura 12. RDA hábitos tróficos móviles serie 2002-2023.	25
Figura 13. RDA clases taxonómicas sésiles serie 2002-2023.	25
Figura 14. RDA por hábitos tróficos (a y b) y clases taxonómicas (c y d) de organismos sésiles, serie 2002-2023.....	27
Figura 15. Índices espectrales NDWI, NDVI y BSI para la serie 2000-2023.....	29

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Índices espectrales utilizados (NDVI, BSI y NWDI).

Tabla 2. Estadística prueba Mann-Kendall para tendencias de la variabilidad ambiental local.

Tabla 3. Promedio anual y anomalía de la concentración de clorofila-a.

Tabla 4. Promedio anual y anomalía de la temperatura superficial del mar (TSM).

Tabla 5. Promedio anual y anomalía del caudal.

Tabla 6. Índices de diversidad de organismos sésiles ($\pm$ IC95 %, Bootstrap, 2000 remuestreos).

Tabla 7. Índices de diversidad de organismos móviles ($\pm$ IC95 %, Bootstrap, 2000 remuestreos).

Tabla 8. Estadística de composición taxonómica según presencia/ausencia (PERMANOVA).

Tabla 9. Pruebas estadísticas de la abundancia de móviles.

Tabla 10. Pruebas estadísticas de la abundancia de sésiles.

Tabla 11. Superficie de cambios (ha) índices espectrales serie 2000-2023.

RESUMEN

Los ecosistemas intermareales destacan por su elevada diversidad biológica y su alta vulnerabilidad frente a presiones antropogénicas. Entre estas presiones, los cambios en el uso del suelo pueden modificar la dinámica de las descargas fluviales, alterando las condiciones ambientales locales de las zonas costeras, con potenciales consecuencias sobre la estructura de las comunidades intermareales. En ese contexto, el objetivo de esta investigación fue evaluar la relación entre la variabilidad ambiental local y la estructura comunitaria de macroinvertebrados y macroalgas en la costa centro-sur de Chile (34° S - 36° S). Para ello, se integraron datos satelitales de clorofila-a, temperatura superficial del mar (TSM) y caudales fluviales correspondientes al período 2002–2023, junto con registros biológicos obtenidos mediante campañas de muestreo realizadas entre 2000 y 2024. La estructura comunitaria se evaluó mediante análisis de ordenación no métrica (nMDS) utilizando los índices de disimilitud de Bray-Curtis y Jaccard, mientras que la relación entre la abundancia de especies según atributos ecológicos y las variables ambientales se evaluó mediante análisis de redundancia (RDA). Los resultados evidenciaron una disminución significativa en la concentración de clorofila-a y en los caudales fluviales durante 2002-2023, mientras que la TSM presentó patrones espaciales homogéneos entre sitios y una marcada variabilidad interanual. Respecto de la estructura comunitaria, la zonación vertical explicó una mayor proporción de la variación en la composición y abundancia de especies. El RDA indicó que ninguna de las variables ambientales evaluadas explicó de manera consistente la variación en la estructura comunitaria. Por otra parte, el análisis del paisaje evidenció una disminución de la cobertura vegetal y de la superficie de cuerpos de agua, junto con una expansión del suelo desnudo en las cuencas estudiadas, transformaciones que podrían influir indirectamente en los factores ambientales que modulan la estructura de las comunidades intermareales.

Palabras clave: Estructura comunitaria, macroinvertebrados, macroalgas, variabilidad ambiental local, cambios de uso del suelo.

ABSTRACT

Intertidal ecosystems are characterized by their high biological diversity and vulnerability to anthropogenic pressures. Among these pressures, changes in land use can alter the dynamics of river discharge, thereby changing local environmental conditions in coastal areas, with potential consequences for the structure of intertidal communities. In this context, the objective of this study was to evaluate the relationship between local environmental variability and the community structure of macroinvertebrates and macroalgae along the south-central coast of Chile (34° S – 36° S). To this end, satellite data on chlorophyll-a, sea surface temperature (SST), and river discharge for the period 2002–2023 were integrated with biological records obtained through sampling campaigns conducted between 2000 and 2024. Community structure was assessed using non-metric dimension scaling (nMDS) with the Bray-Curtis and Jaccard dissimilarity indices, while the relationship between species abundance based on ecological attributes and environmental variables was evaluated using redundancy analysis (RDA). The results showed a significant decrease in chlorophyll-a concentration and river flow rates during 2002–2023, while the mean surface temperature (MST) exhibited homogeneous spatial patterns across sites and marked interannual variability. Regarding community structure, vertical zonation explained a larger proportion of the variation in species composition and abundance. The RDA indicated that none of the environmental variables evaluated consistently explained the variation in community structure. Furthermore, landscape analysis revealed a decrease in vegetation cover and the area of water bodies, along with an expansion of bare soil in the studied watersheds changes that could indirectly influence the environmental factors that modulate the structure of intertidal communities.

Keywords: Community structure, land-use change, local environmental variability, macroinvertebrates and macroalgae.

INTRODUCCIÓN

El ecosistema intermareal rocoso es un ecotono caracterizado por una alta variabilidad ambiental debido a su influencia tanto marina como terrestre (Paniagua et al., 2015). La biodiversidad que aloja este ecosistema está compuesta por múltiples especies de macroalgas y macroinvertebrados, cuyas interacciones configuran la dinámica y el funcionamiento del ecosistema (Bellgrove et al., 2017). Dichas comunidades se agrupan o estructuran en ensambles, los cuales son determinados por diversos factores abióticos (e.g., variabilidad ambiental local; Paniagua et al., 2015; Chen et al., 2023) y bióticos (e.g., competencia; McArthur et al., 2024).

El efecto de la variabilidad ambiental local sobre las comunidades intermareales depende de la escala temporal (horas, días, meses) y espacial (centímetros a kilómetros) de observación (Paniagua et al., 2015; Oróstica et al., 2025). Por ejemplo, variaciones de la temperatura superficial del mar (TSM) y disponibilidad de nutrientes modulan procesos ecológicos clave, como la depredación y la productividad primaria, las cuales pueden variar tanto intra- como intersitio a lo largo de un gradiente latitudinal, mediante procesos de “Top-down” y “Bottom-up” (Navarrete et al., 2005; Nielsen et al., 2004). Sin embargo, perturbaciones y cambios inducidos por la acción humana han modificado los patrones de temperatura y nutrientes, afectando directamente el funcionamiento de los ecosistemas marinos (Henson, 2017; Bhattachan, 2018).

El impacto global causado por el ser humano ha sido heterogéneo, siendo los hábitats costeros rocosos y plataformas continentales los más afectados a través del tiempo (Halpern et al., 2008). Este tipo de ecosistema ha sido el foco de estudios relacionados con el cambio climático (Halpern et al., 2008; Mieszkowska et al., 2013; Mieszkowska et al., 2021) dada su alta vulnerabilidad frente a cambios ambientales en relación a sistemas terrestres (Hawkins et al., 2020). Dichos cambios ambientales responden a procesos climáticos, asociados a la energía del oleaje o aumento del nivel del mar (Doney et al., 2012), entre otros, así como también a presiones antropogénicas, entre ellas: urbanización costera, contaminación y el cambio en el uso del suelo (Halpern et al., 2008; Doney et al., 2012; Kunze et al., 2021). Los cambios en el uso de la tierra, entendidos como la transformación en la organización y el manejo de la superficie terrestre (Allan et al., 2022; Lambin et al., 2008), modifican el régimen hidrológico y la dinámica de los sistemas fluviales (Stehr et al., 2025; Joseph et al., 2026).

Por ejemplo, en la costa centro-sur de Chile, la influencia fluvial constituye un componente clave de la variabilidad ambiental local, afectando gradientes de salinidad y concentraciones de carbono inorgánico disuelto (Vargas et al., 2016). En sectores costeros adyacentes a sistemas fluviales, la deposición de sedimentos puede reducir la disponibilidad de sustrato rocoso y modificar la estructura comunitaria de organismos bentónicos (Torres-Ramírez et al., 2024; Santhikrishnan et al., 2024). Por lo tanto, las transformaciones en el uso de la tierra, junto con el aporte de precipitaciones y deshielos de zonas cordilleranas, pueden promover cambios en los gradientes de temperatura, turbidez y disponibilidad de nutrientes en zonas costeras (Lam-Gordillo et al., 2023; Lotsari et al., 2022; Joseph et al., 2026), potencialmente afectando la estructura y composición de comunidades intermareales (Santhikrishnan et al., 2024).

La capacidad de respuesta de una comunidad frente a un estrés ambiental depende de los rasgos funcionales de las especies (movilidad, hábitos tróficos, estrategia de alimentación; Herrera et al., 2023). Así, variaciones en las condiciones abióticas inducidas por las descargas fluviales pueden traer consecuencias como: cambios en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades intermareales. Sin embargo, la biodiversidad no responde solo a un único gradiente ambiental (Camus et al., 1999; Vásquez et al., 2007).

En este contexto, la presente investigación evaluó cómo la estructura comunitaria de macroinvertebrados bentónicos y macroalgas se relaciona con la variabilidad ambiental local, considerando riqueza, abundancia y composición de especies a escala espacial y temporal. Para ello, se consideraron atributos ecológicos como la movilidad (e.g. móvil o sésil), hábitos alimenticios (e.g., herbívoros, carnívoros, productores primarios, entre otros), phylum (e.g., moluscos, equinodermos, anélidos, poríferos, entre otros) y clases taxonómicas (e.g., echinoidea, asteroidea, gastrópodos). La variabilidad ambiental local fue caracterizada a partir de variaciones anuales en la concentración de clorofila-a, la temperatura superficial del mar (TSM) y el aporte de agua dulce proveniente de sistemas fluviales adyacentes. Complementariamente, se analizaron los cambios en el uso del suelo a escala de cuenca hidrográfica con el fin de caracterizar la zona de estudio en términos de cobertura y transformación del paisaje, permitiendo explorar su posible relación con los patrones observados en la abundancia de especies bajo un contexto de presiones antropogénicas.

HIPÓTESIS

Hipótesis General

Variaciones de la concentración de clorofila-a, temperatura superficial y el aporte de las descargas fluviales estructuran la abundancia de comunidades intermareales de la costa centro-sur de Chile

Hipótesis Específicas

- Los sitios con mayor influencia fluvial, alta variabilidad en la temperatura superficial del mar y concentración de clorofila-a presentan comunidades bentónicas menos abundantes y de menor riqueza.
- Las anomalías de la variabilidad ambiental local (clorofila-a, temperatura superficial y caudal) explican una fracción significativa de la abundancia de especies del intermareal rocoso según hábitos tróficos y clases taxonómicas.

OBJETIVOS

Objetivos General

Evaluar la influencia de la variabilidad ambiental local en comunidades intermareales rocosas en sitios aledaños a descargas fluviales.

Objetivos Específicos

- Caracterizar la variabilidad ambiental local y la estructura de comunidades intermareales en la costa centro-sur de Chile.
- Evaluar la relación entre la variabilidad ambiental local y la abundancia de especies de la comunidad intermareal.
- Cuantificar cambios temporales del paisaje y cobertura del suelo en cuencas hidrográficas de la zona centro-sur de Chile para evaluar sus potenciales implicancias sobre la estructura de comunidades intermareales rocosas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la costa centro-sur de Chile, entre las cuencas hidrográficas de las regiones de O'Higgins, Maule y Ñuble. Se consideraron cuatro sitios de muestreo (34°S - 36°S): Bucalemu, Constitución, Pelluhue y Buchupureo (Figura 1), inmersos en una zona de transición biogeográfica donde múltiples especies intermareales sobreponen sus rangos de distribución (Camus, 2001; Aravena et al., 2014; Lara et al., 2019). El área de estudio presenta intervención antropogénica debido a las actividades del uso del suelo que se desarrollan en la zona; entre estas actividades, destacan las plantaciones forestales, asentamientos humanos y el desarrollo agrícola (DGA, 2004). Los ríos Maule y Mataquito se configuran como los principales aportes fluviales hacia los sitios de muestreo (Figura 1). El río Maule presenta un régimen hidrológico variable, ya que en la zona alta de su cuenca es de origen nival, influenciado por precipitaciones y el deshielo andino; mientras que en la zona media adopta un régimen mixto. Por su parte, el río Mataquito se caracteriza por un régimen mixto y nace de la unión de los ríos Lontue y Teno. Atraviesa la cordillera de la costa y drena sus cauces hacia el sur de la laguna de Vichuquén, en Licanten (MMA, 2004).

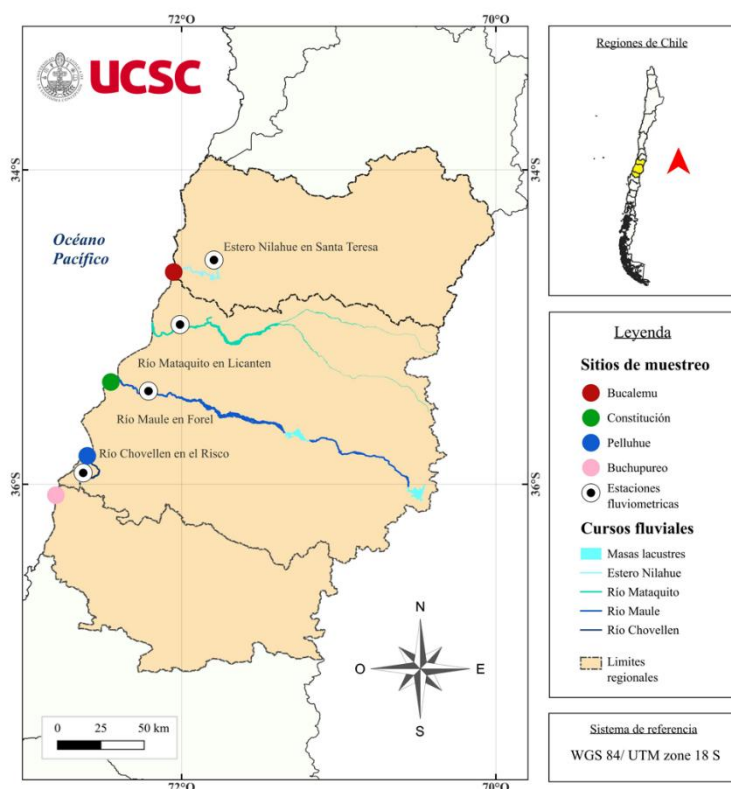


Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo (34°S – 36°S) con sus respectivos aportes fluviales en la costa centro-sur de Chile.

Caracterización de la clorofila-a, temperatura y sistema fluvial

La concentración de clorofila-a y la TSM fueron extraídas de la plataforma de Google Earth Engine (GEE). Se extrajeron datos mensuales disponibles entre los años 2002 y 2021 mediante imágenes satelitales del sensor MODIS Aqua de la NASA, utilizando el producto Ocean Color SMI (Standard Mapped Image MODIS Aqua Data) de GEE. Posteriormente, se estableció un área circular de influencia (buffer) de 4 km de radio alrededor de cada sitio de muestreo para abarcar con mayor precisión el set de datos. Con el fin de completar la serie de tiempo faltante para clorofila-a (2021-2023), se consideraron datos disponibles del producto Global Ocean Color del servicio marino de Copernicus (CMEMS, 2021). La serie de tiempo analizada (2002-2023) proporcionó estimaciones mensuales a una resolución espacial de 4 km.

Para evaluar la influencia de las descargas fluviales en el área de estudio, se descargaron datos mensuales de la plataforma disponible de la Dirección General de Aguas (DGA, red hidrométrica digital, 2025) desde 2002 hasta 2023, correspondientes a caudales de aporte fluvial (m^3/s) cercanos a los sitios de muestreo. Las estaciones hidrometeorológicas seleccionadas fueron: Estero Nilahue, en Santa Teresa, a 23 km de Bucalemu; Río Maule, en Forel, a 21 km de Constitución; y Río Chovellen, en el Risco, a 25 km de Pelluhue. Además, se consideró el río Mataquito (en Licanten) como un aporte fluvial indirecto al área de estudio debido a su proximidad a los sitios de muestreo. En el caso de Buchupureo, no se contempló ninguna estación hidrometeorológica debido a la falta de datos disponibles en las plataformas correspondientes. A partir de las series temporales obtenidas (2002-2023), se calcularon el promedio anual, la desviación estándar y la anomalía anual (z-score) de la clorofila-a, la TSM y los aportes fluviales, esta última definida como la desviación del valor anual respecto del promedio histórico, dividida por la desviación estándar histórica.

Diseño experimental

Para caracterizar la estructura comunitaria de especies intermareales, se realizaron campañas anuales de muestreo entre los años 2000 y 2024. En cada sitio se establecieron transectos de 10 metros distribuidos en las zonas alta, media y baja del intermareal rocoso, siguiendo la metodología de Broitman et al. (2001, 2011). El diseño de muestreo se caracterizó por el uso de cuadrantes de 50×50 cm, con un número de réplicas que varió entre 12 y 45 cuadrantes por sitio y campaña de muestreo. Corresponde a un diseño jerárquico parcialmente anidado, con réplicas no balanceadas, donde los factores fijos fueron sitio, año y nivel intermareal, mientras que los cuadrantes se muestrearon de manera aleatoria dentro de cada nivel.

En cada cuadrante se registraron las especies presentes, cobertura de organismos sésiles y densidad de organismos móviles. La cobertura de organismos sésiles se expresó en porcentaje (%) y la densidad de organismos móviles se calculó mediante conteo de individuos por unidad de área (m²). A partir de estos registros se caracterizó la estructura comunitaria mediante los siguientes indicadores biológicos: riqueza, abundancia y composición de especies. La riqueza (número de especies) se determinó a partir de los registros de presencia/ausencia de macroinvertebrados y macroalgas. Adicionalmente, se consideró la riqueza de especies según atributos ecológicos de movilidad (i.e., móvil o sésil), modo de alimentación (i.e., carnívoro, filtrador, detritívoro, omnívoro, herbívoro, productor primario) y clasificación taxonómica (i.e., Phylum).

Además, se determinó la diversidad de especies de la comunidad intermareal mediante el cálculo de tres índices de diversidad biológica: Shannon-Wiener (H'), Simpson (D) y Margalef (d), tanto para organismos móviles como sésiles. Estos índices entregaron información complementaria sobre la riqueza de especies, la equitatividad en la distribución de abundancias (p_i) y la dominancia de especies (p_i^2). El índice de Shannon (H') permitió evaluar la diversidad de especies en la comunidad intermareal, integrando tanto la riqueza como la equidad. En su fórmula (1), p_i representa la proporción de individuos de la especie i respecto al total (Somarriba, E. 1999).

$$(1) H' = - \sum_{i=1}^S p_i * \ln(p_i)$$

Por su parte, el índice de Simpson (D) estimó la dominancia, vale decir, la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie (Bouza et al., 2005).

$$(2) D = \sum_{i=1}^S p_i^2;$$

Por último, el índice de Margalef (d) estimó la riqueza de especies para cada sitio en función de la abundancia absoluta. Su fórmula consideró el número total de especies registradas (S) y el logaritmo natural del número total de individuos (N) (Gamito, S., 2010).

$$(3) d = \frac{S-1}{\ln N} ;$$

Análisis estadísticos

Se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Kendall (Meseguer-Ruiz et al., 2019; Zou et al., 2023) para evaluar la significancia estadística de las tendencias identificadas en la clorofila-a, TSM y caudal (2002-2023). Este método no requirió supuestos de normalidad y se utiliza ampliamente en el análisis de series ambientales (Zhou et al., 2023). Dado que se trabajó con promedios anuales y el muestreo se realizó durante temporadas de verano, se utilizó la modificación de Hirsh y Slack (1984), la cual comparó únicamente valores correspondientes a la misma temporada entre años, incorporando el efecto de la estacionalidad en la serie de tiempo.

Los índices de diversidad fueron complementados con intervalos de confianza al 95% obtenidos mediante bootstrap (2000 remuestreos) para respaldar estadísticamente las diferencias observadas (Pla y Matteucci, 2001). La abundancia y diversidad de especies de la comunidad de organismos móviles y sésiles fueron estandarizadas por métodos utilizados en ecología de comunidades (Clarke et al., 2001). Para la abundancia de organismos móviles se utilizó la transformación logarítmica $\log(x+1)$, con el fin de reducir el peso de las especies dominantes. En cambio, para la cobertura de organismos sésiles se aplicó la transformación de raíz cuadrada, que estabilizó la varianza y redujo la influencia de valores extremos de cobertura.

Para describir los patrones de similitud en la composición y la abundancia de especies se utilizaron los índices de Jaccard (presencia/ausencia) y de Bray-Curtis (abundancia). Sobre las matrices de disimilitud, se aplicó un análisis multivariado de varianza (PERMANOVA) con su complemento de dispersión basado en permutaciones (PERMDISP) y ordenaciones no métricas multidimensionales (nMDS), considerando atributos ecológicos de movilidad, modo de alimentación y clases taxonómicas. Adicionalmente, se calculó el valor de stress de cada ordenación nMDS, el cual indicó el grado en que la representación bidimensional preservó las relaciones originales de disimilitud entre las muestras.

La multicolinealidad entre variables ambientales fue evaluada mediante el factor de inflación de la varianza (VIF), eliminando aquellas variables con $VIF > 5$ (James, 2013). Con las variables seleccionadas (clorofila-a, TSM, aportes fluviales) se realizó un análisis de redundancia (RDA) para evaluar la relación entre la variabilidad ambiental local y la estructura de abundancia de especies. La significancia estadística del modelo global, los ejes canónicos (RDA1 y RDA2) y los factores ambientales individuales fue evaluada mediante pruebas de permutación (999 permutaciones, $\alpha = 0.05$) en el software R.

Cambios del paisaje a escala de cuenca

Se descargaron y procesaron imágenes satelitales de Landsat 7 y Landsat 9 obtenidas de la plataforma USGS Earth Explorer con el objetivo de identificar y analizar los cambios de paisaje ocurridos en las cuencas hidrográficas de las regiones de O'Higgins, Maule y Ñuble durante dos periodos temporales, correspondientes a los años 2000 y 2023. En la Región de O'Higgins se incluyeron las cuencas del río Rapel y las costeras del río Rapel y del estero Nilahue. En la Región del Maule, se consideraron las cuencas del río Maule y las costeras Mataquito/Maule; mientras que en la Región de Ñuble se consideró la cuenca Itata y las cuencas costeras comprendidas entre el límite regional y el río Itata.

Las imágenes descargadas fueron procesadas en el software QGIS. En primera instancia, se realizó la corrección de la nubosidad de las imágenes satelitales dejando un porcentaje máximo del 10% de nubosidad. Posteriormente, las capas ráster fueron unificadas en un sistema de referencia común (UTM: zona 18S). Luego, se corrigieron las geometrías de las capas vectoriales utilizadas para delimitar las cuencas hidrográficas y se recortaron las imágenes ráster según cada cuenca del área de estudio. Las bandas espectrales 5, 4 y 3 de Landsat 9/7 fueron normalizadas para homogeneizar la escala espectral (30 metros) de ambos periodos. Mediante la calculadora de campo del software QGIS se estimaron índices espectrales (Tabla 1) para maximizar la resolución y el contraste de los píxeles asociados a cada clase de uso del suelo asignada.

Para evaluar las dinámicas de transformación del paisaje, se realizó un análisis multitemporal basado en la comparación de los índices espectrales calculados para ambos periodos. Para ello, se generaron mapas de cambio mediante la resta de los índices correspondientes ($T_2 - T_1$) utilizando la calculadora ráster de QGIS. Este procedimiento permitió identificar incrementos o disminuciones en las coberturas del suelo asociadas a vegetación, cuerpos de agua, y suelos desnudos. A partir de estas clasificaciones se cuantificó la superficie ocupada por cada categoría mediante el conteo de píxeles y el cálculo de área utilizando herramientas de análisis de ráster del software QGIS. Las superficies obtenidas fueron expresadas en hectáreas (ha) aplicando la siguiente relación:

$$\text{Área} = \frac{\text{Área (m}^2\text{)}}{10.000}$$

Con esta información se construyeron tablas comparativas de cobertura de uso del suelo, también denominadas matrices de transición. Las matrices de transición calculadas permitieron determinar la superficie total ocupada por cada categoría de uso del suelo en ambos periodos. Finalmente, a partir de las superficies de uso del suelo se calculó la tasa de cambio porcentual de los cambios ocurridos, utilizando la siguiente expresión:

$$Tasa\ de\ cambio\ (\%) = \frac{A_2 - A_1}{A_1} \times 100$$

Este procedimiento permitió identificar las principales tendencias y patrones de transformación del paisaje a escala de cuenca hidrográfica y determinar qué usos del suelo presentaron los mayores incrementos o disminuciones a lo largo del tiempo. Como último paso, se analizaron mediante una recopilación bibliográfica las posibles implicancias de la transformación del paisaje con los cambios observados en la estructura comunitaria y la abundancia de las comunidades intermareales de la zona centro-sur de Chile.

Tabla 1. Índices espectrales utilizados (NDVI, BSI y NDWI).

Índice Espectral	Uso del Suelo	Formula	Referencia Bibliográfica
Índice verde de diferencia normalizada (NDVI)	Bosques/ Vegetación densa	$\frac{R_{NIR} - R_{Red}}{R_{NIR} + R_{Red}}$	Rouse et al., 1974
Diferencia normalizada del agua (NDWI)	Cuerpos de Agua	$\frac{R_{Green} - R_{MIR}}{R_{Green} + R_{MIR}}$	Xu et al., 2006
Índice de suelo desnudo (BSI)	Suelos cultivables / desnudos	$\frac{(R_{SWIR} + R_{Red}) - (R_{NIR} + R_{Blue})}{(R_{SWIR} + R_{Red}) + (R_{NIR} + R_{Blue})}$	Rikimaru et al., 2002

RESULTADOS

Variabilidad ambiental local

La concentración promedio anual de clorofila-a mostró patrones variables en los sitios de estudio durante el periodo 2002-2023 (Figura 2). Bucalemu se caracterizó por presentar la menor concentración de clorofila-a (1.59 mg/m^3). Pelluhue alcanzó su mínimo en el año 2023 (1.69 mg/m^3) y su máximo en 2020 (8.43 mg/m^3), evidenciando una alta variabilidad (Figura 2.a). En el extremo sur del área de estudio (Buchupureo), hubo una tendencia a la baja en 2022-2023, sin embargo, presentó las mayores concentraciones de clorofila-a.

Para el promedio anual de TSM (Figura 2.b), Bucalemu presentó las temperaturas más altas ($14.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$), mientras que el resto de las localidades mantuvieron valores similares entre sí. Buchupureo, el sitio ubicado más al sur, presentó el valor promedio más bajo ($13.02 \text{ }^{\circ}\text{C}$). En particular, se concentraron aumentos de temperatura en los años 2008, 2012, 2016 y 2023. En cuanto a las variaciones anuales de caudal para las cuatro estaciones hidrometeorológicas seleccionadas, el río Maule y Mataquito destacaron por valores elevados en relación con otros caudales (Figura 2.c). El estero Nilahue, cercano a Bucalemu, presentó caudales más bajos que los del río Maule, pero más elevados que los de Pelluhue, alcanzando un máximo de $30 \text{ m}^3/\text{s}$ (Figura 2.c). El río Chovellen, cercano a Pelluhue, osciló entre $1 \pm 10 \text{ m}^3/\text{s}$. Bucalemu y Pelluhue recibieron aportes fluviales de esteros y cursos fluviales de menor magnitud, mientras que Constitución estuvo influenciada por el río Maule, un sistema fluvial de mayor escala cuyo origen se sitúa en la Cordillera de los Andes.

El análisis de tendencia de Mann-Kendall (ANEXO 1) evidenció una disminución en la concentración de clorofila-a en todos los sitios de estudio. Esta tendencia fue significativa en Constitución, Pelluhue y Buchupureo ($p < 0.05$). En Bucalemu, si bien se observaron tendencias negativas, estas no fueron significativas ($p = 0.09$). Para la TSM se observaron variaciones interanuales; sin embargo, no se detectaron tendencias significativas en ninguno de los sitios analizados. En cuanto al caudal, el análisis de tendencias detectó una disminución significativa en el río Mataquito, el río Maule y el río. El estero Nilahue presentó tendencias negativas, pero estas no fueron significativas ($p = 0.83$).

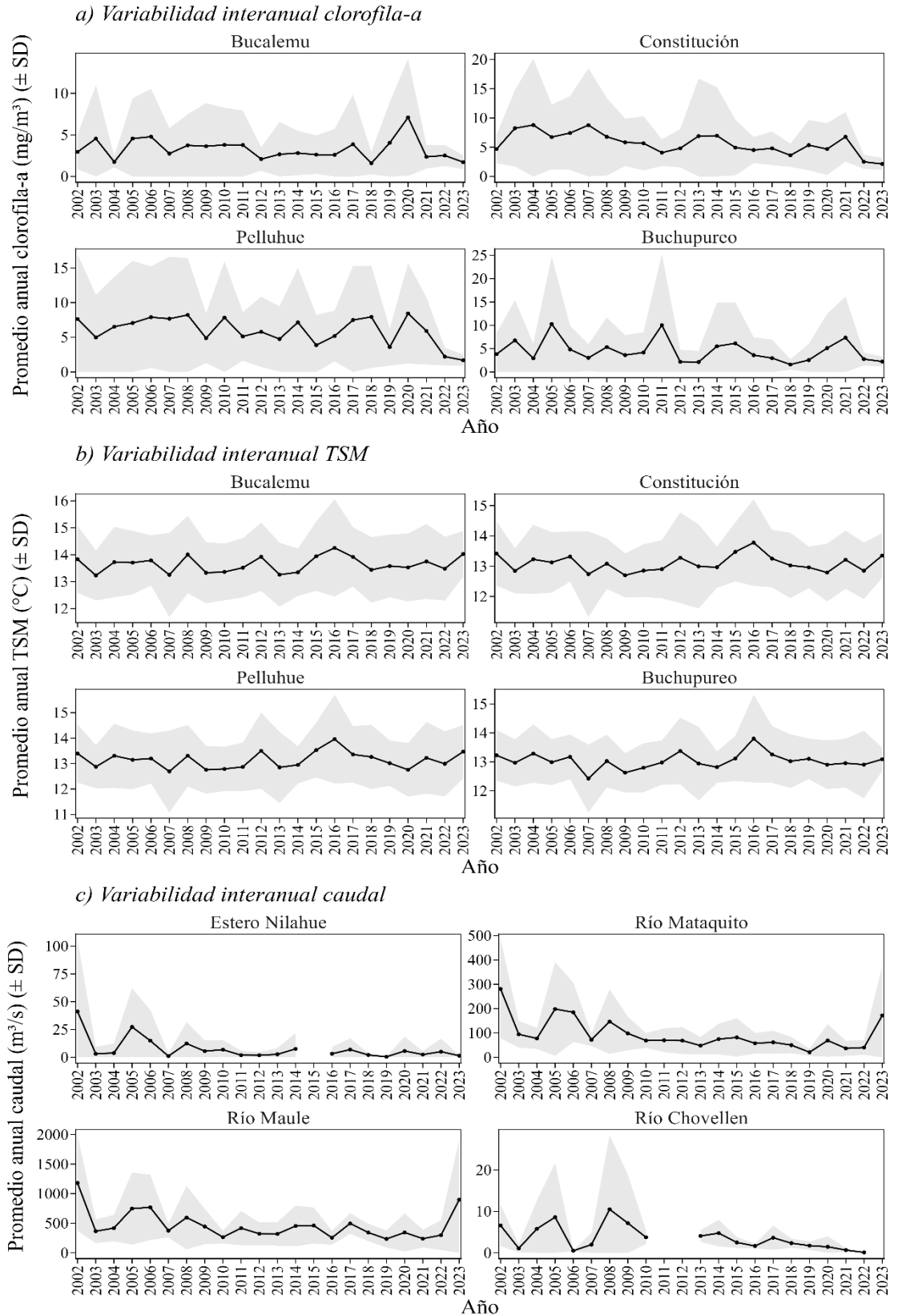


Figura 2. Promedio anual (+ SD) de (a) clorofila, (b) TSM y (c) caudales (2002-2023).

Las anomalías anuales evidenciaron el carácter fluctuante de la variabilidad interanual en los cuatro sitios de estudio (ANEXO 2). Para la concentración de clorofila-a (Figura 3.a), se observó un comportamiento diferenciado entre localidades, con predominio de anomalías positivas durante la primera mitad de la serie (2003–2011), aunque intercaladas con años de valores negativos. A partir de 2012, las fluctuaciones fueron más frecuentes y, hacia el final del período (2022–2023), todos los sitios registraron anomalías negativas. Lo que sugiere una tendencia de disminución de la concentración de clorofila-a asociada a la productividad primaria. Entre los eventos más destacados se encontraron las anomalías positivas registradas en Bucalemu durante 2020 (0.94), en Buchupureo durante 2005 (0.83) y 2011 (0.80), mientras que las anomalías negativas de mayor magnitud se concentraron en 2022–2023, especialmente en Pelluhue (-0.68) y en el sitio de Constitución (-0.62).

La temperatura superficial del mar (Figura 3.b) presentó un patrón temporal homogéneo entre sitios, caracterizado por la alternancia de anomalías cálidas y frías. Durante los años 2007 y 2011 predominaron anomalías negativas en la mayoría de las localidades, mientras que entre 2015 y 2017 se registró un período de anomalías positivas sincronizadas, alcanzando los mayores valores en 2016 para Constitución (0.70), Pelluhue (0.72) y Buchupureo (0.86), y en Bucalemu (0.53). Posteriormente, entre 2018 y 2022, las anomalías negativas se mantuvieron en valores cercanos al promedio histórico, mientras que durante el año 2023 se registraron condiciones cálidas para los 4 sitios.

En relación con el caudal de los ríos y esteros (Figura 3.c), las anomalías mostraron una alta variabilidad al inicio de la serie, seguida por un predominio de valores negativos desde aproximadamente 2010 en adelante, indicando una disminución sostenida de los caudales respecto del promedio histórico. Los caudales por sobre el promedio histórico se registraron al comienzo del período, particularmente en 2002 para el Estero Nilahue (1.97), río Mataquito (1.86) y río Maule (1.76), mientras que el río Chovellen presentó su máxima anomalía positiva en 2008 (0.91). Durante el período 2013–2022 predominaron anomalías negativas en las cuatro estaciones, siendo mayores en Mataquito durante 2019 (-0.68), en Maule en 2019 (-0.51) y en el río Chovellen entre 2021 y 2022 (-0.44 a -0.52). Hacia 2023 se observó una recuperación parcial del caudal en los ríos Mataquito y Maule, mientras que el Estero Nilahue continuó registrando anomalías negativas.

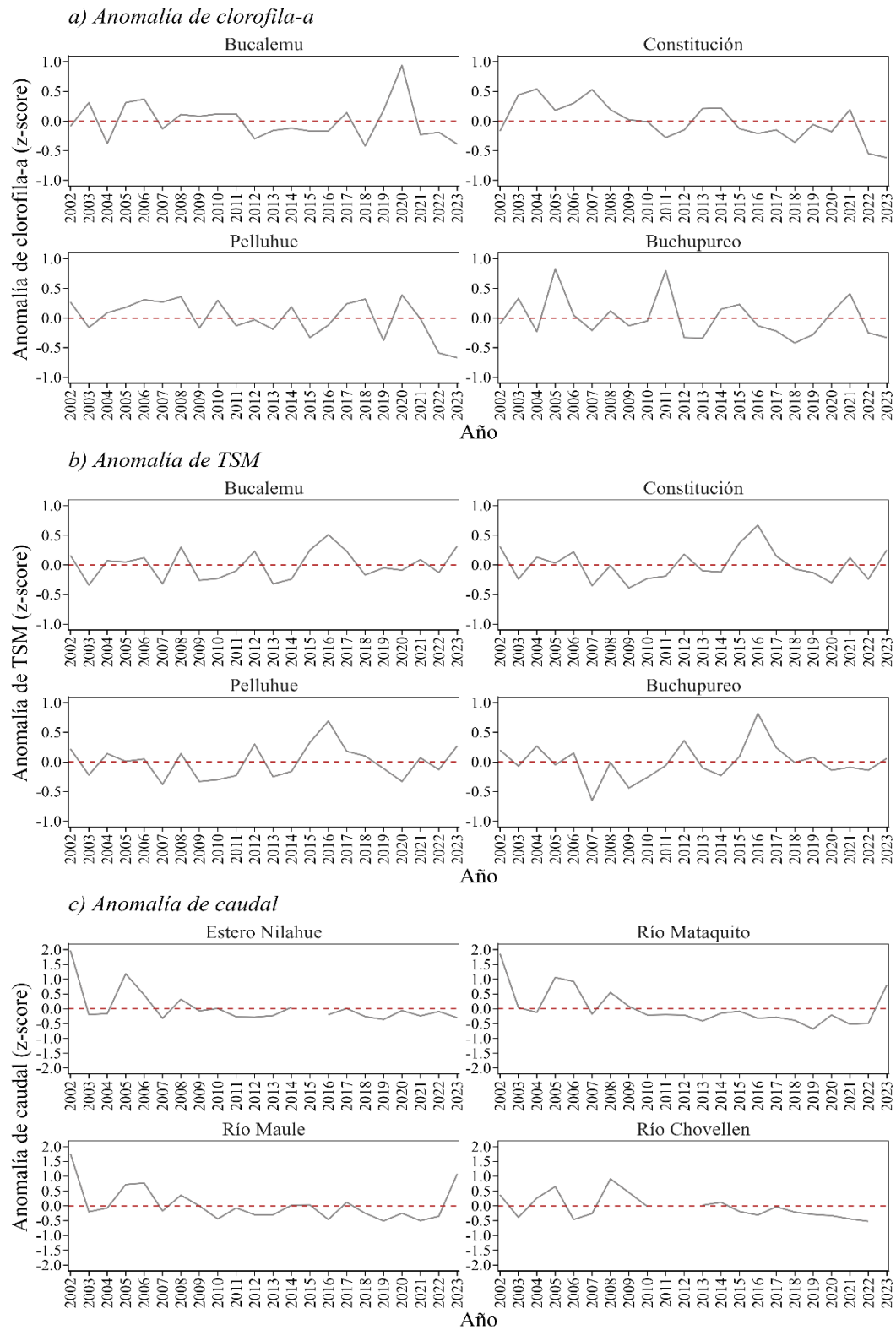


Figura 3. Anomalías anuales de (a) clorofila-a, (b) TSM y (c) caudales (2002-2023).

Caracterización de comunidades intermareales

Durante el período comprendido entre los años 2000 y 2024 se registró un total de 103 especies en el área de estudio (Figura 4). Los hallazgos indicaron una tendencia a la disminución de la riqueza de especies de norte a sur, con Bucalemu concentrando la mayor riqueza en relación con Constitución, Pelluhue y Buchupureo.

Bucalemu presentó la mayor riqueza específica con 87 especies. Le siguieron Constitución con 72 especies, Buchupureo con 71 y Pelluhue con 66 especies (Figura 4.a). No todas las especies fueron registradas en todos los sitios, lo que sugiere una composición comunitaria diversa entre localidades. En detalle, se registró una mayor riqueza de macroalgas en Constitución y Buchupureo, mientras que en Bucalemu y Pelluhue hubo una mayor presencia de macroinvertebrados.

Se observó una mayor riqueza de organismos sésiles en comparación con los organismos móviles (Figura 4.b). En particular, Bucalemu presentó la mayor riqueza de organismos sésiles con un total de 58 especies versus 29 especies móviles, destacándose por encima del resto de los sitios. Constitución y Buchupureo mostraron valores similares para los organismos sésiles (48 especies) y móviles (23 y 24 especies, respectivamente). Por otra parte, Pelluhue registró la menor riqueza de organismos sésiles.

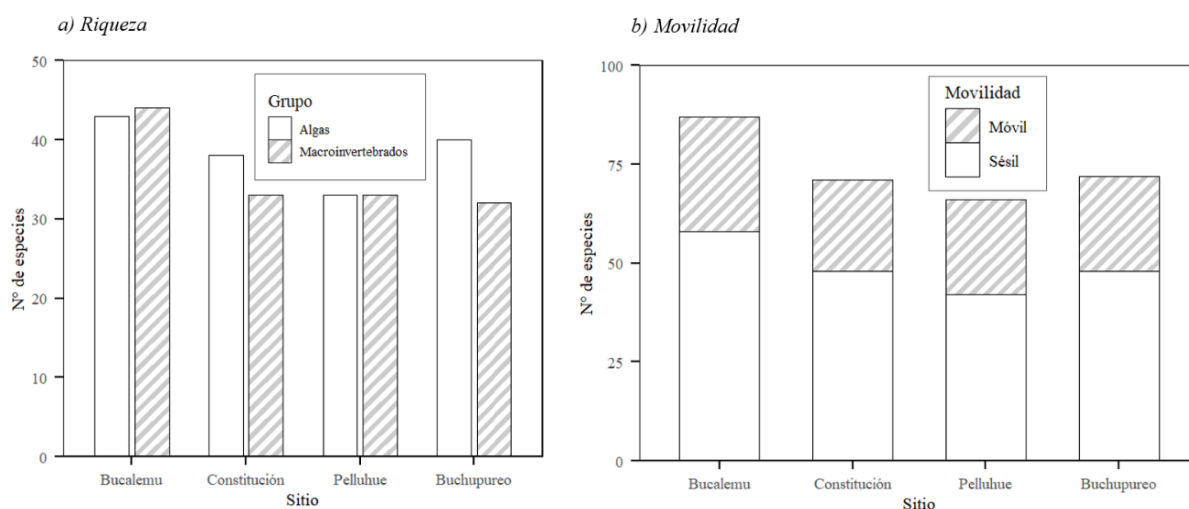


Figura 4. Riqueza por (a) grupo y (b) movilidad en el área de estudio (de norte a sur).

De acuerdo con el hábito trófico de las especies identificadas en el área de estudio (Figura 5), destacó una mayor presencia de productores primarios, herbívoros y filtradores. Bucalemu registró el mayor número de productores primarios (43 especies), seguido por Buchupureo (40), Constitución (38) y Pelluhue (33). La riqueza de herbívoros también fue relevante, especialmente en Bucalemu (22 especies), mientras que Constitución, Pelluhue y Buchupureo presentaron valores entre 14 y 16 especies. En cuanto a los filtradores, su presencia fue baja, oscilando entre 10 y 13 especies. Los carnívoros estuvieron representados por solo 4 especies y los omnívoros variaron entre 3 y 4 especies. La presencia de detritívoros fue muy limitada, con solo una especie registrada (*Petrolisthes*) en Bucalemu y Constitución.

Los Phylum con mayor riqueza de especies (ANEXO 3) fueron las rhodophytas y los moluscos, destacando en Constitución las rhodophytas y en Bucalemu los moluscos. Otros grupos como las chlorophytas (algas verdes) y las ochrophytas (algas pardas) también se presentaron en todos los sitios, pero con valores de riqueza más bajos. En contraste, Phylum como chordata, annelida y ascomycota presentaron una riqueza baja y constante, particularmente 1 especie por sitio. Bucalemu y Constitución fueron los sitios que presentaron una mayor diversidad de Phylum (11). Los patrones identificados muestran diferencias en la riqueza entre los sitios, que pueden estar marcadas o asociadas a diferentes factores ambientales. La estructura de la comunidad está compuesta por organismos de posición trófica baja y media tales como: productores primarios (algas), consumidores primarios y secundarios (poríferos, moluscos, anélidos, echinodermos, cnidarios, chordados).

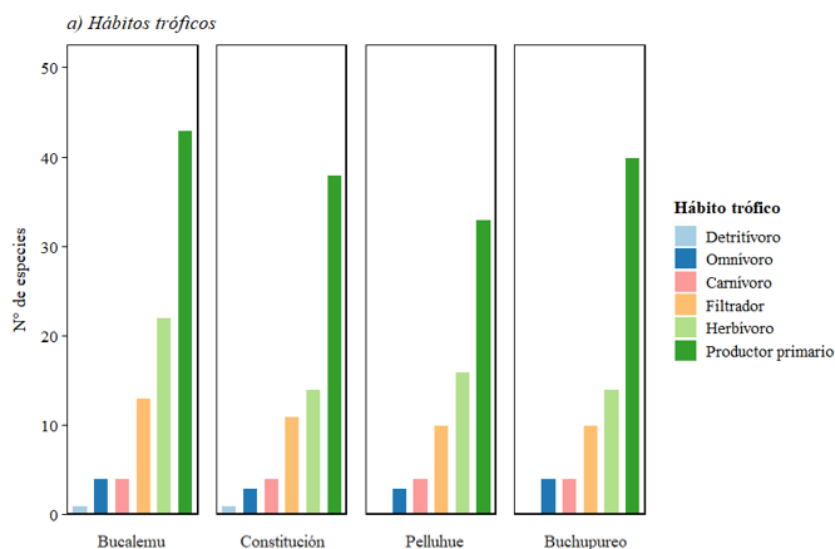


Figura 5. Riqueza de especies por (a) hábito trófico y (b) phylum taxonómico.

Índices de diversidad

Los índices de diversidad mostraron patrones consistentes entre los sitios para la comunidad de organismos sésiles (Figura 6). El índice de Shannon-Wiener fue significativamente menor en Pelluhue ($H' = 0.94$; IC 95% = 0.939–0.954), mientras que Bucalemu, Buchupureo y Constitución presentaron valores similares de diversidad, con intervalos de confianza que se solaparon entre sí (ANEXO 4). El índice de Simpson ($1-D$) reveló una tendencia similar. Pelluhue registró el valor más bajo ($1-D = 0.45$), evidenciando una comunidad con menor equitatividad y una mayor dominancia de unas pocas especies, mientras que Bucalemu, Buchupureo y Constitución presentaron valores superiores (0.52, 0.55 y 0.56 respectivamente).

Para la riqueza de especies (S) de organismos sésiles, Bucalemu presentó la mayor riqueza promedio ($S = 9.07$; IC95% = 9.03–9.10), a diferencia de Pelluhue, que registró el menor número de especies ($S = 6.49$). Buchupureo ($S = 7.18$) y Constitución ($S = 7.26$) presentaron valores intermedios y similares entre sí. El índice de Margalef (DMg) evidenció que Bucalemu presentó el valor más alto ($DMg = 1.84$), seguido por Buchupureo (1.64), Constitución (1.54) y Pelluhue (1.31). Los intervalos de confianza no se solaparon entre los cuatro sitios, indicando diferencias significativas en la riqueza específica.

En la comunidad de organismos móviles, Buchupureo registró el mayor índice de Shannon-Wiener ($H' = 0.51$), mientras que Constitución presentó una baja diversidad (0.44). Por su parte, Bucalemu ($H' = 0.47$) y Pelluhue ($H' = 0.48$) presentaron valores intermedios, indicando comunidades más equitativas y con menor dominancia de especies. El índice de Simpson ($1-D$) se caracterizó por presentar un patrón similar, con el valor más alto en Buchupureo (0.29) y el más bajo en Constitución (0.26). En cambio, Bucalemu y Pelluhue presentaron valores intermedios, lo que sugiere diferencias en la equitatividad y dominancia de las comunidades entre sitios. La riqueza específica de la comunidad móvil presentó un patrón coherente entre la riqueza observada (S) y el índice de Margalef (DMg). Constitución registró los valores más bajos para ambos índices ($S = 2.32$; $DMg = 0.31$), evidenciando una menor riqueza de especies respecto de los demás sitios. En contraste, Bucalemu ($S = 2.62$; $DMg = 0.37$) y Pelluhue ($S = 2.64$; $DMg = 0.33$) presentaron las mayores riquezas observadas. Por su parte, Buchupureo ($DMg = 0.36$) mostró valores similares a Bucalemu y superiores a Pelluhue.

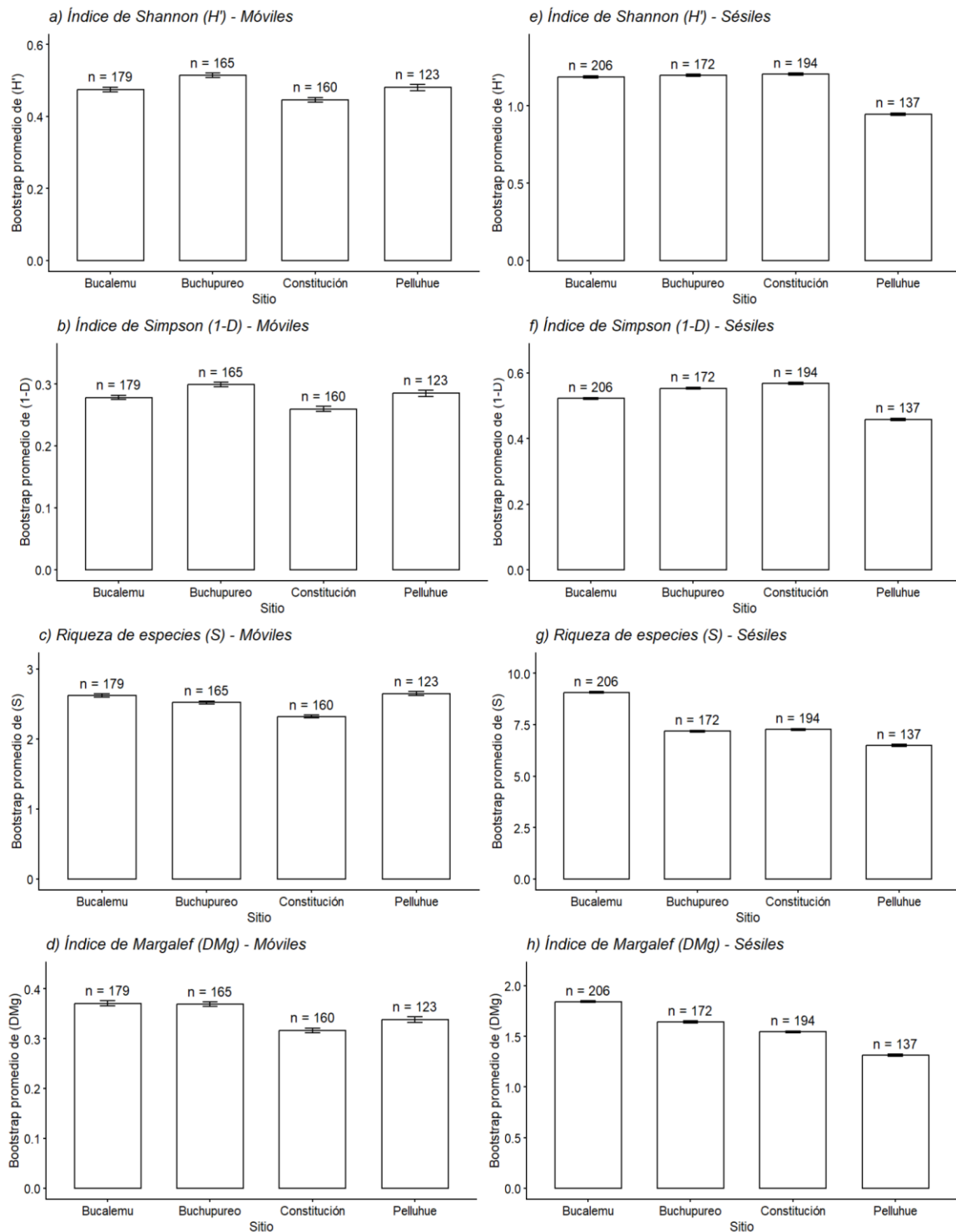


Figura 6. Índices de diversidad para organismos móviles (a, b, c y d) y sésiles (e, f, g y h).

Estructura comunitaria (Jaccard y Bray-Curtis)

En términos de composición taxonómica, se registraron 50 taxones compartidos a nivel de especie (presencia/ausencia) entre los cuatro sitios estudiados (ANEXOS 5 y 6), lo que representó aproximadamente el 49% del total de especies muestreadas (103). Esta fracción común incluyó 24 especies de macroinvertebrados y 26 taxones de algas. El índice de disimilitud de Jaccard (Figura 7), mediante el nMDS, evidenció que los sitios presentaron un agrupamiento de los cuadrantes en función del nivel intermareal. El análisis de PERMANOVA (Tabla 1) detectó que existen diferencias tanto en los centroides de cada sitio como también en la dispersión interna de cada nivel ($p = 0.001$). Además, confirmó que la principal fuente de variación de la variabilidad de los cuadrantes en términos de qué especies los componen fue a escala de zonación vertical, explicando cerca de un 25% de la variabilidad observada.

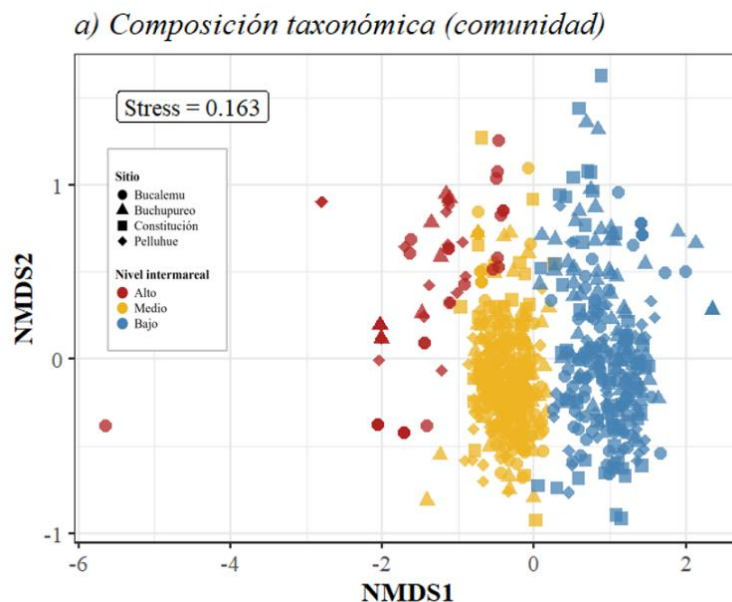


Figura 7. Composición taxonómica del índice de disimilitud de Jaccard.

Tabla 8. Estadística de composición taxonómica según presencia/ausencia (PERMANOVA).

Factor	df	R ²	Pseudo-F	P-valor
Nivel intermareal	2	0.255	156.6	0.001 ***
Sitios	3	0.034	13.9	0.001 ***
Años	7	0.093	16.3	0.001 ***
Sitios x Años	14	0.060	5.3	0.001 ***

En cuanto a la estructura de abundancias de hábitos tróficos sésiles, se observó en el gráfico nMDS (Figura 8) una separación espacial entre sitios. Además, el stress (0.10) de la ordenación indicó una representación aceptable de las distancias del índice de Bray-Curtis para las abundancias. Se destacaron patrones asociados a la zonación vertical, con una mayor abundancia de carnívoros y productores en el intermareal bajo, mientras que el intermareal medio y alto se caracterizaron por una mayor abundancia de filtradores.

El análisis PERMANOVA, complementado con PERMDISP, evidenció diferencias significativas en la estructura de abundancia de hábitos tróficos sésiles entre sitios, años, niveles intermareales y su interacción (sitio $\times$ nivel; $p = 0.001$), aunque con una variabilidad interna heterogénea entre factores (ANEXO 7). Al evaluar las comparaciones por pares (post hoc), únicamente aquellas con dispersión homogénea indicaron diferencias consistentes en la estructura de abundancia de las comunidades sésiles. En el intermareal alto, la abundancia difirió entre Buchupureo y Constitución. En el intermareal medio, las diferencias se registraron entre Constitución y Bucalemu, Constitución y Pelluhue, y entre Buchupureo y Pelluhue. Por último, en el intermareal bajo, Buchupureo difirió de Constitución y Pelluhue. El resto de las comparaciones presentó heterogeneidad en su dispersión ($p < 0.05$). Estas fueron interpretadas con cautela, ya que sus diferencias están influenciadas por la variabilidad interna de los factores analizados.

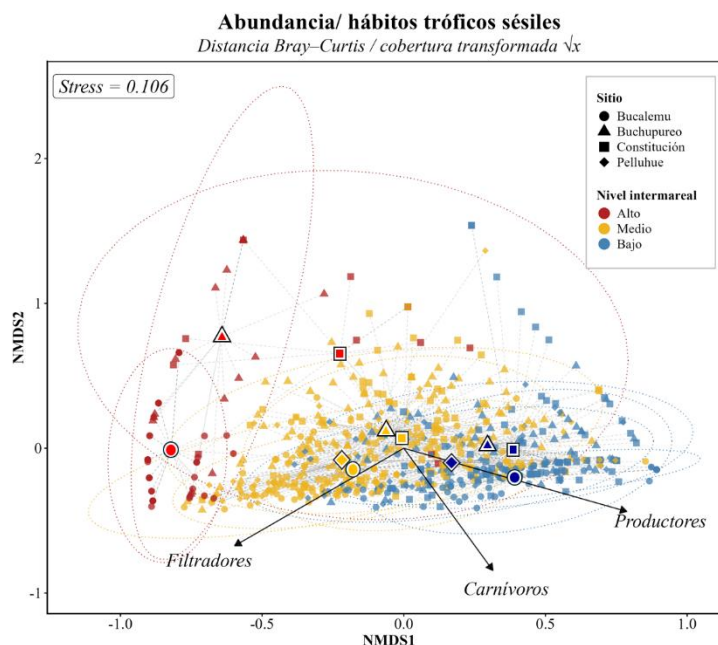


Figura 8. nMDS abundancia de hábitos tróficos sésiles serie 2000-2023.

Para la estructura de hábitos tróficos móviles (Figura 9), la ordenación nMDS mostró patrones espaciales diferenciados entre sitios dentro de cada nivel intermareal. En el intermareal alto, Bucalemu presentó una separación respecto de Constitución y Pelluhue, asociada principalmente a una mayor abundancia de herbívoros. En el intermareal medio, Bucalemu mostró una separación espacial respecto de Pelluhue, Constitución y Buchupureo, mientras que estos últimos tendieron a agruparse en el espacio multivariado. Esta distribución se relacionó con las abundancias de carnívoros y herbívoros. En el intermareal bajo, Pelluhue se ubicó separado del resto de los sitios, asociado a una mayor representación de omnívoros, mientras que Bucalemu, Buchupureo y Constitución presentaron una mayor proximidad entre sí donde predominó la influencia de suspensívoros. El valor de estrés de la ordenación (0.11) indicó una representación adecuada de las distancias de Bray-Curtis en el espacio multivariado.

Para evaluar si los patrones espaciales identificados corresponden a diferencias reales en la estructura comunitaria, se aplicaron análisis de PERMANOVA complementados con PERMDISP (ANEXO 7). En el intermareal alto, únicamente Bucalemu y Buchupureo presentaron diferencias significativas en la composición de los hábitos tróficos. En el intermareal medio, aunque la ordenación sugirió una separación de Bucalemu respecto de los demás sitios, estas diferencias no fueron respaldadas por los análisis estadísticos debido a la heterogeneidad en las dispersiones. Finalmente, en el intermareal bajo, Pelluhue difirió significativamente de Bucalemu y Buchupureo, mientras que el resto de las comparaciones no mostraron diferencias

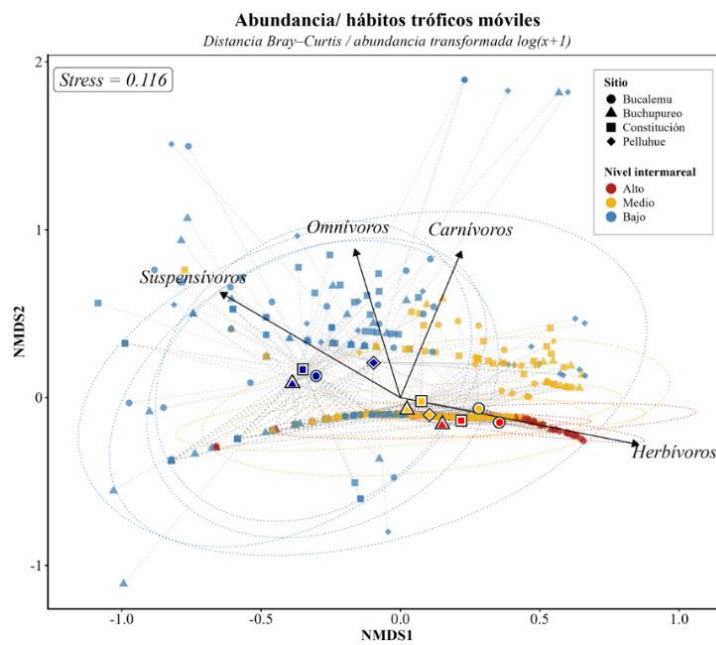


Figura 9. nMDS abundancia de hábitos tróficos móviles serie 2000-2023.

El nMDS reveló patrones consistentes para las clases taxonómicas de la comunidad móvil (Figura 10). En el intermareal alto, los centroides se agruparon hacia el sector izquierdo del espacio de ordenación, con una asociación con los gasterópodos. En el intermareal medio, los centroides permanecieron próximos entre sí, orientados a la abundancia de polioplacóforos. El intermareal bajo destacó por una mayor distancia entre los centroides, lo que indicó heterogeneidad entre sitios. Este nivel se asoció principalmente con Polyplacophora, Echinoidea, Malacostrácea y Asteroidea. El valor de estrés de la ordenación (0.14) indicó una representación adecuada de las distancias de Bray-Curtis en el espacio multivariado.

El análisis PERMANOVA, evidenció diferencias en la estructura de abundancia de clases taxonómicas entre sitios, años, niveles intermareales y su interacción (sitio $\times$ nivel). Las comparaciones pareadas entre sitio $\times$ nivel intermareal, considerando únicamente aquellas con PERMANOVA significativo ($p < 0.05$) y PERMDISP homogéneo ($p > 0.05$), evidenciaron patrones que variaron según el nivel intermareal. En el intermareal alto, Bucalemu difirió significativamente de Buchupureo. En el intermareal medio, Bucalemu difirió de Buchupureo, Constitución y Pelluhue, mientras que Buchupureo también difirió de Constitución. En el intermareal bajo, Constitución presentó diferencias respecto de Bucalemu y Buchupureo, mientras que Pelluhue solo difirió de Bucalemu

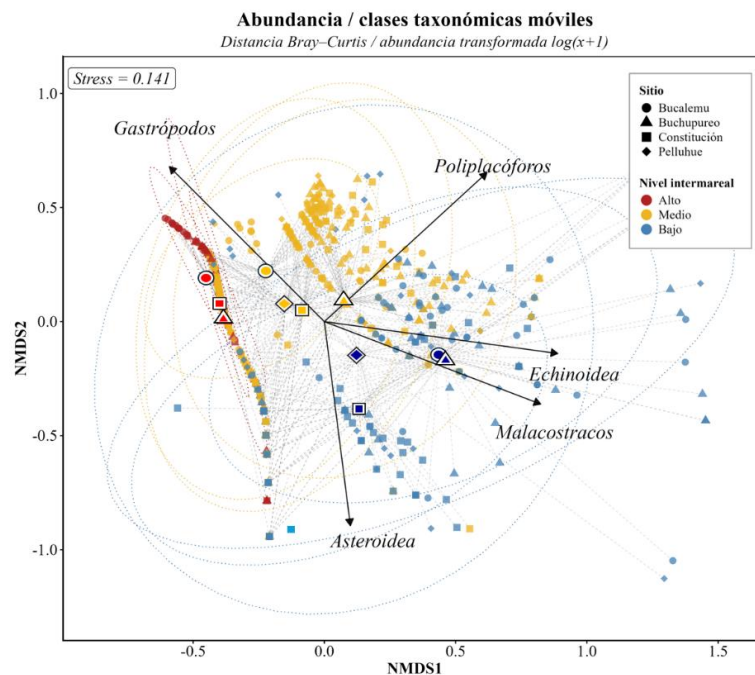


Figura 10. nMDS de abundancia de clases taxonómicas móviles, serie 2000-2023.

Para la abundancia de clases taxonómicas de la comunidad sésil, el nMDS evidenció patrones visuales diferenciados entre sitios (Figura 11). En el intermareal alto, los centroides de los sitios se agruparon con la clase Thecostraca, mientras que Bucalemu tendió a diferenciarse de Constitución y Buchupureo. En el nivel medio, los sitios tienden a agruparse entre sí, con mayor abundancia de Ulvophyceae, Bangiophyceae, bivalvos y feofíceas. El intermareal bajo presentó un agrupamiento entre sitios asociado principalmente a Poliquetos, Hexacorales, Phaeophyceae y Ascidiar. El valor de estrés de la ordenación (0.167) indicó una representación aceptable de las distancias de Bray-Curtis en el espacio multivariado.

El análisis de PERMANOVA evidenció diferencias significativas en la abundancia de clases taxonómicas sésiles entre niveles intermareales, sitios, años y la interacción sitio $\times$ nivel intermareal (ANEXO). El análisis de dispersión multivariada (PERMDISP) indicó homogeneidad de las dispersiones entre sitios, mientras que los años y los niveles intermareales presentaron dispersiones heterogéneas ($p = 0.001$). Considerando las comparaciones con diferencias significativas en PERMANOVA y dispersiones homogéneas, el intermareal alto de Bucalemu difirió únicamente de Constitución, el intermareal medio, Buchupureo difirió de Bucalemu; y en el intermareal bajo, Bucalemu, Buchupureo y Constitución no mostraron diferencias entre sí, mientras que Pelluhue difirió únicamente de Bucalemu.

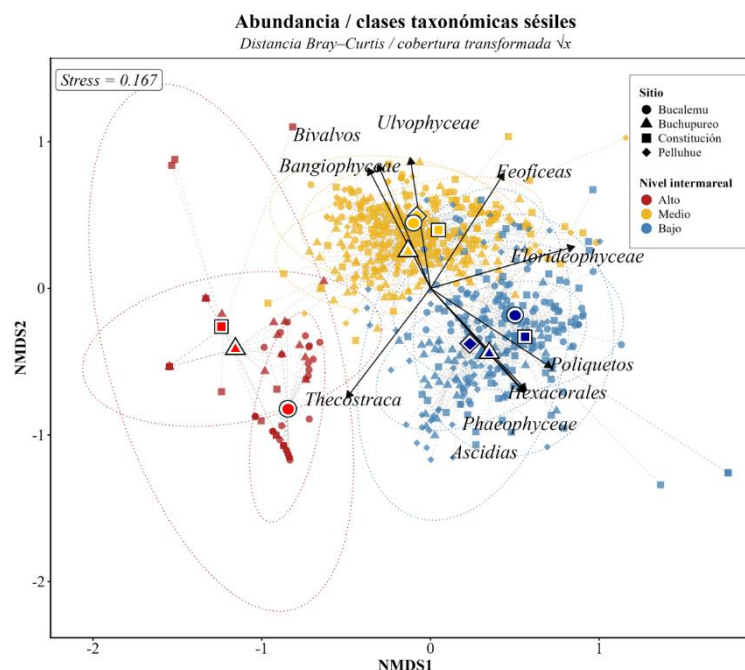


Figura 11. nMDS abundancia de clases taxonómicas sésiles, serie 2000-2023

Multicolinealidad y análisis de redundancia (RDA)

Para evaluar la multicolinealidad entre las variables ambientales analizadas, se calculó el factor de inflación de la varianza (VIF), considerando un umbral de exclusión de $VIF > 5$ (James, 2013). Inicialmente se evaluaron el promedio anual de clorofila-a, la temperatura superficial del mar, el caudal y las anomalías de estas variables. No obstante, las anomalías fueron descartadas debido a su dependencia matemática respecto de las variables originales, lo que introduce colinealidad entre los predictores. La clorofila-a presentó un valor de VIF de 1.35, la TSM (1.35) y el caudal (1.21), evidenciando una baja colinealidad y cumpliendo con el criterio establecido para su inclusión en el RDA.

La ordenación RDA mostró un gradiente ambiental definido principalmente por la temperatura y la clorofila-a (Figura 12). El primer eje (RDA1; 6,8% de la varianza total) separó las muestras asociadas a mayores concentraciones de clorofila-a hacia el extremo negativo, mientras que las relacionadas con temperaturas más elevadas se ubicaron hacia el extremo positivo. El segundo eje (RDA2; 1,6%) representó principalmente un gradiente compartido entre temperatura y caudal. En este espacio de ordenación, los organismos herbívoros se asociaron con el gradiente de clorofila-a, mientras que los carnívoros mostraron una asociación con temperaturas más elevadas.

El modelo global de RDA no fue significativo ($F = 1,25$; $p = 0,266$), indicando que, las variables ambientales consideradas explicaron una fracción reducida de la variación observada en la estructura de la comunidad ($R^2 = 0,090$; R^2 ajustado = 0,018). Asimismo, ninguno de los ejes canónicos fue significativo (RDA1: $p = 0,223$; RDA2: $p = 0,862$). No obstante, al evaluar las variables de manera individual, la clorofila-a presentó un efecto significativo sobre la composición comunitaria ($p = 0,024$), mientras que la temperatura y el caudal no mostraron efectos significativos ($p > 0,05$).

Respecto a las clases taxonómicas (Figura 13), los gasterópodos mostraron la mayor amplitud de respuesta frente a los gradientes ambientales, distribuyéndose tanto en el gradiente de clorofila-a como en el de temperatura. Los malacostráceos tendieron a asociarse con mayores temperaturas y, en menor medida, con el caudal, mientras que los Polyplacophora se relacionaron principalmente con el gradiente de clorofila-a. Estos patrones sugieren respuestas diferenciales de las principales clases taxonómicas frente a la variabilidad ambiental observada.

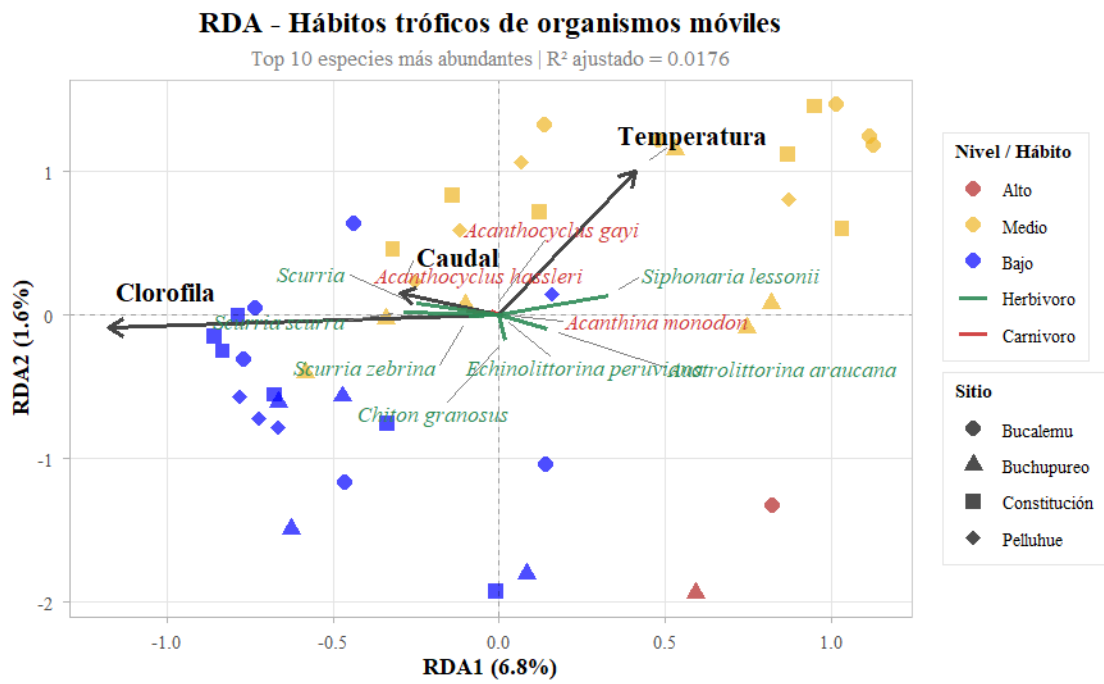


Figura 12. RDA hábitos tróficos móviles serie 2002-2023.

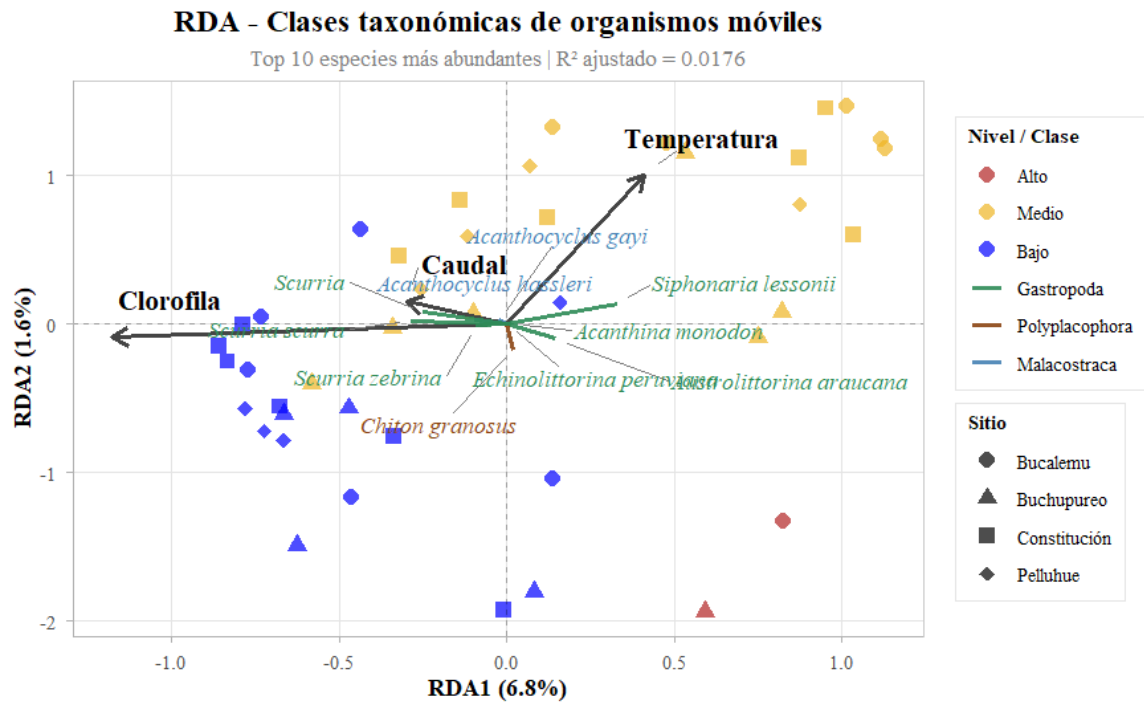


Figura 13. RDA clases taxonómicas sésiles serie 2002-2023.

La ordenación RDA basada en los hábitos tróficos mostró una separación parcial de la comunidad de organismos sésiles a lo largo de los gradientes ambientales representados por la clorofila-a, la temperatura superficial del mar y el caudal (Figura 14). En términos generales, las especies se distribuyeron de forma continua dentro del espacio de ordenación, sin formar agrupaciones discretas asociadas a un único gradiente ambiental. Este patrón sugiere que la variación en la abundancia respondió a la acción conjunta de múltiples factores, más que a la influencia dominante de una sola variable ambiental.

Los productores primarios (14.a) ocuparon una amplia porción del espacio de ordenación, principalmente en el intermareal medio y bajo, evidenciando una elevada heterogeneidad en sus respuestas ambientales. Mientras algunas especies, como *Mazzaella laminarioides*, *Lessonia* y *Ulva*, se asociaron al gradiente positivo de clorofila-a, otras, como *Hildenbrandia lecanellieri* y *Grateloupia doryphora*, se ubicaron próximas al vector de caudal. En contraste, varias especies permanecieron cercanas al origen de la ordenación, indicando una respuesta poco definida frente a las variables ambientales consideradas. Los organismos filtradores (14.b) mostraron una tendencia a asociarse con los gradientes de caudal y temperatura, lo que podría reflejar la dependencia de estos organismos respecto del transporte de partículas en suspensión y materia orgánica, cuya disponibilidad suele incrementarse durante períodos de mayor descarga fluvial. No obstante, la dispersión observada entre especies indica que esta respuesta no fue uniforme dentro del grupo funcional.

La ordenación por clases taxonómicas (14.c.d) evidenció un patrón similar al observado para los atributos tróficos. Las macroalgas, particularmente las pertenecientes a Florideophyceae, se asociaron principalmente con el gradiente positivo de clorofila-a, mientras que las restantes clases de macroalgas ocuparon posiciones intermedias dentro del espacio de ordenación. En contraste, las clases correspondientes a macroinvertebrados presentaron una distribución más dispersa, destacando Bivalvia hacia el gradiente de temperatura y Ascidiacea con una mayor asociación al gradiente de caudal. En general, la ordenación refleja una separación entre macroalgas y macroinvertebrados a lo largo de los principales gradientes ambientales.

El análisis de redundancia indicó que las variables ambientales explicaron el 8.0 % de la variación en la abundancia de la comunidad de organismos sésiles. Sin embargo, el modelo global no fue significativo ($F = 1.11$; $p = 0.324$), al igual que los ejes canónicos y las variables ambientales evaluadas individualmente ($p > 0.05$).

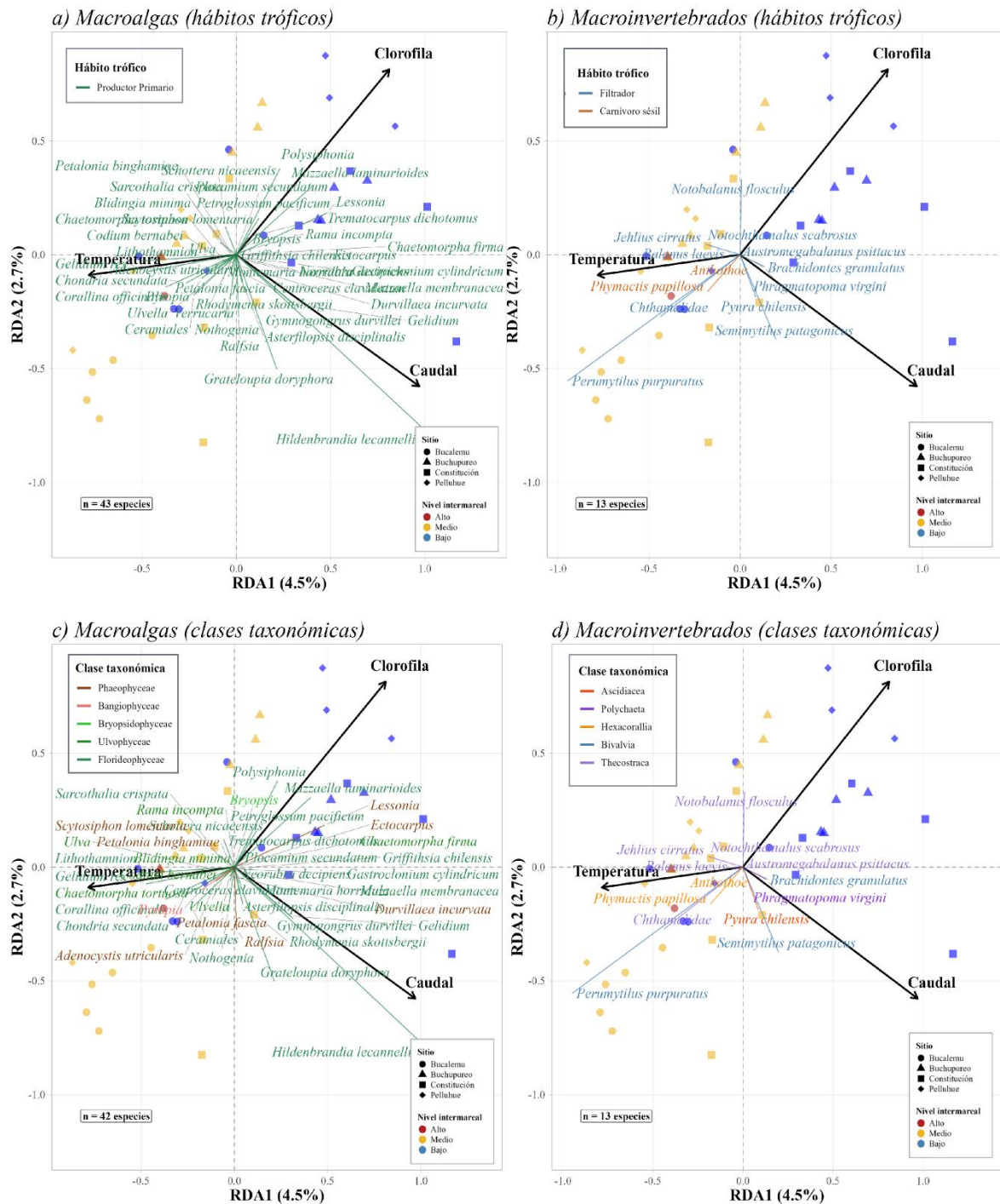


Figura 14. RDA por hábitos tróficos (a y b) y clases taxonómicas (c y d) de organismos sésiles, serie 2002-2023.

Cambios del paisaje a escala de cuenca hidrográfica

El análisis multitemporal de los índices espectrales (NDVI, NDWI y BSI) permitió cuantificar los cambios del paisaje en las cuencas hidrográficas de O'Higgins, Maule y Ñuble durante el período 2000–2023. Las tres cuencas se caracterizaron por presentar, en la mayor parte de su superficie, áreas sin cambios, acompañadas de transiciones en la dinámica de la vegetación, exposición de suelo desnudo y variaciones en la superficie del agua.

El índice de vegetación (NDVI) reflejó que la mayor cobertura de vegetación se localizó en zonas de valle, cercanas a la cordillera de los Andes y en sectores aledaños a la costa (Figura 12). El mapa de cambios mostró un patrón heterogéneo con áreas de pérdida y ganancia de vegetación. Se identificaron focos de pérdida concentrados en el valle central. Los resultados cuantitativos (ANEXO 8) evidenciaron que la categoría sin cambios dominó en todas las cuencas, alcanzando un 54 % en O'Higgins, 61.8 % en Maule y 60 % en Ñuble. No obstante, se registraron superficies de pérdida de vegetación, especialmente en O'Higgins (326.023 ha; 20 %), seguida de Ñuble (185.441 ha; 14 %) y Maule (393.423 ha; 13%). El aumento de vegetación vigorosa representó una fracción importante de las cuencas hidrográficas, con valores de aumento de 23 % en Maule, 25% en Ñuble y 19 % en O'Higgins. Los cambios no vegetacionales representaron una fracción menor del área total, particularmente en Ñuble (0.6 %) y Maule (2 %).

En cuanto al índice de agua normalizada (NDWI), las cuencas hidrográficas se caracterizaron por la presencia de agua superficial concentrada en ríos, lagunas y zonas cordilleranas (nieves). Las áreas de pérdida de superficie del agua se concentraron en los sistemas fluviales (ríos) y zonas de nieve. La categoría sin cambios dominó con 96 % en Ñuble, 93 % en Maule y 88 % en O'Higgins. Las pérdidas de superficie de agua fueron más notorias en O'Higgins (145.699 ha; 9 %) que en Maule (135.041 ha; 4 %) y Ñuble (21.391 ha; 1.6 %).

El índice de suelo desnudo (BSI) reveló que en el año 2000 hubo una distribución amplia de superficies con cobertura vegetal y zonas de suelo desnudo principalmente en sectores medios del valle central, asociadas a zonas agrícolas y de cultivo. Para 2023, el patrón espacial mostró una expansión de áreas con mayor exposición de suelo desnudo. El mapa de cambios destacó áreas de incremento del suelo desnudo, particularmente en la cuenca de O'Higgins. La categoría sin cambios alcanzó un 58 % en Maule, 57 % en Ñuble y 43 % en O'Higgins. El aumento de suelo descubierto es considerablemente mayor en O'Higgins (592.097 ha; 36 %), duplicando la proporción observada en Maule (17 %) y Ñuble (17 %).

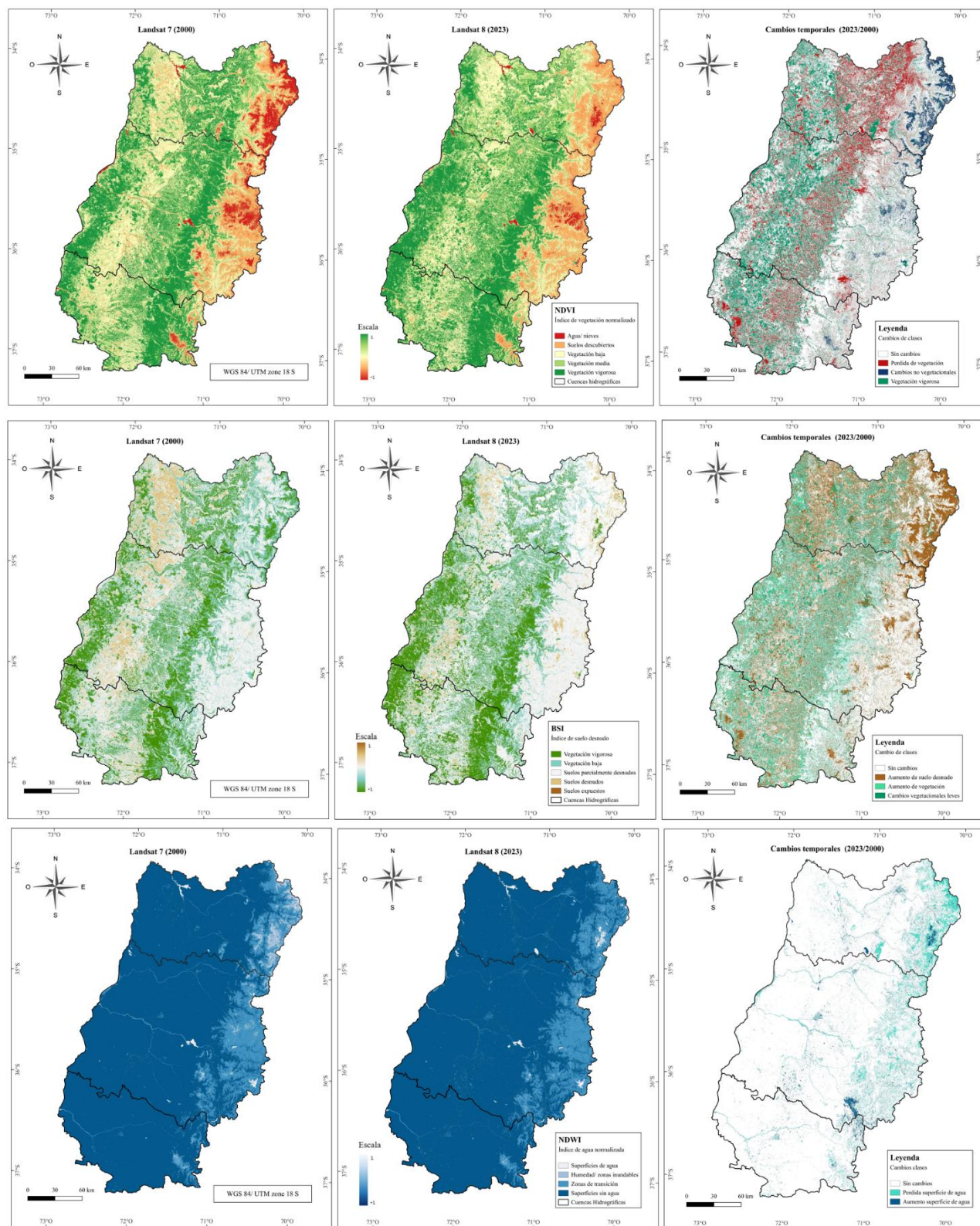


Figura 15. Índices espectrales NDWI, NDVI y BSI para la serie 2000-2023.

DISCUSIÓN

Caracterización abiótica

La franja costera del centro-sur de Chile (34°S-36°S) se caracterizó por una marcada variabilidad ambiental interanual durante el periodo 2002-2023, reflejada en cambios temporales en la concentración de clorofila-a, temperatura superficial del mar y caudales fluviales. Estos patrones responden a la interacción entre procesos oceánicos y continentales, los cuales modulan la disponibilidad de nutrientes y la productividad de los ecosistemas costeros (Sellanes et al., 2007; Escribano et al., 2004).

El comportamiento heterogéneo de la clorofila-a sugiere que su variabilidad está determinada por la interacción entre forzantes locales, como las descargas fluviales, y la dinámica de los sistemas de afloramiento costero característicos de esta zona geográfica, donde el ascenso de aguas profundas ricas en nutrientes favorece la productividad primaria (Blanchette et al., 2009; Morales et al., 2013). Aunque Constitución, Pelluhue y Buchupureo presentaron tendencias decrecientes significativas, la magnitud de estas difirió entre localidades. Estas diferencias evidencian que la respuesta de la productividad primaria no es uniforme a lo largo de la costa, sino que está modulada por las condiciones oceanográficas e hidrológicas particulares de cada sitio.

La TSM registró patrones similares a escala espacial y temporal en los 4 sitios analizados, coherentes con rangos de temperatura descritos para la costa centro-sur de Chile (Kayser et al., 2008; Saldías et al., 2020). Las anomalías térmicas positivas registradas durante 2012 y 2016 son consistentes con eventos de El Niño, que debilitan los vientos favorables al afloramiento y reducen la intensidad de las surgencias costeras (Vásquez et al., 2007). La coincidencia temporal entre las anomalías cálidas y las disminuciones de clorofila-a respalda el estrecho acoplamiento entre la variabilidad térmica y la productividad primaria.

Los caudales presentaron fluctuaciones diferenciadas entre sitios, con valores considerablemente mayores en los ríos Maule y Mataquito. Las anomalías de caudal evidenciaron predominancia de valores negativos durante 2002–2023, indicando una reducción en el aporte fluvial de todos los sitios. No obstante, la disminución del caudal fue significativa en tres de las cuatro estaciones hidrometeorológicas analizadas. Este patrón es coherente con la megasequía documentada en la zona centro-sur de Chile durante las últimas décadas, asociada a una reducción sostenida de las precipitaciones y el caudal de los sistemas fluviales (Méndez-Freire et al., 2022).

Estructura comunitaria (composición y abundancia de especies)

La variabilidad observada en la clorofila-a, la temperatura superficial del mar y las descargas fluviales podría traducirse en cambios en la composición y abundancia de macroalgas y macroinvertebrados, afectando el suministro de energía hacia los niveles tróficos superiores, con potenciales implicancias en la estructura de las comunidades intermareales.

El liderazgo de filtradores en la disimilitud de las abundancias coincide con estudios que los describen como un grupo dominante en los niveles altos y medios. Además, la amplia prevalencia de organismos sésiles frente a organismos móviles en todos los sitios sugiere comunidades estructuralmente consolidadas, donde algas y filtradores conforman la base del intermareal rocoso.

La predominancia de formas sésiles podría estar asociada a la disponibilidad de sustrato rocoso (duro y estable) característico de esta zona geográfica. Los productores primarios, particularmente algas rojas, verdes y pardas, constituyeron el grupo trófico dominante, lo que es característico de zonas de alto oleaje y surgencia, donde la disponibilidad de nutrientes favorece el crecimiento de macroalgas (Reddin et al. 2015). La baja representación de detritívoros podría estar asociada a la escasa acumulación de materia orgánica en sustratos rocosos expuestos, donde las fuerzas hidrodinámicas limitan su deposición.

Por otra parte, la marcada dominancia de *Perumytilus purpuratus* entre los organismos sésiles corresponde a un patrón ampliamente documentado, ya que esta especie forma agregaciones densas que monopolizan el espacio disponible y excluyen competitivamente a organismos menos tolerantes al estrés físico (Prado et al., 2006; Guíñez et al., 2016; Cubillos et al., 2024). Los resultados del índice de Jaccard indicaron que la composición de especies fue heterogénea entre sitios, presentando variaciones espaciales, temporales y por nivel intermareal respecto a la presencia/ausencia de especies. No obstante, su principal fuente de variación estuvo determinada por la zonación vertical (25%). Estos hallazgos coinciden con investigaciones que señalan que los gradientes de estrés físico dominan por sobre la variabilidad espacial horizontal en el intermareal rocoso (Lewis et al., 1964; Broitman et al., 2001).

El índice de Bray-Curtis reveló que la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados y macroalgas de la zona centro-sur de Chile de acuerdo con sus hábitos tróficos estuvo estructurada principalmente por la zonación vertical del intermareal. Esta tendencia fue respaldada por los análisis multivariados, donde el PERMANOVA indicó diferencias significativas entre sitios respecto a su nivel intermareal. Las disimilitudes entre sitios, junto con el hecho de que la zonación vertical estructuró la ordenación nMDS más que la variación espacial y temporal, sugieren que, más allá de la posición geográfica, intervienen factores como la heterogeneidad del hábitat y las condiciones oceanográficas locales (Wieters et al., 2012).

La ordenación nMDS para organismos móviles mostró agrupamientos definidos por clase taxonómica. Los asteroideos, equinoideos y malacostráceos tendieron a agruparse de forma aislada en el intermareal bajo respecto a los gasterópodos y poliplacóforos que se posicionaron principalmente en el intermareal medio y alto. El patrón observado es ecológicamente coherente, dado que estas clases corresponden a depredadores y herbívoros de nivel trófico superior, con requerimientos de hábitat y tolerancias térmicas distintas a las de las clases dominantes (Blanchete et al., 2009), como los gasterópodos.

El análisis de redundancia (RDA) mostró que las variables ambientales explicaron el 31–32 % de la variabilidad en la abundancia de hábitos tróficos, siendo la temperatura superficial del mar la variable que estructuró el eje principal RDA1. La asociación positiva entre la clorofila-a y grupos funcionales como macroalgas y filtradores refuerza el rol de la productividad primaria como pilar estructural del sistema intermareal (Wieters et al., 2003; González et al., 2021), mientras que la influencia de la TSM sobre herbívoros y carnívoros es consistente con la sensibilidad fisiológica de estas especies a las variaciones térmicas (Sanford et al., 2002).

En conjunto, estos resultados indican que la estructura comunitaria del intermareal rocoso de la costa centro-sur de Chile responde a múltiples factores locales. Dentro de ellos encontramos la temporalidad, la ubicación geográfica, la zonación vertical asociada al estrés físico del intermareal (i.e., desecación), los rasgos de movilidad y atributos ecológicos como los hábitos alimenticios y clases taxonómicas.

Implicancias de la transformación del paisaje en la estructura comunitaria

Las transformaciones del paisaje observadas en el área de estudio (34°–36°S) evidenciaron cambios en la cobertura del suelo entre las cuencas hidrográficas analizadas, donde predominaron la expansión del suelo desnudo asociado a cultivos agrícolas, la reducción de la cobertura vegetal y la disminución de la superficie de los cuerpos de agua.

La evidencia indicó que las cuencas hidrográficas respondieron de manera heterogénea a los cambios del paisaje durante el periodo de estudio (2000 – 2023). La cuenca hidrográfica de O'Higgins concentró la mayor pérdida de cobertura vegetal, el mayor incremento de suelo desnudo y la mayor reducción de la superficie de cuerpos de agua, mientras que la cuenca de Ñuble se caracterizó por la mayor proporción de áreas (ha) sin cambios y menores pérdidas de vegetación y superficie de agua.

Paralelamente, la serie temporal mostró una disminución significativa de la concentración de clorofila-a y de los caudales fluviales, junto con una marcada variabilidad interanual de la temperatura superficial del mar. En conjunto, estos resultados sugieren que las transformaciones del paisaje podrían modificar indirectamente la dinámica ambiental costera mediante alteraciones en los regímenes hidrológicos, cuyos efectos sobre las comunidades intermareales responden a la interacción de múltiples factores ambientales.

Si bien esta investigación no evaluó directamente los efectos hidrológicos derivados de estas transformaciones, la literatura indica que la pérdida de cobertura vegetal reduce la infiltración y favorece el incremento de la escorrentía superficial, generando pulsos de caudal rápidos e intensos tras eventos de precipitación, en lugar de aportes fluviales más sostenidos. La expansión del suelo desnudo observada en las cuencas analizadas, asociada principalmente a actividades agrícolas, favorece los procesos erosivos, modifica el transporte de sedimentos y altera el aporte de materia orgánica hacia la zona costera.

Como consecuencia, pueden producir variaciones en la salinidad, la temperatura y la turbidez, especialmente en áreas geográficas adyacentes a las desembocaduras, alterando las condiciones ambientales que regulan la abundancia y composición de las comunidades del intermareal rocoso (Erisman et al., 2013; Masotti et al., 2018; Lam-Gordillo et al., 2023; Santhikrishnan et al., 2024; Stehr et al., 2025).

CONCLUSIÓN

La concentración de clorofila-a y las descargas fluviales presentaron tendencias decrecientes significativas durante el periodo 2002-2023, mientras que la temperatura superficial del mar se caracterizó por una alta variabilidad interanual, evidenciada por la ocurrencia de anomalías térmicas cálidas y frías.

La costa centro de Chile (34° - 36°S) alberga comunidades intermareales diversas de macroinvertebrados y macroalgas, con hábitos tróficos, rasgos de movilidad y clases taxonómicas diferenciadas. La comunidad estuvo dominada por organismos sésiles y productores primarios, mientras que los herbívoros y filtradores representaron los principales hábitos tróficos dentro de los consumidores. En contraste, los detritívoros y carnívoros estuvieron representados por una menor riqueza de especies.

La comunidad sésil presentó mayores valores de diversidad y equidad que la comunidad de organismos móviles, con excepción de Pelluhue, donde la elevada dominancia de *Perumytilus purpuratus* redujo la uniformidad de la comunidad. Por su parte, la comunidad móvil evidenció una mayor heterogeneidad espacial entre sitios, sugiriendo una respuesta más variable frente a las condiciones ambientales locales.

La composición y abundancia de las comunidades intermareales variaron significativamente en el tiempo y el espacio. No obstante, la zonación vertical constituyó el principal factor estructurador de la comunidad, explicando una mayor proporción de la variación observada que los factores espaciales o temporales, lo que resalta la importancia de los gradientes de estrés físico característicos del intermareal.

Las variables ambientales evaluadas (clorofila-a, temperatura superficial del mar y descargas fluviales) explicaron únicamente una fracción limitada de la variabilidad en la abundancia de las comunidades intermareales, por lo que no fue posible respaldar la hipótesis de que la variabilidad ambiental local constituye el principal determinante de la estructura comunitaria en la costa centro-sur de Chile.

Las cuencas hidrográficas analizadas experimentaron importantes transformaciones del paisaje entre 2000 y 2023, caracterizadas por un incremento de la superficie de suelo desnudo, modificaciones en la cobertura vegetal y una reducción de las áreas asociadas a ecosistemas fluviales y ambientes altoandinos, consistente con la disminución observada en los caudales.

ANEXOS

ANEXO 1. Tabla 2. Estadística prueba Mann-Kendall para tendencias de la variabilidad ambiental local.

Estadísticos prueba Mann-Kendall (Hirsch y Slack, 1984)				
Clorofila-a (mg/m ³)				
Sitio	S	z	p_value	Significancia
Bucalemu	-190	-1.647532	9.94E-02	ns
Constitución	-612	-5.326148	1.00E-07	***
Pelluhue	-276	-2.397203	1.65E-02	*
Buchupureo	-254	-2.205426	2.74E-02	*
Temperatura superficial del mar (°C)				
Bucalemu	-28	-0.1933808	0.84666078	ns
Constitución	167	1.1890251	0.23442978	ns
Pelluhue	-237	-1.6901611	0.09099713	ns
Buchupureo	-253	-1.8047483	0.07111408	ns
Caudales fluviales (m ³ /s)				
Estero Nilahue	-8	-0.21144	0.83	ns
Río Mataquito	-957	-8.3339	2.20E-16	***
Río maule	-676	-5.884	4.00E-09	***
Río Chovellen	-38	-3.6635	0.0002487	*

ANEXO 2. Tabla 3. Promedio anual y anomalía de la concentración de clorofila-a.

Año	Bucalemu		Constitución		Pelluhue		Buchupureo	
	Clorofila-a	Anomalía	Clorofila-a	Anomalía	Clorofila-a	Anomalía	Clorofila-a	Anomalía
2002	2.95	-0.086	4.69	-0.175	7.64	0.266	3.82	-0.098
2003	4.55	0.31	8.24	0.439	4.97	-0.156	6.77	0.326
2004	1.75	-0.384	8.79	0.536	6.53	0.091	2.94	-0.225
2005	4.55	0.312	6.73	0.179	7.06	0.175	10.27	0.831
2006	4.78	0.368	7.42	0.298	7.89	0.307	4.83	0.047
2007	2.75	-0.135	8.77	0.531	7.68	0.273	3.02	-0.213
2008	3.74	0.11	6.78	0.187	8.22	0.359	5.34	0.12
2009	3.63	0.083	5.83	0.023	4.87	-0.171	3.61	-0.128
2010	3.8	0.124	5.67	-0.005	7.84	0.299	4.17	-0.047
2011	3.78	0.12	4.07	-0.282	5.13	-0.131	10.03	0.796
2012	2.09	-0.299	4.82	-0.153	5.79	-0.027	2.18	-0.335
2013	2.66	-0.157	6.9	0.208	4.75	-0.191	2.12	-0.343
2014	2.82	-0.118	6.96	0.218	7.16	0.19	5.52	0.146
2015	2.61	-0.169	4.94	-0.132	3.86	-0.331	6.13	0.234
2016	2.6	-0.173	4.51	-0.206	5.18	-0.123	3.6	-0.13
2017	3.87	0.141	4.81	-0.154	7.49	0.243	2.97	-0.22
2018	1.59	-0.423	3.61	-0.362	7.94	0.315	1.59	-0.419
2019	4.04	0.184	5.36	-0.06	3.59	-0.375	2.55	-0.281
2020	7.1	0.943	4.68	-0.176	8.43	0.393	5.11	0.088
2021	2.36	-0.232	6.78	0.187	5.91	-0.007	7.35	0.411
2022	2.52	-0.192	2.5	-0.554	2.22	-0.592	2.74	-0.253
2023	1.73	-0.39	2.14	-0.617	1.69	-0.675	2.23	-0.326

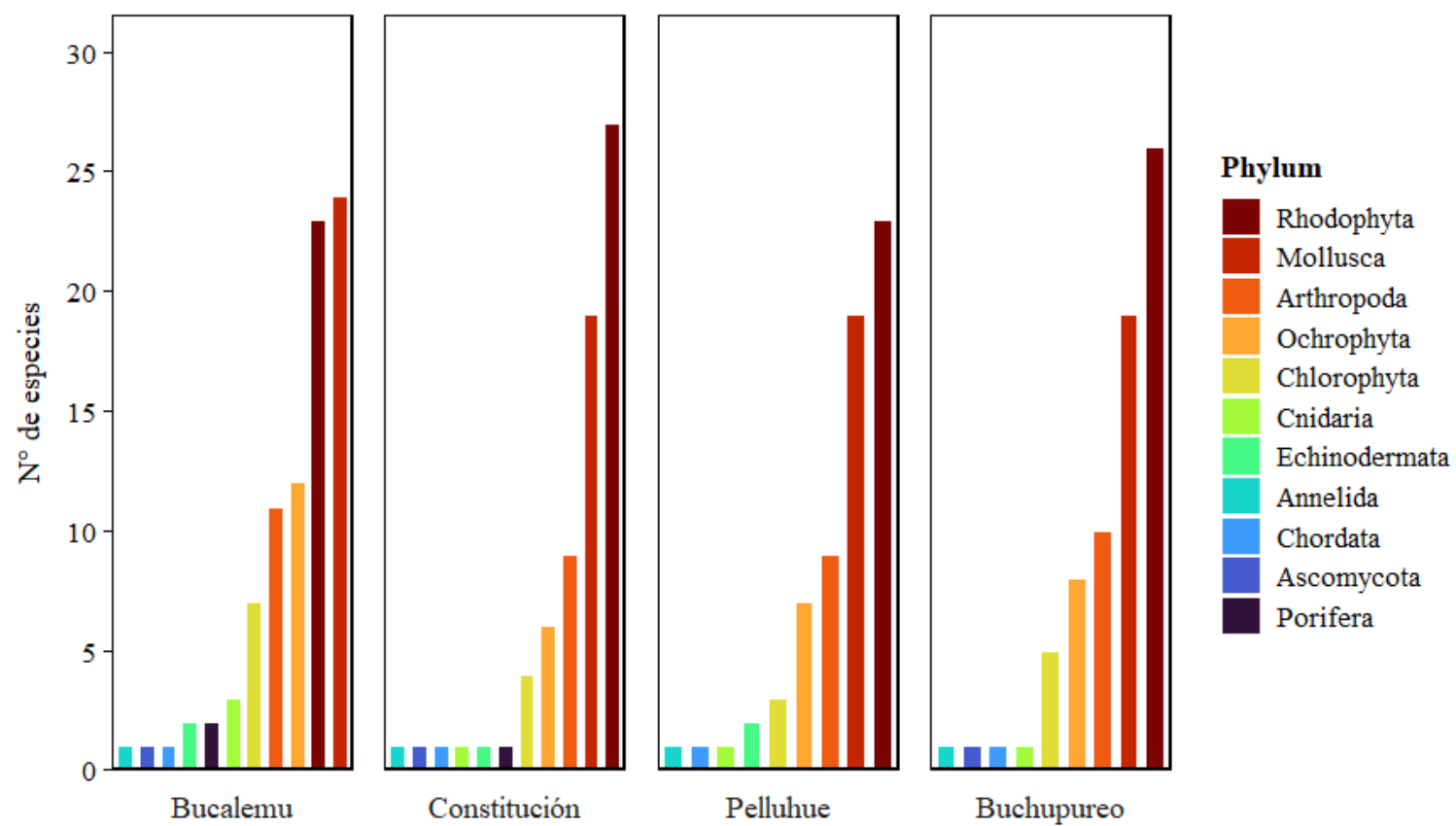
ANEXO 2. Tabla 4. Promedio anual y anomalía de la temperatura superficial del mar (TSM).

Año	Bucalemu		Constitución		Pelluhue		Buchupureo	
	$\overline{T}$	Anomalía	$\overline{T}$	Anomalía	$\overline{T}$	Anomalía	$\overline{T}$	Anomalía
2000	13.12	-0.42	12.69	-0.4	12.69	-0.38	12.64	-0.42
2001	13.79	0.13	13.14	0.06	13.2	0.06	13.05	0.03
2002	13.83	0.17	13.41	0.33	13.4	0.24	13.23	0.22
2003	13.23	-0.33	12.85	-0.24	12.88	-0.22	12.97	-0.06
2004	13.73	0.08	13.23	0.15	13.31	0.15	13.29	0.29
2005	13.71	0.06	13.13	0.04	13.15	0.02	12.99	-0.04
2006	13.79	0.14	13.31	0.23	13.2	0.06	13.17	0.17
2007	13.25	-0.32	12.74	-0.35	12.69	-0.38	12.42	-0.66
2008	14.01	0.32	13.08	0	13.31	0.16	13.03	0.01
2009	13.33	-0.25	12.699	-0.38	12.76	-0.32	12.63	-0.43
2010	13.36	-0.22	12.855	-0.23	12.79	-0.3	12.79	-0.25
2011	13.52	-0.1	12.9	-0.18	12.87	-0.22	12.98	-0.05
2012	13.92	0.25	13.28	0.2	13.5	0.33	13.37	0.38
2013	13.26	-0.31	12.99	-0.09	12.85	-0.24	12.94	-0.09
2014	13.35	-0.23	12.97	-0.11	12.95	-0.16	12.82	-0.22
2015	13.95	0.27	13.47	0.39	13.53	0.35	13.12	0.11
2016	14.25	0.53	13.78	0.7	13.96	0.72	13.8	0.86
2017	13.92	0.24	13.25	0.17	13.36	0.2	13.26	0.26
2018	13.44	-0.16	13.03	-0.06	13.26	0.12	13.03	0
2019	13.58	-0.04	12.96	-0.12	13.02	-0.1	13.11	0.09
2020	13.53	-0.08	12.79	-0.29	12.76	-0.32	12.9	-0.13
2021	13.75	0.1	13.21	0.13	13.22	0.08	12.95	-0.07
2022	13.48	-0.12	12.85	-0.23	12.99	-0.12	12.9	-0.13
2023	14.03	0.34	13.35	0.27	13.47	0.29	13.09	0.08

ANEXO 2. Tabla 5. Promedio anual y anomalía del caudal.

Año	Estero Nilahue		Río Mataquito		Río Maule		Río Chovellen	
	$\bar{Q}$	Anomalía	$\bar{Q}$	Anomalía	$\bar{Q}$	Anomalía	$\bar{Q}$	Anomalía
2002	41.155	1.969	280.518	1.861	1179.817	1.755	6.585	0.372
2003	3.169	-0.202	94.448	0.043	363.788	-0.196	1.061	-0.385
2004	3.861	-0.162	77.467	-0.123	417.329	-0.068	5.8	0.265
2005	27.289	1.177	198.35	1.058	747.721	0.722	8.592	0.647
2006	14.948	0.471	184.732	0.925	767.896	0.77	0.483	-0.464
2007	1.032	-0.324	71.987	-0.177	373.812	-0.172	1.97	-0.26
2008	12.346	0.323	146.616	0.552	595.278	0.357	10.491	0.908
2009	5.506	-0.068	98.172	0.079	444.02	-0.004	7.17	0.453
2010	6.827	0.007	68.903	-0.207	263.823	-0.435	3.745	-0.017
2011	1.899	-0.274	69.896	-0.197	416.745	-0.07	Na	Na
2012	1.803	-0.28	68.595	-0.21	321.37	-0.298	Na	Na
2013	2.665	-0.231	47.873	-0.413	319.247	-0.303	4.05	0.025
2014	7.568	0.05	74.706	-0.15	452.795	0.017	4.745	0.12
2015	Na	Na	81.629	-0.083	460.349	0.035	2.486	-0.19
2016	3.173	-0.202	57.423	-0.319	254.24	-0.458	1.635	-0.306
2017	6.912	0.012	61.583	-0.279	495.584	0.119	3.635	-0.032
2018	2.08	-0.264	49.879	-0.393	342.175	-0.248	2.317	-0.213
2019	0.428	-0.358	20.792	-0.677	233.767	-0.507	1.719	-0.295
2020	5.673	-0.059	69.023	-0.206	343.311	-0.245	1.448	-0.332
2021	2.458	-0.242	36.58	-0.523	238.561	-0.496	0.645	-0.442
2022	5.059	-0.094	40.158	-0.488	297.614	-0.355	0.087	-0.519
2023	1.425	-0.302	171.482	0.795	896.608	1.078	Na	Na

ANEXO 3. Riqueza de especies según el phylum taxonómico por sitio.



ANEXO 4. Tabla 6. Índices de diversidad de organismos sésiles ($\pm$ IC95 %, Bootstrap, 2000 remuestreos).

Índice de Shannon-Wiener (H')					
Sitio	Media	IC_inf (95%)	IC_sup (95%)	SD	n
Bucalemu	1.1870588	1.1802953	1.1934287	0.00343042	206
Buchupureo	1.1972101	1.1911439	1.2035229	0.00329214	172
Constitución	1.2035728	1.1964188	1.2105477	0.00359337	194
Pelluhue	0.9461978	0.9388949	0.9536266	0.00370802	137
Índice de Simpson (1 - D)					
Bucalemu	0.522493	0.5195055	0.5253693	0.00149701	206
Buchupureo	0.5529745	0.5500024	0.5560901	0.00158301	172
Constitución	0.5679249	0.5649212	0.5709545	0.00154292	194
Pelluhue	0.4586161	0.4551107	0.4620032	0.00173477	137
Índice de Riqueza					
Bucalemu	9.068942	9.033347	9.104682	0.01817685	206
Buchupureo	7.181413	7.146978	7.214689	0.01725862	172
Constitución	7.264309	7.220592	7.308792	0.02276174	194
Pelluhue	6.493723	6.449499	6.540762	0.023354	137
Índice de Margalef (DMg)					
Bucalemu	1.84109	1.832653	1.849244	0.00425832	206
Buchupureo	1.642196	1.632738	1.651443	0.00481113	172
Constitución	1.543501	1.532675	1.554182	0.00540956	194
Pelluhue	1.311551	1.30086	1.322495	0.00550308	137

ANEXO 4. Tabla 7. Índices de diversidad de organismos móviles ($\pm$ IC95 %, Bootstrap, 2000 remuestreos).

Índice de Shannon-Wiener (H')					
Sitio	Media	IC inferior (95%)	IC superior (95%)	SD	n
Bucalemu	0.4751628	0.4691434	0.4810881	0.00306632	179
Buchupureo	0.5140723	0.5077432	0.5202304	0.00316301	165
Constitución	0.4454452	0.4390917	0.4521609	0.00336272	160
Pelluhue	0.4806886	0.4722835	0.4884246	0.00412865	123
Índice de Simpson (1 - D)					
Bucalemu	0.2782323	0.274971	0.2813805	0.00165553	179
Buchupureo	0.2987439	0.2951376	0.3023987	0.00184658	165
Constitución	0.2597207	0.2559049	0.2635324	0.00196135	160
Pelluhue	0.2848971	0.2799201	0.2895301	0.0024712	123
Índice de Riqueza					
Bucalemu	2.622388	2.600417	2.643605	0.01089441	179
Buchupureo	2.52023	2.500911	2.53885	0.00945091	165
Constitución	2.320819	2.30324	2.339609	0.00946696	160
Pelluhue	2.647081	2.619298	2.675283	0.01435083	123
Índice de Margalef (DMg)					
Bucalemu	0.370516	0.365525	0.375493	0.002545	179
Buchupureo	0.368812	0.364151	0.373184	0.002315	165
Constitución	0.316567	0.312145	0.321291	0.002369	160
Pelluhue	0.337723	0.332052	0.343314	0.002892	123

ANEXO 5. Matriz de presencia/ausencia de algas en el área de estudio.

Especies	Sitios			
	Bucalemu	Constitución	Pelluhue	Buchupureo
<i>Adenocystis utricularis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Asterfiopsis disciplinalis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Blidingia minima</i>	Presencia	Ausencia	Ausencia	Presencia
<i>Bryopsis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Callophyllis variegata</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Centroceras clavulatum</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Ceramiales</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Chaetomorpha firma</i>	Presencia	Presencia	Ausencia	Presencia
<i>Chaetomorpha tortuosa</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Chondria secundata</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Cladophora</i>	Presencia	Ausencia	Ausencia	Presencia
<i>Codium betnabei</i>	Presencia	Ausencia	Ausencia	Presencia
<i>Colpomenia sinuosa</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Corallina officinalis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Dactylophora durvillei</i>	Presencia	Ausencia	Presencia	Presencia
<i>Dictyota kuntzii</i>	Presencia	Ausencia	Ausencia	Presencia
<i>Durvillaea incurvata</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Ectocarpus</i>	Presencia	Ausencia	Ausencia	Presencia
<i>Gastroclonium cylindricum</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Gelidium</i>	Presencia	Presencia	Ausencia	Presencia
<i>Gelidium rex</i>	Presencia	Presencia	Ausencia	Presencia
<i>Grateloupia doryphora</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Griffithsia chilensis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Gymnogongrus durvillei</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Halopteris flunicularis</i>	Presencia	Ausencia	Presencia	Presencia
<i>Hildenbrandia lecanelliieri</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Lessonia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Lithothamnion</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Macrocystis pyrifera</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Mastocarpus latissimus</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Mazzaella laminarioides</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Mazzaella membranacea</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Montemaria horridula</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Neorubra decipiens</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Nothogenia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Petalonia binghamiae</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Petalonia fascia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Petroglossum pacificum</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Plocamium secundatum</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Polysiphonia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Pyropia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Ralfsia</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Rana incompta</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Rhodomenia skottsbergii</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Sarcodictyon gaudichaudii</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Sarcotilia crispata</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Schimmelmannia plumosa</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Schottera nicaensis</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Trematocarpus dichotomus</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Ulva</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia
<i>Ulrella</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Ausencia
<i>Ferrucaria</i>	Presencia	Presencia	Presencia	Presencia

ANEXO 6. Matriz de presencia/ausencia de macroinvertebrados en el área de estudio.

Especie	Sitios			
	Bucalemu	Constitución	Pelluhue	Buchupureo
<i>Acanthina monodon</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Acanthocyclus gayi</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Acanthocyclus hassleri</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Allopetrolisthes</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Anthothoe</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Arbacia nigra</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Austrolittorina araucana</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Balanus laevis</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Brachidontes granulatus</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Chaetopleura peruviana</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Chiton barnesi</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Chiton granosus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Chiton magnificus</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>Chthamulidae</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Concholepas concholepas</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Crassilabrum crassilabrum</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>Echinolittorina peruviana</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Emerita analoga</i>	Presente	Ausente	Presente	Presente
<i>Enoplochiton echinatus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Esponja amarilla</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Esponja rosada</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella costata</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella crassa</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella cuningi</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella lindata</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Fissurella maxima</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Fissurella picta</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Jehlius cirratus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Lottia orbigny</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>Loxechinus albus</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Notobalanus flosculus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Notochthamalus scabrosus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Oulactis concinnata</i>	Presente	Ausente	Presente	Presente
<i>Peramytillus purpuratus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Petrolisthes</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>Phragmatopoma virgini</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Plumactis papillosa</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Pyura chilensis</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Scurria</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Scurria plana</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Scurria scurra</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Scurria zebrina</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Semimytilus patagonicus</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Siphonaria lessonii</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Stichaster striatus</i>	Presente	Presente	Presente	Ausente
<i>Talitrus dentatus</i>	Presente	Ausente	Presente	Presente
<i>Tonicia</i>	Presente	Presente	Presente	Presente
<i>Tonicia chilensis</i>	Presente	Presente	Presente	Presente

Presencia
 Ausente
 Presente

ANEXO 7. Tabla 9. Pruebas estadísticas de la abundancia de móviles.

Pruebas estadísticas (PERMANOVA + PERMDISP) organismos móviles					
Factor	gl	F	R²	p	Tipo de análisis
Hábitos tróficos móviles					
Nivel intermareal	2	96.136	0.188	0.001	PERMANOVA
Sitio	3	9.477	0.028	0.001	
Año	7	18.407	0.126	0.001	
Sitio × Año	14	5.23	0.072	0.001	
Sitio × Nivel intermareal	10	18.269	0.229	0.001	
Nivel intermareal	2	39.055	—	0.001	PERMDISP
Sitio	3	5.92	—	0.001	
Año	7	7.898	—	0.001	
Clases taxonómicas móviles					
Nivel intermareal	2	102.103	0.193	0.001	PERMANOVA
Sitio	3	14.95	0.042	0.001	
Año	7	18.372	0.121	0.001	
Sitio × Año	14	5.971	0.079	0.001	
Sitio × Nivel intermareal	10	21.754	0.261	0.001	
Nivel intermareal	2	63.972	—	0.001	PERMDISP
Sitio	3	3.57	—	0.011	
Año	7	6.581	—	0.001	

ANEXO 7. Tabla 10. Pruebas estadísticas de la abundancia de sésiles.

Pruebas estadísticas (PERMANOVA + PERMDISP) organismos sésiles					
Factor	gl	F	R ²	p	Tipo de análisis
Hábitos tróficos sésiles					
Nivel intermareal	2	235.058	0.339	0.001	PERMANOVA
Sitio	3	30.472	0.066	0.001	
Año	7	6.741	0.034	0.001	
Sitio × Año	14	6.843	0.069	0.001	
Sitio × Nivel intermareal	10	54.741	0.44	0.001	
Nivel intermareal	2	25.175	—	0.001	PERMDISP
Sitio	3	3.265	—	0.017	
Año	7	17.518	—	0.001	
Clases taxonómicas sésiles					
Nivel intermareal	2	343.979	0.428	0.001	PERMANOVA
Sitio	3	17.817	0.033	0.001	
Año	7	13.894	0.061	0.001	
Sitio × Año	14	6.099	0.053	0.001	
Sitio × Nivel intermareal	10	67.105	0.49	0.001	
Nivel intermareal	2	9.259	—	0.001	PERMDISP
Sitio	3	1.28	—	0.287	
Año	7	36.406	—	0.001	

ANEXO 8. Tabla 11. Superficie de cambios (ha) índices espectrales serie 2000-2023

Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)							
Cuenca hidrográfica		O'Higgins		Maule		Ñuble	
Categoría	Código	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)
Sin cambios	1	886.432	54.19	1.878.176	61.8	787.231	60.09
Pérdida de vegetación	2	326.023	19.9	393.423	12.9	185.441	14.15
Cambios no vegetacionales	3	113.244	6.92	66.607	2.19	8.226	0.62
Vegetación vigorosa	4	310.006	18.95	696.828	22.9	329.141	25.12
Índice de agua de diferencia normalizada (NDWI)							
Categoría	Código	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)
Sin cambios	1	1.439.735	88	2.815.685	93	1.265.926	96.6
Pérdida de superficie de agua	2	145.699	8.9	135.041	4	21.391	1.63
Aumento superficie de agua	3	50.356	3.01	84.969	3	22.797	1.74
Índice de suelo desnudo (BSI)							
Categoría	Código	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)	Superficie (ha)	(%)
Sin cambios	1	704.028	43	1.764.099	58	744.316	57
Aumento de suelo descubierto	2	592.097	36.4	528.772	17	224.320	17
Vegetación vigorosa	3	100.495	6.17	352.413	11.6	185.926	14
Cambios vegetacionales leves	4	230.169	14.1	390.215	12.8	155.949	12
Total, cuenca (ha)	-----	1.635.704 ≈	-----	3.032.590,376 ≈	-----	1.310.039 ≈	-----

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Airolidi, L. (2003). The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. In R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, & J. D. M. Gordon (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (Vol. 41, pp. 161–236). CRC Press.

Allan, A., Soltani, A., Abdi, M. H., & Zarei, M. (2022). Driving forces behind land use and land cover change: A systematic and bibliometric review. *Land*, 11(8), 1222.

Aravena, G., Broitman, B. R., & 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.

Barrios, J. R. (2022). *Análisis de datos ecológicos y ambientales: Aplicaciones con el programa R*. Ediciones Díaz de Santos.

Bhattachan, A., Jurjonas, M. D., Moody, A. C., Morris, P. R., Sanchez, G. M., Smart, L. S., ... & Seekamp, E. L. (2018). Sea level rise impacts on rural coastal social-ecological systems and the implications for decision making. *Environmental Science & Policy*, 90, 122–134.

Bellgrove, A., McKenzie, P. F., Cameron, H., & Pocklington, J. B. (2017). Restoring rocky intertidal communities: Lessons from a benthic macroalgal ecosystem engineer. *Marine Pollution Bulletin*, 117(1–2), 17–27.

Blanchette, C. A., Wieters, E. A., Broitman, B. R., Kinlan, B. P., & Schiel, D. R. (2009). Trophic structure and diversity in rocky intertidal upwelling ecosystems: A comparison of community patterns across California, Chile, South Africa and New Zealand. *Progress in Oceanography*, 53(1–4), 107–116.

Bouza, C. N., & Covarrubias, D. (2005). Estimación del índice de diversidad de Simpson en m sitios de muestreo. *Revista Investigación Operacional*, 26(2), 187–197.

Broitman, B. R., Véliz, F., Manzur, T., Wieters, E. A., Finke, G. R., Fornes, P. A., ... & Navarrete, S. A. (2011). Geographic variation in diversity of wave-exposed rocky intertidal communities along central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(1), 143–154.

Broitman, B. R., Navarrete, S. A., Smith, F., & Gaines, S. D. (2001). Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 21–34.

Camus, P. A. (2001). Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74(3), 587–617.

Camus, P. A., Daroch, K., & Opazo, L. F. (2008). Potential for omnivory and apparent intraguild predation in rocky intertidal herbivore assemblages from northern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 361, 35–45.

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.

Chen, X., Zhang, X., Yu, H., Han, M., Sun, J., Liu, G., ... & Wang, M. (2023). Spatio-temporal variation of bacterial community structure in two intertidal sediment types of Jiaozhou Bay. *Environmental Research*, 237, 116743.

Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). Change in marine communities. *An approach to statistical analysis and interpretation*, 2, 1-168.

Copernicus Marine Service. (2022). *Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour)*, Bio-Geo-Chemical, L3. Marine Data Store. <https://doi.org/10.48670/moi-00278>.

Cubillos, V. M., Salas-Yanquin, L. P., Mardones-Toledo, D. A., Ramírez-Kuschel, E. F., Paredes-Molina, F. J., Büchner-Miranda, J. A., & Chaparro, O. R. (2024). Location also matters: Oxidative response of the intertidal mussel *Perumytilus purpuratus* during the tidal cycle. *Marine Environmental Research*, 199, 106562.

Dirección General de Aguas. (2004). *Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de agua según objetivos de calidad: Cuenca del río Maule*. Ministerio de Obras Públicas.

Dirección General de Aguas. (2020). *Boletín actualización: Informe pluviométrico nacional, 03 de marzo de 2020*. Ministerio de Obras Públicas.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., ... & Talley, L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4, 11–37.

Erisman, J. W., Galloway, J. N., Seitzinger, S., Bleeker, A., Dise, N. B., Petrescu, A. M. R., ... & de Vries, W. (2013). Consequences of human modification of the global nitrogen cycle. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1621), 20130116.

Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., ... & Braun, M. (2004). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: A synthesis. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(20–21), 2389–2411.

Gonzalez-Aragon, D., Muñoz, R., Houskeeper, H., Cavanaugh, K., García-Tuñón, W., Farías, L., & Broitman, B. R. (2025). Dinámica estacional e interanual de un bosque de *Macrocystis pyrifera* en la Bahía de Concepción, Chile. *Ecological Informatics*, 87, 103103.

González, J. E., Yannicelli, B., & Stotz, W. (2021). The interplay between natural variability, productivity, and management of the benthic ecosystem in the Humboldt Current System: Twenty years of assessment of the *Concholepas concholepas* fishery under a TURF-management system. *Ocean & Coastal Management*, 208, 105628.

Gamito, S. (2010). Caution is needed when applying Margalef diversity index. *Ecological Indicators*, 10(2), 550–551.

Guiñez, R., Pita, A., Pérez, M., Briones, C., Navarrete, S. A., Toro, J., & Presa, P. (2016). Present-day connectivity of historical stocks of the ecosystem engineer *Perumytilus purpuratus* along 4500 km of the Chilean coast. *Fisheries Research*, 179, 322–332.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., d'Agrosa, C., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948–952.

Hawkins, S. J., Pack, K. E., Hyder, K., Benedetti-Cecchi, L., & Jenkins, S. R. (2020). Rocky shores as tractable test systems for experimental ecology. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100(7), 1017–1041.

Henson, S. A., Beaulieu, C., Ilyina, T., John, J. G., Long, M., Séférian, R., & Sarmiento, J. L. (2017). Rapid emergence of climate change in environmental drivers of marine ecosystems. *Nature Communications*, 8, 14682.

Herrera, D. L., Navarrete, S. A., Labra, F. A., Castillo, S. P., & Opazo Mella, L. F. (2023). Functional biogeography of coastal marine invertebrates along the south-eastern Pacific coast reveals latitudinally divergent drivers of taxonomic versus functional diversity. *Ecography*, 2023(12), e06476.

James, G., Witten, D., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2013). *An introduction to statistical learning with applications in R*. Springer.

Joseph, N., Shareef, N., Preetha, P., & Liu, S. (2026). Evaluating long-term water quality variations to climate variability and land use change in California's Sacramento watershed. *Science of the Total Environment*, 1020, 181597.

Kaiser, J., Schefuß, E., Lamy, F., Mohtadi, M., & Hebbeln, D. (2008). Sea surface temperature and coastal vegetation changes in north-central Chile: High- versus low-latitude forcing of the glacial–Holocene transition. *Quaternary Science Reviews*, 27(21–22), 2064–2075.

Kunze, C., Wölfelschneider, M., & Rölfer, L. (2021). Multiple drivers impacts on rocky intertidal systems: The need for an integrated approach. *Frontiers in Marine Science*, 8, 667168.

Lambin, E. F., & Geist, H. J. (Eds.). (2008). *Land-use and land-cover change: Local processes and global impacts*. Springer.

Lam-Gordillo, O., Lohrer, A. M., Douglas, E., Hailes, S., Carter, K., & Greenfield, B. (2023). Scale-dependent influence of multiple environmental drivers on estuarine macrobenthic crustaceans. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1292849.

Lara, C., Saldías, G. S., Cazelles, B., Rivadeneira, M. M., Haye, P. A., & Broitman, B. R. (2019). Coastal biophysical processes and the biogeography of rocky intertidal species along the southeastern Pacific. *Journal of Biogeography*, 46(2), 420–431.

Lotsari, E., Lintunen, K., Kasvi, E., Alho, P., & Blåfield, L. (2022). The impacts of near-bed flow characteristics on river bed sediment transport under ice-covered conditions in 2016–2021. *Journal of Hydrology*, 615, 128610.

Masotti, I., Aparicio-Rizzo, P., Yevenes, M. A., Garreaud, R., Belmar, L., & Farías, L. (2018). The influence of river discharge on nutrient export and phytoplankton biomass off the

central Chile coast (33–37°S): Seasonal cycle and interannual variability. *Frontiers in Marine Science*, 5, 423.

McArthur, M., Umanzor, S., Schram, J., & Konar, B. (2024). Environmental and biotic habitat attributes influence rocky intertidal community variability in glacially influenced estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 580, 152050.

Méndez-Freire, V., Villaseñor, T., & Mellado, C. (2022). Spatial and temporal changes in suspended sediment fluxes in central Chile induced by the megadrought: The case of the Itata River Basin (36–37°S). *Journal of South American Earth Sciences*, 118, 103930.

Mieszkowska, N., Firth, L., & Bentley, M. (2013). Impacts of climate change on intertidal habitats. *MCCIP Science Review*, 180–192.

Mieszkowska, N., Burrows, M. T., Hawkins, S. J., & Sugden, H. (2021). Impacts of pervasive climate change and extreme events on rocky intertidal communities: Evidence from long-term data. *Frontiers in Marine Science*, 8, 642764.

Navarrete, S. A., Wieters, E. A., Broitman, B. R., & Castilla, J. C. (2005). Scales of benthic–pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50), 18046–18051.

Nielsen, K. J., & Navarrete, S. A. (2004). Mesoscale regulation comes from the bottom-up. *Ecology Letters*, 7(1), 31–41.

Oróstica, M. H., Arancibia, P. A., Ovaskainen, O., Navarrete, S. A., & Broitman, B. R. (2025). Two decades of community responses reveal increasing species presence along rocky shores of the southeastern Pacific. *Global Ecology and Biogeography*, 34(12), e70176.

Osborne, E., Hu, X., Hall, E. R., Yates, K., Vreeland-Dawson, J., Shamberger, K., & Dash, P. (2022). *Ocean acidification in the Gulf of Mexico: Drivers and impacts*. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA).

Paniagua, G. F. (2015). *Dinámica costera y ecología de comunidades macrobentónicas intermareales de Pehuen Co* (Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur).

Pereira, R. C., Díaz-Pulido, G., & Suárez, A. M. (2020). *Macroalgas de la zona marina submareal del estado Miranda, Venezuela*. Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente.

Pla, L., & Matteucci, S. D. (2001). Intervalos de confianza bootstrap del índice de biodiversidad de Shannon.

Prado, L., & Castilla, J. C. (2006). The bioengineer *Perumytilus purpuratus* in central Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 86(2), 417–421.

Reddin, C. J., Docmac, F., O'Connor, N., Bothwell, J. H., & Harrod, C. (2015). Coastal upwelling drives intertidal assemblage structure and trophic ecology. *PLOS One*, 10(7), e0130789.

Rikimaru, A., Roy, P. S., & Miyatake, S. (2002). Tropical forest cover density mapping. *Tropical Ecology*, 43(1), 39–47.

Rouse, J. W. (1973). Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In *Proceedings of the Third ERTS Symposium* (pp. 309–317). NASA.

Saldías, G. S., & Lara, C. (2020). Satellite-derived sea surface temperature fronts in a river-influenced upwelling area off central–southern Chile. *Regional Studies in Marine Science*, 37, 101322.

Sanford, E. (2002). Water temperature, predation, and physiological rate effects in rocky intertidal communities. *Integrative and Comparative Biology*, 42(4), 881–891.

Santhikrishnan, S., Jyothibabu, R., Sajeev, R., Vishnu, C. B., Albin, K. J., Alok, K. T., & Rajan, R. P. (2024). Impact of river discharge and suspended sediments on benthic environments off southwest India. *Science of the Total Environment*, 954, 176455.

Sellanes, J., Quiroga, E., Neira, C., & Gutiérrez, D. (2007). ENSO-driven macrobenthos changes off central Chile. *Continental Shelf Research*, 27(7), 1002–1016.

Somarriba, E. (1999). Diversidad Shannon. *Agroforestería en las Américas*, 6(23).

Stehr, G. A., Vyhmeister, V. N., Duarte, C. E., Nájera-De Ferrari, F., Saenger, V., Aburto, F., & Matus, B. F. (2025). Assessment of wildfire-induced hydrological changes in the South Andes of Chile. *Journal of Hydrology*, 134533.

Torres-Ramírez, P., Bustos-Espinoza, L., Figueroa, S., León-Muñoz, J., Jerez, R., & Galán, A. (2024). Hydrological variability and benthic macroinvertebrates during megadrought. *Estuaries and Coasts*, 47(3), 724–742.

Torres-Ramírez, P., Veas, R., Krautz, M. C., Chandía, C., Salamanca, M., Hernández, A., & Hernández-Miranda, E. (2024). Estatus ecológico del bentos del Golfo de Arauco. *Gayana*, 88(2), 236–258.

Valdovinos, C., Navarrete, S. A., & Marquet, P. A. (2003). Mollusc diversity in the southeastern Pacific. *Ecography*, 26(2), 139–144.

Vargas, C. A., Contreras, P. Y., Pérez, C. A., Sobarzo, M., Saldías, G. S., & Salisbury, J. (2016). Riverine and upwelling influences on the coastal carbonate system off central Chile. *JGR: Biogeosciences*, 121(6), 1468–1483.

Velásquez, C., Jaramillo, E., Camus, P. A., Manzano, M., & Sánchez, R. (2016). Biota del intermareal rocoso de Chiloé. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1), 33–50.

Vásquez, J. A., Vega, J. A., & Buschmann, A. H. (2007). Long-term variability in kelp communities in northern Chile. In A. R. O. Chapman, R. J. Anderson, V. J. Vreeland, & I. R. Davison (Eds.), *Proceedings of the 19th International Seaweed Symposium* (pp. 279–293). Springer.

Wieters, E. A., Kaplan, D. M., Navarrete, S. A., Sotomayor, A., Largier, J., Nielsen, K. J., & Véliz, F. (2003). Alongshore variability in chlorophyll a in Chilean nearshore waters. *Marine Ecology Progress Series*, 249, 93–105.

Wieters, E. A., McQuaid, C., Palomo, G., Pappalardo, P., & Navarrete, S. A. (2012). Biogeographical boundaries and rocky shore communities along Argentina. *PLOS One*, 7(11), e49725.

Xu, H. (2006). Modification of NDWI to enhance open water features. *International Journal of Remote Sensing*, 27(14), 3025–3033.

Zhou, J., Deitch, M. J., Grunwald, S., & Sreaton, E. (2023). Do Mann–Kendall and Theil–Sen inform trend significance? *Hydrological Sciences Journal*, 68(9), 1241–1249. <https://doi.org/10.1080/02626667.2023.2212166>.