



Pontificia Universidad Católica de Chile
Facultad de Ciencias Biológicas
Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas
Mención Ecología

TESIS DOCTORAL:

**“CUANTIFICANDO LA INFLUENCIA DEL OLEAJE EN EL RÉGIMEN DE
SUMERSIÓN DE ORGANISMOS DEL INTERMAREAL ROCOSO: NUEVO
MÉTODO Y CONSECUENCIAS ECO-FISIOLÓGICAS**

Por

GABRIELA VERÓNICA FLORES BENNER

Mayo de 2016



Pontificia Universidad Católica de Chile
Facultad de Ciencias Biológicas
Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas
Mención Ecología

TESIS DOCTORAL:

**“CUANTIFICANDO LA INFLUENCIA DEL OLEAJE EN EL RÉGIMEN DE
SUMERSIÓN DE ORGANISMOS DEL INTERMAREAL ROCOSO: NUEVO
MÉTODO Y CONSECUENCIAS ECO-FISIOLÓGICAS**

Tesis presentada a la Pontificia Universidad Católica de Chile como parte de los
requisitos para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas mención
Ecología

Por

GABRIELA VERÓNICA FLORES BENNER

Director de Tesis: Dr. Sergio Navarrete C.
Comisión de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic K.
Dr. Pablo Marquet I.
Dr. Rodrigo Cienfuegos C.

Mayo de 2016

Dedicatoria

Dedico esta tesis a la familia, y primero que nada a mis hijos:

A mi hija Valentina, que con su simpatía y ternura me alegra la vida, que con su amor por la naturaleza me maravilla y que con su capacidad de observación me sorprende.

A mi hijo Rafael, cuya agilidad quisiera tener, con una originalidad que me hecho tanto reír y que con su pasión al enfrentar desafíos nuevos, me enorgullece.

También dedico esta tesis a mi esposo Iván, mi suegro Mario, mis padres Lily y Juan Carlos, mi hermana Pía y mi tía María Luisa. Gracias por su apoyo y su cariño.

Mayo, 2016
Santiago, Chile

Agradecimientos

La realización del doctorado y la presente tesis tuvieron como financiamiento las siguientes becas: Beca CONICYT Chile, para estudios de doctorado en Chile; Beca de apoyo a tesis doctoral (AT-2409115), también de CONICYT Chile; Beca CONICYT-FULBRIGHT para la realización de pasantía doctoral en el extranjero. Sergio Navarrete e Evie Wieters a través de sus proyectos de investigación, proporcionaron también financiamiento que fue relevante para la finalización de esta tesis.

Agradezco a mi tutor Sergio Navarrete, por la confianza, el apoyo y la paciencia. En especial por el tiempo que dedicó a la corrección de este manuscrito, que mejoró enormemente gracias a su contribución. Agradezco a Gerharhd Finke que compartió conmigo el código del modelo biofísico de temperatura corporal del mitílido *P. purpuratus* que desarrolló él durante su propia tesis de doctorado. También agradezco a Evie Wieters quién me facilitó las series de tiempo de blanqueamiento del alga *G. chilense*. Durante una etapa temprana de esta tesis Bernardo Broitman ayudó a mi aprendizaje de programación en Matlab. También debo agradecer a Pablo Marquet, que me animó a finalizar esta tesis.

Esta tesis fue enriquecida por la colaboración interdisciplinaria entre biólogos e ingenieros especializados en oceanografía costera: Rodrigo Cienfuegos, Juan Carlos Aguilera, Rafael Almar y Lucas Courgeon.

Fue un privilegio haber realizado una pasantía en los laboratorios dirigidos por Brian Helmuth y David Wethey en University of South Carolina, donde aprendí conocimientos y herramientas que aplique en esta tesis.

Esta tesis habría sido muy difícil de realizar si no hubiera contado con la buena disposición de las personas que trabajan en la ECIM, muchas de las cuales me ayudaron de manera desinteresada. Me acompañaron en trabajos de terreno Joan Escobar, Jessica Bonicelli y Ricardo Calderón.

Tabla de contenidos

<i>Dedicatoria</i>	III
<i>Agradecimientos</i>	IV
<i>Listado de abreviaciones y definiciones</i>	VIII
<i>Resumen</i>	IX
<i>Abstract</i>	XII

I. Introducción General

<i>Antecedentes</i>	2
<i>Síntesis del problema</i>	5
<i>Sistema de estudio</i>	5
<i>Objetivo General</i>	7
<i>Objetivos Específicos</i>	7
<i>Referencias</i>	8

II. Capítulo I

Nuevo método telemétrico para una caracterización, de alta resolución temporal, del régimen de sumersión en costas expuestas al oleaje

Nuevo método telemétrico para una caracterización, de alta resolución temporal, del régimen de sumersión en costas expuestas al oleaje.....	11
<i>Resumen</i>	13
<i>Abstract</i>	14
<i>Introducción</i>	15
<i>Materiales y Procedimientos</i>	21

<i>Evaluación</i>	24
<i>Discusión</i>	27
<i>Comentarios y Recomendaciones</i>	30
<i>Tablas</i>	33
<i>Figuras</i>	38
<i>Referencias</i>	42

III. Capítulo II

Más allá de la marea: Caracterización empírica de regímenes de sumersión para organismos intermareales de ambientes expuestos al oleaje

Más allá de la marea: Caracterización empírica de regímenes de sumersión para organismos intermareales de ambientes expuestos al oleaje.....	46
<i>Resumen</i>	47
<i>Abstract</i>	48
<i>Introducción</i>	49
<i>Materiales y Métodos</i>	54
<i>Resultados</i>	60
<i>Discusión</i>	64
<i>Tablas</i>	73
<i>Figuras</i>	77
<i>Apéndices</i>	82
<i>Referencias</i>	85

IV. Capítulo III

Reconstruyendo eventos climáticos de estrés en organismos intermareales: La importancia del oleaje sobre temperaturas corporales de mitílidos y blanqueamiento de algas.

Reconstruyendo eventos climáticos de estrés en organismos intermareales: La importancia del oleaje sobre temperaturas corporales de mitílidos y blanqueamiento de algas.....	89
<i>Resumen</i>	90
<i>Abstract</i>	91
<i>Introducción</i>	92
<i>Materiales and Métodos</i>	97
<i>Resultados</i>	105
<i>Discusión</i>	109
<i>Tablas</i>	116
<i>Figuras</i>	117
<i>Apéndice</i>	123
<i>Referencias</i>	127

V. Conclusiones Generales

<i>Conclusiones</i>	132
---------------------------	-----

Listado de abreviaciones y definiciones

- **ASL:** Acrónimo de “Absolute shore level” es una altura vertical del intermareal medida con respecto a un nivel de referencia de mareas estandarizado.
- **AWR:** Acrónimo de “Average wave run-up” o wave run-up promedio.
- **Emersión continua:** Exposición acumulada a eventos de emersión prolongados (por sobre un umbral predeterminado de duración).
- **Emersión máxima:** Es la máxima duración de un evento de emersión, durante un intervalo de tiempo de interés.
- **ESL:** Acrónimo de “Effective shore level” que significa nivel efectivo de costa. Corresponde a la altura de marea predicha en el momento en que una posición intermareal de interés experimenta la transición entre una emersión prolongada y sumersión causada por oleaje o marea.
- **MHHW:** Acrónimo de “Mean Higher High Water” o promedio de la marea máxima diaria.
- **MLLW:** Acrónimo de “Mean Lower Low Water” o promedio de la marea mínima diaria.
- **Porcentaje de sumersión:** Representa la proporción de tiempo que un organismo o posición intermareal de interés transcurre cubierto por agua de mar.
- **Sumersión continua:** Exposición acumulada a eventos de sumersión (por sobre un umbral predeterminado de duración). Asociada a niveles de marea suficientemente altos para cubrir de manera prolongada al organismo o posición de interés.
- **Sumersión intermitente:** Exposición acumulada a periodos de alternancia entre eventos de emersión y eventos de sumersión, cuyas duraciones no sobrepasan un umbral predeterminado de duración. La sumersión intermitente es causada por el oleaje.
- **Sumersión máxima:** Es la máxima duración de un evento de sumersión, durante un intervalo de tiempo de interés.
- **Wave run-up:** Es el ascenso máximo de olas sobre una playa (rocosa o arenosa), por sobre el nivel de marea.

Resumen

Los organismos que habitan el intermareal rocoso alternan entre sumersión y emersión (exposición aérea) producto de las fluctuaciones en el nivel del mar causadas por las mareas y el oleaje. Como estos organismos son de origen marino y de escasa movilidad en su etapa adulta, la emersión modula la exposición a condiciones fisiológicamente estresantes (e.g. temperaturas corporales extremas), mientras que la sumersión, el acceso a recursos (e.g. nutrientes, oxígeno). Sin embargo nuestro conocimiento sobre los regímenes de sumersión y sus forzantes es aún muy escaso y está basado en conceptos y metodologías desarrolladas para costas dominadas por una gran amplitud de mareas, que no son útiles en regiones expuestas al oleaje, como lo es gran parte de la costa de Chile. Esta limitación se debe en gran parte a un desarrollo insuficiente de metodologías para medir el régimen de sumersión en ambientes energéticos, lo que a su vez limita críticamente el estudio, interpretación y modelación de respuestas evolutivas, fisiológicas y ecológicas frente a variaciones meteorológicas y el cambio climático.

El sistema de estudio corresponde al intermareal rocoso de Chile central donde investigaciones previas, que no consideraban el rol del oleaje, sugerían condiciones térmicamente estresantes, debido a bajas alturas de marea en las horas cercanas al mediodía de los días de verano. Estas investigaciones previas incluyen el desarrollo de un modelo biofísico para predecir temperaturas corporales en el mitílido *Perumytilus purpuratus*, un competidor dominante en el uso del sustrato primario en el nivel medio del intermareal rocoso. Además, se ha observado, la ocurrencia de blanqueamiento (i.e. daño al tejido fotosintético) en varias especies de algas durante días de primavera-verano, incluyendo a *Gelidium chilense*, una especie formadora de hábitat en el nivel medio-bajo del intermareal rocoso.

Los objetivos de esta tesis fueron: (1) Desarrollar y validar un nuevo método para cuantificar regímenes de sumersión (2) Caracterizar el régimen de sumersión en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central (3) Generar modelos estadísticos para predecir diferentes aspectos del régimen de sumersión a partir de propiedades de marea y oleaje (4) Evaluar el efecto del oleaje sobre el régimen de temperaturas corporales del mitílido *P. purpuratus* (5) Explorar la capacidad de modelos estadísticos del régimen de sumersión para predecir la ocurrencia e intensidad de eventos de blanqueamiento en el alga *G. chilense*.

En el primer capítulo se desarrolló y validó un nuevo método para cuantificar regímenes de sumersión, basado en el procesamiento de imágenes, al que denominamos método telemétrico. El método consiste en la instalación de referencias visuales en posiciones de interés en el intermareal rocoso, las cuales son monitoreadas mediante una cámara de video puesta en un lugar seguro. Algoritmos computacionales desarrollados en la tesis permiten discriminar entre sumersión y emersión a través de las imágenes de los videos y generar así series de tiempo muy detalladas del régimen de sumersión. El método fue validado satisfactoriamente mediante comparación con observaciones directas en terreno. Este método telemétrico difiere de las metodologías previas en que la información

es captada y almacenada de manera remota, lo que facilita la obtención de registros de largo plazo y alta resolución temporal.

En el segundo capítulo, se empleó el método telemétrico para realizar una caracterización empírica del régimen de sumersión en los niveles medio y bajo del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central. Además, se modeló estadísticamente el porcentaje de sumersión y la exposición a emersiones prolongadas a partir de datos de altura de marea y de ola. Tanto el porcentaje de sumersión como la exposición a emersiones prolongadas fueron en promedio relativamente moderados, lo que se explica por la ocurrencia durante la mayor parte del tiempo, de eventos de sumersión numerosos pero de breve duración. Notablemente, los resultados muestran que gran parte de la zona intermareal de Chile central, desde las bandas característicamente identificadas como ‘intermareal bajo’, se encuentran por sobre el límite de las mareas más altas. Esto significa que los organismos “intermareales” de Chile central son estrictamente dependientes del oleaje para su subsistencia. Sin embargo, a pesar de la naturaleza intermitente de la sumersión, forzada por el oleaje predominante, los análisis estadísticos indican que la altura de marea tiene una importante capacidad predictiva del régimen de sumersión. Lo que se entiende por el control de las mareas sobre la altura del mar y la ‘penetración’ de las olas hacia la zona intermareal. La incorporación de la altura de la ola permite mejorar la calidad de la reconstrucción del régimen de sumersión, especialmente cuando la altura del oleaje se desvía del valor promedio.

En el tercer capítulo se utilizó un modelo estadístico para reconstruir en el largo plazo el régimen de exposición a emersiones prolongadas en el nivel medio del intermareal rocoso de Chile central. Esta reconstrucción a partir de series de tiempo de marea y oleaje se utilizó para forzar un modelo biofísico (balance térmico) de temperatura corporal del mitílido *P. purpuratus* y para explorar la asociación entre emersiones prolongadas y el blanqueamiento de *G. chilense*. Los resultados muestran que el oleaje proporciona una enorme protección frente a temperaturas corporales elevadas en el mitílido, contrastando con investigaciones previas en donde se proyectaban condiciones extremas asumiendo un régimen de sumersión determinado solamente por la marea. Por otra parte, el efecto del régimen de sumersión sobre la radiación solar incidente permitió explicar la ocurrencia y la intensidad del blanqueamiento experimentado por *G. chilense*, un fenómeno típicamente muy complejo de anticipar.

En resumen, esta tesis presenta una importante contribución al estudio del intermareal rocoso expuesto al oleaje. El método telemétrico presenta numerosas ventajas comparativas respecto a las metodologías previas, por lo que debiera favorecer el conocimiento y modelación de regímenes de sumersión realistas. La caracterización que hemos realizado del régimen de sumersión en el intermareal de Chile central, contribuye a ampliar nuestro conocimiento de las condiciones ambientales a las cuales estos organismos están expuestos y de alguna manera cambian nuestra manera de pensar e interpretar el efecto de oleaje en comunidades intermareales. Las pocas caracterizaciones cuantitativas disponibles para otras costas expuestas al oleaje del mundo muestran diferencias cualitativas, ya que esos regímenes de sumersión son comparativamente más dominados por marea. La modelación estadística de la ocurrencia de emersiones prolongadas permitió por primera vez evaluar temperaturas corporales de organismos intermareales en una costa con un régimen de sumersión fuertemente influenciado por el oleaje y los resultados muestran que ello es esencial para el desarrollo de modelos de respuestas a cambio

climático. Además, en nuestro conocimiento, esta es la primera vez que se logra explicar la ocurrencia e intensidad de eventos de blanqueamiento observados en terreno para un alga intermareal. En su conjunto, esta tesis ilustra la importancia de desarrollar modelos realistas del régimen de sumersión, los cuales son necesarios para estudios de biofísica, fisiología, evolución, ecología y para modelar y anticipar las consecuencias del cambio climático.

Abstract

The organisms that inhabit intertidal rocky shores alternate between submersion and emersion (air exposure) resulting from fluctuations in sea level caused by tides and waves. As these organisms have a marine origin and limited mobility in their adulthood, the emersion modulates exposure to physiologically stressful conditions (e.g. extreme body temperatures), while the submersion, access to resources (e.g. nutrients, oxygen). However our knowledge of submersion regimes and their forcing is still very limited and it is based on concepts and methodologies developed for coasts dominated by a large tidal range, which are not useful in regions exposed to waves, as it is the case for most of the Chilean coast. This limitation is largely due to insufficient development of methodologies for measuring submersion regimes in energetic environments, which in turn critically limits the study, interpretation and modeling of evolutionary, physiological and ecological responses to meteorological variations and climate change.

The study system is the intertidal rocky shore from central Chile where previous research, which didn't consider the role of the waves, suggested thermally stressful conditions due to low tidal heights in the hours around midday at summer days. These previous research include the development of a biophysical model for predicting body temperatures in the mussel *Perumytilus purpuratus*, a dominant competitor in the use of primary substrate at mid intertidal zone. In addition, the occurrence of bleaching (i.e. damage to photosynthetic tissue) has been observed in several species of algae during spring and summer, including *Gelidium chilense* a habitat forming species inhabiting mid to low intertidal zone.

The objectives of this thesis were: (1) To develop and validate a new method to quantify submersion regimes (2) Characterize the submersion regime at wave exposed intertidal rocky shores from central Chile (3) Generate statistical models to predict different aspects of submersion regime from tidal and wave data (4) Evaluate the effect of waves on body temperature regime of the mussel *P. purpuratus* (5) Asses the ability of statistical models of submersion regimes to predict the occurrence and intensity of bleaching in the alga *G. chilense*.

In the first chapter a new method to quantify submersion regimes was developed and validated. It is based on imagery processing, and we call it remote sensing method. The method involves the installation of visual references in interest positions at the rocky intertidal, which are monitored by a video camera placed in a safe place. Computational algorithms developed in the thesis allow discriminating between submersion and emersion through imagery and generate highly detailed submersion time series. The method was successfully validated by comparison with direct field observations. This remote sensing method differs from previous methods because information is caught and stored remotely, which facilitates obtaining long term and high temporal resolution records.

In the second chapter, the remote sensing method was used to characterize the submersion regime at mid and low zones of wave exposed rocky intertidal from central Chile. In addition, the submersion percentage and exposure to prolonged emersion were

statistically modeled from the height of tide and wave. Both the percentage of submersion and exposure to prolonged emersion were, on average, relatively moderated, which is explained by the occurrence of numerous but short submersion events during most of the time. Notably, the results show that much of the intertidal zone of central Chile, from the bands typically identified as 'low intertidal' are above the limit of the highest tides. This means that the "intertidal" organisms from central Chile strictly depend of waves to survive. However, despite the intermittent nature of submersion, forced by the prevailing wave conditions, statistical analyzes indicate that the tidal height has an important predictive ability of the submersion regime. This is reasonable, since tides control the sea level and the 'penetration' of the waves into the intertidal zone. The incorporation of wave height improves the quality of the reconstruction of submersion regime, especially when the wave height deviates from the average value.

In the third chapter, a statistical model was used to reconstruct the long term regime of prolonged emersion at the mid zone of wave exposed rocky intertidal from central Chile. This reconstruction from time series of tide and waves was used to force a biophysical model (thermal balance) of body temperature of the mussel *P. purpuratus* and to explore the association between prolonged emersion and bleaching *G. chilense*. The results show that waves provide enormous protection from elevated body temperatures to the mussel, contrasting with previous research, where extreme emersion conditions are projected assuming a submersion regime determined only by the tide. Moreover, the effect of submersion regime on incident solar radiation allowed explaining the occurrence and intensity of bleaching experienced by *G. chilense*, a phenomenon typically very complex to anticipate.

In summary, this thesis presents an important contribution to the study of wave exposed rocky intertidal. The remote sensing method has many comparative advantages over previous methodologies, which should promote the knowledge and modeling of realistic submersion regimes. The characterization of submersion regimes of rocky intertidal from central Chile, aid to expand our knowledge of environmental conditions to which these organisms are exposed and somehow change our way of thinking and interpreting the effect of waves in intertidal communities. The few available quantitative characterizations in other wave exposed coasts from the world show qualitative differences, since those submersion regimes are comparatively more dominated by tides. Statistical modeling of the occurrence of prolonged emersion first allowed evaluating body temperatures of intertidal organisms on a coast with a submersion regimen heavily influenced by waves. And the results show this is essential for the development of models of responses to climate change. In addition, to our knowledge, this is the first time that observed occurrence and intensities of bleaching events of an intertidal alga can be explained. As a whole, this thesis illustrates the importance of developing realistic models of submersion regimes, which are necessary for studies of biophysics, physiology, evolution, ecology and to model and anticipate the consequences of climate change.

I. Introducción General

Antecedentes

Los organismos que habitan el intermareal rocoso alternan entre sumersión y emersión (exposición aérea) producto de las fluctuaciones en el nivel del mar que causan las mareas y el oleaje. Con muy pocas excepciones, estos organismos son de origen marino y presentan un conjunto de adaptaciones que les permiten sobrevivir a la exposición aérea (Stillman and Somero 1996; Sokolova and Portner 2001; Somero 2002). Pese a todas estas adaptaciones, estos organismos requieren algún grado de sumersión para poder sobrevivir, crecer y reproducirse, ya que la sumersión modula el acceso a recursos (e.g. nutrientes, alimento, oxígeno) (Helmuth et al. 2006; Matzelle et al. 2015). Como estos organismos presentan escasa o nula movilidad en su etapa adulta, la emersión modula la exposición a condiciones físicamente estresantes (e.g. temperaturas corporales extremas, desecación) ya que determina cuándo, que tan seguido y por cuánto tiempo están expuestos a las condiciones meteorológicas terrestres (Helmuth et al. 2006; Mislán et al. 2009).

Existe consenso científico acerca de la relevancia del régimen de sumersión en la determinación de patrones de distribución de las especies en el intermareal rocoso, especialmente en el caso de la zonación (Connell 1972; Somero 2002). La zonación es un llamativo patrón de distribución, en que las especies dominantes ocupan diferentes bandas horizontales del sustrato reemplazándose verticalmente unas a otras (Harley 2007). Además en algunos casos los límites geográficos de distribución de especies intermareales están influenciados por la emersión y consiguiente exposición al clima terrestre (Wetthey 2002; Helmuth et al. 2006). Puesto que los regímenes de sumersión determinan la exposición a las condiciones climáticas más estresantes, estos regímenes deben ser considerados en la exploración de consecuencias ecológicas del cambio

climático (Helmuth et al. 2006; Finke et al. 2007; Mislán et al. 2009; Helmuth et al. 2011).

Recientemente, Bird et al. (2013) generaron un modelo teórico simple para explorar como la variación geográfica de gran escala en el rango de alturas de mareas y de olas influye en el régimen de sumersión. De acuerdo con dicho trabajo, las líneas de costa pueden clasificarse, según su cociente entre altura típica de la ola y el rango de mareas, en tres categorías con regímenes de sumersión cualitativamente diferentes. Una de estas categorías, es la costa dominada por mareas, donde el régimen de sumersión puede ser deducido directamente desde el ciclo de mareas. En las otras dos categorías de costa, dominada por ola y co-dominada por marea y ola, el régimen de sumersión no puede ser deducido directamente desde el ciclo de mareas.

No existe suficiente registro empírico de regímenes de sumersión como para contrastar las predicciones de Bird et al. (2013) para las tres categorías de costa propuestas. Esta escasez de registros de sumersión es sorprendente dada la reconocida relevancia del régimen de sumersión en la generación de patrones ecológicos en el intermareal. La caracterización de sumersión en costas expuestas al oleaje no sólo es escasa sino que en general es poco detallada ya que las metodologías usadas solamente permiten cuantificar sólo algunos de los aspectos relevantes del régimen de sumersión y es poco representativa geográficamente, ya que se concentra en la costa oeste de USA (Harley and Helmuth 2003; Gilman et al. 2006; Mislán et al. 2011). Nosotros creemos que esta clara deficiencia en nuestro conocimiento se debe a limitaciones de los métodos de medición de sumersión actualmente disponibles. Para comenzar, no existe un instrumento comercial que permita medir directamente el régimen de sumersión. Los métodos que se han propuesto tienen limitaciones específicas y otras que comparten, como una baja resolución temporal y que permiten medir solo alguno de los diferentes

aspectos relevantes del régimen de sumersión. Por ejemplo no existe un método que permita cuantificar simultáneamente el porcentaje de sumersión y la temporalidad de eventos prolongados de emersión, los que son relevantes para cuantificar el acceso a los recursos y para modelar el ambiente físico experimentado por los organismos (microclima), respectivamente. De hecho, el único método propuesto que permite cuantificar porcentaje de sumersión (Venegas et al. 2002), falla durante instalaciones de largo plazo (días).

Actualmente existe gran interés por cuantificar y modelar eventos de estrés agudo gatillados por condiciones micro-climáticas, que pudieran estar manteniendo o modificando patrones de distribución en el intermareal (e.g. Chan et al. 2006; Harley 2008; Harley and Paine 2009). Para ello, se ha desarrollado una variedad de modelos biofísicos que predicen temperatura corporal en diferentes tipos de organismos (e.g. Helmuth 1998; Wethey et al. 2002; Denny and Harley 2006) y también de desecación, aunque en menor medida (e.g. Iacarella and Helmuth 2011). Más recientemente se han propuesto modelos de presupuesto dinámico de energía que, incorporando la disponibilidad de alimento, prometen predecir sobrevivencia, crecimiento y tasa de reproducción (Van Der Meer 2006; Matzelle et al. 2015). Pero todos estos modelos mecanicistas requieren entre sus forzantes ciertos aspectos del régimen de sumersión. En el caso de costas dominadas por marea, el régimen de sumersión puede ser predicho por comparación directa entre la altura de los organismos y la altura de marea (e.g. Wethey et al. 2002; Iacarella and Helmuth 2012). En algunos casos de costas expuestas al oleaje se ha asumido un régimen de sumersión determinado solamente por mareas cuando no se han desarrollado aún modelos realistas que incorporen oleaje (Helmuth et al. 1999; Finke et al. 2009) o como visualización del “peor escenario posible” (Miller et al. 2009). En la costa oeste de USA, clasificada como co-dominada por marea y ola

(Bird et al. 2013), se ha usado un método basado en series de tiempo de temperatura intermareal (Gilman et al. 2006) que permite, bajo ciertas condiciones meteorológicas, identificar el momento en que una emersión prolongada ha finalizado. Con esta información ha sido posible modelar estadísticamente la temporalidad de eventos prolongados de emersión, y así forzar modelos biofísicos de temperatura corporal (Helmuth et al. 2011; Wetthey et al. 2011). Sin embargo, como se verá más adelante, esta y las otras metodologías disponibles para medir el régimen de sumersión tienen importantes limitaciones, y esta podría ser la causa de que su uso no se haya extendido ampliamente. Finalmente, para el intermareal rocoso expuesto al oleaje, el avance en el estudio de las respuestas biológicas a las variaciones meteorológicas y climáticas, dependerá de nuestra capacidad de modelar de manera realista el régimen de sumersión lo que a su vez requiere del desarrollo de mejores métodos de medición.

Síntesis del problema

Las metodologías disponibles para cuantificar empíricamente regímenes de sumersión en el intermareal rocoso expuesto al oleaje presentan importantes limitaciones, lo que ha dificultado la caracterización de los regímenes de sumersión y su modelación a partir de propiedades de marea y ola. A su vez, la falta de modelos realistas del régimen de sumersión, limita el estudio de las respuestas evolutivas, fisiológicas y ecológicas de los organismos intermareales frente a las variaciones meteorológicas y al cambio climático.

Sistema de estudio

El sistema de estudio corresponde al intermareal rocoso de Chile central, una costa clasificada como co-dominada por marea y ola (Bird et al. 2013). En el nivel bajo del intermareal se observa el límite superior de algas laminariales (principalmente *Lessonia spicata*), entre el nivel bajo y el nivel medio se observa un “turf” de algas

(*Gelidium chilense*), en el nivel medio se observa la zona de mitílidos (*Perumytilus purpuratus*) y en el nivel alto se observa la zona de cirripedios (*Jehlius cirratus* y *Nothochthamalus scabrosus*) (Castilla 1981; Hoffman and Santelices 1997). Todas estas especies mencionadas son ecológicamente importantes debido a que son competidores dominantes por el sustrato en sus respectivos niveles (Castilla 1981; Santelices 1990) o porque son formadores de hábitat necesario o favorable para otras especies intermareales (Vasquez and Santelices 1984; Castilla et al. 1989; Navarrete et al. 2005; Wieters et al. 2005).

Investigaciones previas que no incorporaban el efecto del oleaje, sugieren que el intermareal de Chile central sería fisiológicamente más estresante que otras costas de similar latitud, debido a la ocurrencia de mareas bajas alrededor del medio día (zenith solar) durante meses de verano, lo que forzaría la exposición de los organismos a niveles elevados de radiación solar y de temperatura del aire (Finke et al. 2007). Además se desarrolló un modelo biofísico de temperatura corporal para el mitílido *P. purpuratus*, que asumiendo un régimen de sumersión controlado por mareas, predice temperaturas corporales crónicamente elevadas durante los días de verano (Fike et al. 2009). Por otra parte, se ha observado en esta costa, ocasional blanqueamiento de algas intermareales durante días de primavera-verano, en especial de *G. chilense*. El blanqueamiento de algas es una manifestación visible de estrés, en que el tejido fotosintético dañado pierde sus pigmentos (Davidson and Pearson 1996). Experimentos de laboratorio de Wieters et al. (2013) proponen que el blanqueamiento de *G. chilense* se produce por exposición a niveles elevados de radiación UV.

Objetivo General

Contribuir al estudio de las respuestas evolutivas, fisiológicas y ecológicas de los organismos intermareales frente a variaciones meteorológicas y cambio climático, mediante el desarrollo de un método de medición del régimen de sumersión, la caracterización y modelación de regímenes de sumersión en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central y la reconstrucción regímenes de condiciones micro-climáticas y eventos de estrés experimentados por organismos intermareales.

Objetivos Específicos

- (1) Desarrollar y validar un nuevo método para cuantificar regímenes de sumersión.
- (2) Caracterizar el régimen de sumersión del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central.
- (3) Generar modelos estadísticos para predecir diferentes aspectos del régimen de sumersión a partir de propiedades de marea y ola.
- (4) Evaluar el rol del oleaje sobre el régimen de temperaturas corporales que experimenta el mitílido *P. purpuratus*.
- (5) Explorar la capacidad de modelos estadísticos del régimen de sumersión para predecir la ocurrencia e intensidad de eventos de blanqueamiento en el alga *G. chilense*.

Referencias

- Bird, C. E., E. C. Franklin, C. M. Smith, and R. J. Toonen. 2013. Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* **1**.
- Castilla, J. C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* **5**: 190-215.
- Castilla, J. C., C. Luxoro, and S. A. Navarrete. 1989. Galleries of the crabs *Acanthocyclus* under intertidal mussel beds: their effects on the use of primary substratum. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**: 199-204.
- Chan, B. K. K., D. Morritt, M. De Pirro, K. M. Y. Leung, and G. A. Williams. 2006. Summer mortality: effects on the distribution and abundance of the acorn barnacle *Tetraclita japonica* on tropical shores. *Marine Ecology Progress Series* **328**: 195-204.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 169-192.
- Davison, I. R., and G. A. Pearson. 1996. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology* **32**: 197-211.
- Denny, M. W., and C. D. G. Harley. 2006. Hot limpets: predicting body temperature in a conductance-mediated thermal system. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2409-2419.
- Finke, G. R., F. Bozinovic, and S. A. Navarrete. 2009. A Mechanistic Model to Study the Thermal Ecology of a Southeastern Pacific Dominant Intertidal Mussel and Implications for Climate Change. *Physiological and Biochemical Zoology* **82**: 303-313.
- Finke, G. R., S. A. Navarrete, and F. Bozinovic. 2007. Tidal regimes of temperate coasts and their influences on aerial exposure for intertidal organisms. *Marine Ecology Progress Series* **343**: 57-62.
- Gilman, S. E., C. D. G. Harley, D. C. Strickland, O. Vanderstraeten, M. J. O'donnell, and B. Helmuth. 2006. Evaluation of effective shore level as a method of characterizing intertidal wave exposure regimes. *Limnology and Oceanography-Methods* **4**: 448-457.
- Harley, C. 2007. Zonation. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Harley, C. D. G. 2008. Tidal dynamics, topographic orientation, and temperature-mediated mass mortalities on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **371**: 37-46.
- Harley, C. D. G., and B. S. T. Helmuth. 2003. Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* **48**: 1498-1508.
- Harley, C. D. G., and R. T. Paine. 2009. Contingencies and compounded rare perturbations dictate sudden distributional shifts during periods of gradual climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 11172-11176.
- Helmuth, B., N. Mieszkowska, P. Moore, and S. J. Hawkins. 2006. Living on the edge of two changing worlds: Forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change, p. 373-404. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews.

- Helmuth, B., L. Yamane, S. Lalwani, A. Matzelle, A. Tockstein, and N. Gao. 2011. Hidden signals of climate change in intertidal ecosystems: What (not) to expect when you are expecting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**: 191-199.
- Helmuth, B. S. T. 1998. Intertidal mussel microclimates: Predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs* **68**: 51-74.
- Helmuth, B. 1999. Thermal biology of rocky intertidal mussels: Quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology* **80**: 15-34.
- Hoffmann, A., and B. Santelices. 1997. Flora marina de Chile central. Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Iacarella, J. C., and B. Helmuth. 2012. Body temperature and desiccation constrain the activity of *Littoraria irrorata* within the *Spartina alterniflora* canopy. *Journal of Thermal Biology* **37**: 15-22.
- Iacarella, J. C., and B. Helmuth. 2011. Experiencing the salt marsh environment through the foot of *Littoraria irrorata*: Behavioral responses to thermal and desiccation stresses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **409**: 143-153.
- Matzelle, A. J., G. Sara, V. Montalto, M. Zippay, G. C. Trussell, and B. Helmuth. 2015. A bioenergetics framework for integrating the effects of multiple stressors: Opening a 'black box' in climate change research. *American Malacological Bulletin* **33**: 150-160.
- Miller, L. P., C. D. G. Harley, and M. W. Denny. 2009. The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Functional Ecology* **23**: 756-767.
- Mislan, K. A. S., D. S. Wethey, and B. Helmuth. 2009. When to worry about the weather: role of tidal cycle in determining patterns of risk in intertidal ecosystems. *Global Change Biology* **15**: 3056-3065.
- Mislan, K. A. S., C. A. Blanchette, B. R. Broitman, and L. Washburn. 2011. Spatial variability of emergence, splash, surge, and submergence in wave-exposed rocky-shore ecosystems. *Limnology and Oceanography* **56**: 857-866.
- Navarrete, S. A., E. A. Wieters, B. R. Broitman, and J. C. Castilla. 2005. Scales of benthic-pelagic and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 18046-18051.
- Santelices, B. 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* **192**: 35-57.
- Sokolova, I. M., and H. O. Portner. 2001. Physiological adaptations to high intertidal life involve improved water conservation abilities and metabolic rate depression in *Littorina saxatilis*. *Marine Ecology Progress Series* **224**: 171-186.
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: Optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 780-789.
- Stillman, J. H., and G. N. Somero. 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): Correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *Journal of Experimental Biology* **199**: 1845-1855.
- Van Der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research* **56**: 85-102.
- Vasquez, J. A., and B. Santelices. 1984. Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **57**: 131-154.

- Venegas, R. M., S. A. Navarrete, and G. R. Finke. 2002. A simple and inexpensive device to measure immersion times in wave exposed shores *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**: 1023-1026.
- Wieters, E. A. 2005. Upwelling control of positive interactions over mesoscales: a new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **301**: 43-54.
- Wethey, D. S. 2002. Biogeography, competition, and microclimate: The barnacle *Chthamalus fragilis* in New England. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 872-880.
- Wethey, D. S., L. D. Brin, B. Helmuth, and K. A. S. Mislán. 2011. Predicting intertidal organism temperatures with modified land surface models. *Ecological Modelling* **222**: 3568-3576.

CAPÍTULO I

II. Nuevo método telemétrico para una cuantificación, de alta resolución temporal, del régimen de sumersión en costas expuestas al oleaje

JOURNAL:

Limnology and Oceanography: Methods

STATUS:

Conditional accept

TITLE:

A new remote sensing method for high-resolution quantification of submersion regimes
in wave exposed shores

AUTHORS:

Gabriela Verónica Flores¹

Sergio Andrés Navarrete¹

Rodrigo Cienfuegos²

Juan Carlos Aguilera²

Rafael Almar³

INSTITUTIONAL AFFILIATIONS

¹ Estación Costera de Investigaciones Marinas, Las Cruces, Center for Marine
Conservation, LINCGlobal, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

² Departamento de Ingeniería Hidráulica y Ambiental, Pontificia Universidad Católica
de Chile, Santiago, Chile.

³ LEGOS (University of Toulouse/CNRS/CNES/IRD), Toulouse, France.

CORRESPONDING AUTHOR

Gabriela Flores

gabrielaflor@gmail.com

RUNNING HEAD:

Remote sensing of submersion regimes

KEYWORDS: Submersion, emersion, immersion, intertidal, rocky shore, telemetry,
video imagery processing, tide, wave

Resumen

La importancia del régimen de sumersión sobre la fisiología, capacidad de adaptación y relaciones ecológicas de los organismos intermareales, junto con las limitaciones de los métodos de medición disponibles, nos motivaron a desarrollar un nuevo método para cuantificar regímenes de sumersión. Este nuevo método, al que denominamos método telemétrico, se basa en el monitoreo de referencias visuales instaladas en posiciones de interés en el intermareal, mediante grabación de videos digitales. Algoritmos de procesamiento de imágenes permiten discriminar entre estados de sumersión y emersión. La señal se basa en la fluctuación en el contraste de color entre la referencia visual y la roca adyacente. El método telemétrico fue validado favorablemente mediante la comparación con observaciones directas en terreno de series de tiempo de sumersión y seis diferentes métricas de sumersión incluyendo porcentaje de sumersión y duración máxima de la emersión. Ya que el método telemétrico captura y almacena los videos de manera remota, se facilita la obtención de registros prolongados y de alta resolución temporal y se reduce el riesgo de discontinuidad de series de tiempo en comparación con el uso de sensores en la zona de impacto de las olas. La alta resolución temporal, es fundamental para ambientes de alta exposición al oleaje, permitiendo el cálculo confiable de una gran diversidad de métricas que caracterizan diferentes aspectos del régimen de sumersión. El método telemétrico es comparativamente económico y debería favorecer la cuantificación de regímenes de sumersión experimentados por organismos que habitan el intermareal rocoso, la exploración de consecuencias eco-fisiológicas de estos regímenes, y en aplicaciones de largo plazo, la modelación de las consecuencias ecológicas del cambio climático en estas comunidades.

Abstract

The importance of the submersion regime for the physiology, adaptation capacity and ecological interactions of intertidal organisms, as well as limitations of available measurement methods, motivated us to develop a new method to quantify submersion regimes. We call it telemetric method and it's based on video monitoring of visual references installed at interest positions in the intertidal zone. Video imagery processing algorithms discriminate between states of submersion and emersion. The signal is based on the fluctuation in the color contrast between the visual reference and the adjacent rock. Our telemetric method was validated favorably by comparing with direct field observations of submersion time series and of six different submersion metrics, including percentage of submersion and maximum emersion duration. Since the telemetric method captures and stores imagery remotely, obtaining long records of high temporal resolution is facilitated and the risk of discontinuity of time series is reduced in comparison to the use of sensor at the zone of wave impact. This high temporal resolution is critical for environments with high exposure to waves and allows reliable estimates of a wide variety of metrics that characterize different aspects of the submersion regime. This low cost telemetric method should encourage quantification of submersion regimes of organisms inhabiting the rocky intertidal, the exploration of eco-physiological consequences of these regimes, and when used over longer term modeling ecological consequences of climate change on these communities.

Introducción

Los organismos que habitan el intermareal rocoso enfrentan un ambiente altamente variable ya que el medio que los rodea alterna entre el aire y el agua debido al ciclo de mareas y el oleaje. El ciclo de mareas impone a estos organismos un patrón de sumersión y emersión altamente predecible ya que las fuerzas astronómicas que generan las mareas son perfectamente periódicas en escala diaria, estacional e incluso decadal (Denny and Paine 1998; Wright et al. 1999). En cambio, predecir el efecto del oleaje sobre el patrón de sumersión de los organismos intermareales es mucho más difícil. Por una parte el oleaje es muy variable en el tiempo ya que su generación depende fundamentalmente de las forzantes atmosféricas como el viento. Por otra parte la altura de las olas que se propagan hacia la costa puede ser amplificada o atenuada según las características batimétricas locales, por refracción o difracción en bahías y cabos (Holthuijsen 2007; Stockdon et al. 2006) induciendo una gran variabilidad espacial. Finalmente, el wave run-up dependerá también de la topografía local (Stockdon et al. 2006), que en playas rocosas puede ser extremadamente complejo.

La mayoría de los organismos del intermareal tienen un origen marino y han desarrollado adaptaciones frente a este ambiente particular (Sokolova and Portner 2001; Stillman and Somero 1996), pero aún requieren algún grado de sumersión para sobrevivir, crecer y reproducirse. Además, muchas de estas especies son sésiles o de escasa movilidad en su fase adulta, por lo que no pueden escapar de la exposición aérea o emersión a través de desplazamientos verticales. Funciones básicas de los organismos del intermareal como fertilización exitosa de gametos, asentamiento desde el plancton, alimentación en el caso de filtradores y suspensívoros, y el desplazamiento sobre el sustrato dependen de, o son fuertemente modificadas por, la sumersión y por el oleaje (Denny 2014). A diferencia de la mayoría de los organismos terrestres, los tejidos de

organismos marinos son permeables al agua, lo que los expone a desecación, aún en aquellas especies que poseen exoesqueleto o concha protectora (Denny 2007; Hand and Menze 2007; Kennedy 1976). Además, las temperaturas corporales que deben enfrentar estos organismos durante la emersión son muy variables y pueden ser extremas, altas y bajas, en comparación a las temperaturas relativamente constantes y moderadas del agua de mar a la cual están sometidos cuando están sumergidos (Helmuth 1999; Helmuth and Schneider 2007; Hofmann 2007). También se ha demostrado que la tasa de consumo de oxígeno de la mayoría de estos organismos decae durante la emersión debido a la dificultad para utilizar oxígeno del aire, pudiendo en la mayoría de ellos generar una deuda de oxígeno al término de un ciclo de marea (Bayne et al. 1976; Newell 1973).

El patrón más llamativo de las comunidades intermareales es que las especies se distribuyen formando bandas horizontales distintivas que se reemplazan unas a otras verticalmente, patrón llamado zonación (Harley 2007). Estos patrones de zonación han inspirado la investigación de los ecólogos marinos por décadas (e.g. Connell 1972; Ricketts and Calvin 1939). Existe amplio acuerdo que el gradiente de emersión vertical es la causa primaria de la zonación intermareal: Debido a estrés letal (Connell 1972; Wethey 2002) o subletal (Somero 2002; Somero 2012) en el límite superior de zonación de las especies; y porque modula el resultado de las interacciones de competencia y depredación en el límite inferior de zonación (Connell 1961a; Connell 1961b).

A pesar de la importancia de la sumersión para la fisiología y ecología de los organismos intermareales, la mayoría de los estudios han inferido los regímenes de sumersión a partir de predicciones de mareas y muy pocos los han cuantificado directamente. Nosotros creemos que la principal razón de esta deficiencia es la

dificultad logística inherente de tomar mediciones de alta frecuencia (segundos a minutos) por largos periodos de tiempo (días a meses) en un ambiente altamente energético. Recientemente se han descrito tres métodos distintos para cuantificar sumersión in situ usando: a) el inmersómetro (Venegas et al. 2002), b) mediciones de temperatura en el intermareal (Gilman et al. 2006; Harley and Helmuth 2003) y c) mediciones de presión en el intermareal (Mislán et al. 2011). En la tabla 1 se comparan los principios de funcionamiento de las diferentes metodologías disponibles y en la tabla 2 se comparan las ventajas y desventajas de éstas.

El funcionamiento del inmersómetro se basa en la conductividad eléctrica del agua de mar (Venegas et al. 2002). El aparato es un contador de segundos que sólo se activa cuando queda sumergido en el agua de mar y al ser anclado a las rocas del intermareal registra tiempos acumulados de sumersión. Es el método más económico, su modo de medición es dicotómico (conducción vs no conducción eléctrica), tal como son los estados de sumersión (sumersión vs emersión) y cuenta con una validación empírica en terreno para observaciones de corta duración. Sin embargo, requiere de inspección visual en terreno para obtener cada dato de sumersión y no registra ninguna otra información temporal (estacionalidad, horarios, duración de la sumersión/emersión, número de eventos, etc.). Además, en nuestra propia experiencia, el aparato presenta desviaciones importantes en instalaciones prolongadas (más de 24-48 h) en terreno.

Harley and Helmuth (2003) y Gilman et al. (2006) propusieron el uso de series de tiempo de temperatura para cuantificar regímenes de sumersión. El método depende de la detección de bruscas caídas de temperatura, que coinciden con el ascenso de la marea, las que permiten deducir el momento de la primera sumersión de una posición intermareal de interés donde se ha instalado un sensor (logger) de temperatura. La altura de marea predicha para esa primera sumersión corresponde al ‘nivel efectivo de costa’

(ESL) y ha sido ocupada como indicador de la exposición a emersiones prolongadas de organismos intermareales (Harley and Helmuth 2003). La diferencia entre la posición vertical absoluta (ASL) y el promedio del ESL, corresponde al AWR o ascenso promedio de olas y ha sido ocupada como indicador del grado de exposición al oleaje en una comparación geográfica a través de sitios en la costa oeste de USA (Gilman et al. 2006). Una ventaja del método desarrollado por Harley and Helmuth (2003) y Gilman et al. (2006), es que se pueden utilizar loggers de temperatura modificados para simular las características térmicas (color, forma, tamaño e inercia térmica) de organismos intermareales particulares, como mitflidos y cirripedios. Otro aspecto positivo de esta metodología está dado por la gran capacidad de almacenamiento y el bajo costo de los loggers empleados. Con un intervalo de muestreo de 20 minutos, la memoria cubre más de 3 meses en el caso de iButton (DS1922L, Dallas Semiconductor) y de más de un año en el caso de TidbiT (UTBI-001, Onset Computer Corporation). Una importante limitación del uso de series de tiempo de temperatura para caracterizar el régimen de sumersión es que en estricto rigor este método mide alturas (ESL, AWR) y no directamente métricas de sumersión (como porcentaje de sumersión o duración máxima de la emersión). Otra limitación importante es que independientemente de la frecuencia de adquisición de datos de temperatura, la resolución temporal del método es baja, un dato (ESL) por ciclo de mareas (12hrs aprox). Esto en el mejor de los casos, ya que la detección del ESL requiere condiciones meteorológicas que favorezcan el calentamiento del sensor durante la exposición aérea, como por ejemplo altas temperaturas y elevada radiación solar. Desde el trabajo de Harley and Helmuth (2003) se desprende que en latitudes medias el ESL no puede ser calculado en los meses fríos y aun en verano para las mareas bajas nocturnas. En nuestra experiencia, durante meses de invierno, la sumersión puede generar leves aumentos en vez de descensos en la temperatura

registrada en el intermareal. Además, la estimación del ESL sería muy difícil en la zona intermareal baja de sectores expuestos al oleaje ya que la emersión puede ser tan breve que el sensor no alcanza a calentarse significativamente por sobre la temperatura del mar. Por otra parte las series de temperatura utilizadas corresponden a loggers biomiméticos, los que generalmente alcanzan mayores temperaturas que los loggers convencionales (Fitzhenry et al. 2004), por lo que es necesario determinar si los umbrales de detección del ESL son adecuados con loggers de temperatura convencionales (no modificados). Finalmente, la pérdida de loggers por acción del oleaje o por fallas en el funcionamiento de los sensores (Harley and Helmuth 2003; Lima et al. 2011), demandan un trabajo de terreno más frecuente que lo indicado por la capacidad de almacenamiento, con objeto de chequear el funcionamiento los loggers y reemplazar los loggers dañados o extraviados.

Mislan et al. (2011) caracterizaron regímenes de sumersión utilizando series de tiempo de presión, registradas con un sensor instalado en la zona intermareal. El método utiliza la ecuación hidrostática para estimar la altura de la columna de agua de mar desde series de tiempo de presión. Una vez que se calcula la serie de tiempo de columna de agua de mar, se infiere sumersión cuando la columna de agua es mayor a cero (y emersión en caso contrario). Luego estas series de tiempo se ocupan para determinar la duración de tres estados: emersión continua, sumersión continua y sumersión intermitente. De esta manera Mislan et al. (2011) cuantificaron el régimen de sumersión para el intermareal medio de 10 sitios a lo largo de la costa Pacífica de USA durante un mes de verano, realizando posteriormente proyecciones de largo plazo. Una posible fuente de error en esta metodología se produce en la transformación de datos continuos de presión a datos dicotómicos (sumersión vs emersión). Puesto que cuando el sensor está expuesto al aire la altura de columna de agua es siempre cero, el punto de corte

entre sumersión y emersión coincide con el peak de la distribución de observaciones. Ello hace el método muy sensible a errores en los registros de presión que se usan para calcular la altura de la columna de agua. Esta metodología carece de una validación empírica. En nuestra experiencia, el logger de presión sugerido por los autores (Onset HoboH 13-Foot Depth Data Loggers), aunque funciona bien en el submareal, tiende a descalibrarse cuando es instalado en el intermareal por periodos largos de tiempo (>1 mes). La magnitud del “drift” en el sensor es suficiente para producir errores importantes en la estimación de la altura de la columna de agua afectando así la discriminación entre sumersión y emersión. Otra desventaja es la capacidad memoria del logger (aproximadamente 21.700 datos) que impone un compromiso entre frecuencia de adquisición de datos y frecuencia de descarga de datos en terreno. Por ejemplo para una frecuencia de descarga mensual, el intervalo para la adquisición de datos es de dos minutos. Dependiendo de las limitaciones logísticas (distancias y personal) y los objetivos del estudio, la tasa de adquisición de datos podría ser insuficiente para caracterizar el régimen de sumersión.

Las limitaciones de las tres metodologías disponibles nos motivaron a desarrollar una nueva metodología para caracterizar regímenes de sumersión de organismos que habitan en el intermareal rocoso expuesto al oleaje. Y puesto que muchas de las limitaciones de dichas metodologías están asociadas al uso de sensores en zonas de impacto de olas, nos propusimos que esta nueva metodología utilizara telemetría mediante el procesamiento de imágenes de video. Los movimientos de la superficie del mar, como mareas, corrientes marinas y el oleaje producen señales visuales que pueden ser capturadas por las imágenes que se suceden en un video y cuantificados mediante procesamiento computacional (Holman et al. 1993). Desde la década de los 80 la telemetría por procesamiento de imágenes de video ha sido

exitosamente utilizada en investigación de oceanografía costera (Holman and Stanley 2007; Van Koningsveld et al. 2007). Entonces, nuestra expectativa es que la caracterización del régimen de sumersión por telemetría mediante el procesamiento de imágenes de video, supere algunas de las limitaciones de las metodologías actualmente disponibles y pueda capturar fehacientemente importantes aspectos del régimen de sumersión de los organismos intermareales, tales como la proporción de tiempo que transcurren en sumersión/emersión, la duración y horario de emersiones prolongadas, la variabilidad espacial y temporal en los patrones de sumersión a que estos organismos están expuestos.

Materiales y procedimientos

Materiales--- Los principales materiales que se requieren son una cámara de video y referencias visuales. Las referencias visuales debieran ser de un material resistente al oleaje y deben ser instaladas en forma segura sobre la roca (ej. con tornillos o pegadas con masilla epóxica) en los puntos de interés. Las referencias visuales son de color blanco mientras que la roca es usualmente oscura (ej. negra, gris, café oscuro), de esta manera durante la emersión se produce un contraste de color entre la referencia visual y la roca adyacente. Deben ser suficientemente grandes para ser captadas por la cámara de video, pero suficientemente pequeñas para presentar un régimen de sumersión homogéneo sobre su superficie.

La cámara de video debe ser instalada en una posición cuya altura y distancia respecto a las referencias visuales permita visualizarlas adecuadamente y al mismo tiempo estar protegida del impacto de las olas y el spray marino. Puede usarse una cámara de video outdoor o acomodar una carcasa protectora a una cámara de video indoor. Cámaras de video-vigilancia estándar tienen una resolución de 2MP, lo que es adecuado para el método telemétrico. Y la conexión IP (protocolo de internet) de estas

cámaras facilita el almacenamiento de los videos mediante transferencia por internet a un notebook. El costo de estas cámaras de video (2MP), es de alrededor de 400-500 dólares. Se requiere acceso permanente a una fuente de poder y a Internet, y además un computador para almacenar los videos. Es fundamental asegurar la estabilidad de la cámara durante las grabaciones, sugiriéndose el uso de cables tensores.

Adquisición de videos--- Se debe programar el horario de grabación, para aprovechar al máximo las horas de luz y se recomienda una tasa de adquisición de imágenes (frame rate) igual o superior a una imagen por segundo (1fps), para poder capturar eventos de olas. Para la correcta asignación del tiempo a las imágenes se debe sincronizar la hora de la cámara con una fuente oficial desde un servidor (NTP).

Procesamiento de imágenes--- El procesamiento de imágenes se basa en el contraste de color entre la referencia visual, de color blanco y la roca oscura, ya que este contraste se reduce o cancela cuando el agua de mar cubre la referencia visual y la roca adyacente. Las etapas del procesamiento de imágenes, esquematizadas en la Fig. 1, fueron implementadas utilizando el software Matlab (MATLAB R2010a).

El primer paso es la transformación de videos digitales a matrices de datos (González 2002), las que tienen el alto y el ancho de la imagen, como primera y segunda dimensión (en pixeles), respectivamente, la tercera dimensión es el color. En nuestro caso, se eligió el sistema RGB, en que los colores son representados por la combinación de intensidades (0 a 255) de tres canales primarios de color (Rojo, Verde y Azul). La cuarta dimensión de la matriz es el tiempo, representada por las imágenes secuenciales en los videos. Para transformar videos digitales a matrices Matlab proporciona funciones adecuadas (mmreader or videoread dependiendo de la versión).

El segundo paso es la selección de las coordenadas (píxeles) del centro de la referencia visual y un sector de roca adyacente. Se seleccionó una imagen de emersión para cada video. Estas imágenes de emersión fueron exploradas secuencialmente en pantalla para seleccionar y guardar las coordenadas requeridas, video a video, usando la función “ginput” de Matlab.

El tercer paso es la extracción de series de tiempo de intensidad de color en las coordenadas de la referencia visual y de la roca adyacente. Solo es necesario extraer la intensidad de color azul. Usamos el color azul, porque este era el color que presentaba menor intensidad para la roca en emersión. Entonces se calcula el coeficiente de intensidad de color azul entre la roca y la referencia visual. De esta manera, estados de emersión están asociados a cocientes cercanos a cero, mientras que estados de sumersión a cocientes cercanos a uno. En nuestra experiencia, el paso de emersión a sumersión genera rápidos aumentos del cociente Roca/Referencia, mientras que el paso de sumersión a emersión puede ser más gradual y generar valores intermedios del cociente. Por ello, es necesario definir un punto de corte que separe estas condiciones.

El cuarto paso es el cálculo de este punto de corte, el que se obtiene desde la distribución de frecuencias de los cocientes Roca/Referencia, para un conjunto amplio de videos (ejemplo una semana, un mes). La distribución de frecuencias debiera ser fuertemente bimodal, con un peak en emersión y otro en sumersión (Fig. 2). El punto de corte para separar estas dos condiciones se debe calcular como el mínimo valor de la pendiente de la distribución acumulada del cociente Roca/Referencia (Fig. 2).

El quinto paso es la aplicación del punto de corte para clasificar los valores del cociente Roca/Referencia como emersión si estos son mayores que el punto de corte y como sumersión si son iguales o menores al punto de corte. Los tiempos asociados a la

serie de sumersión (cada imagen) se obtienen desde la hora de inicio del video, contenido en el nombre del archivo de video, y la tasa de adquisición de imágenes.

Métricas de sumersión---A partir de las series de tiempo de sumersión es posible calcular el porcentaje de sumersión, como la proporción de imágenes de sumersión respecto al total de imágenes en un intervalo de tiempo. También es posible individualizar los eventos de sumersión y de emersión permitiendo el cálculo de variadas métricas que caracterizan el régimen de sumersión, como por ejemplo la duración máxima de la emersión y el número de eventos de sumersión. Además, las series de tiempo también permiten estimar la sumersión intermitente y la emersión/sumersión continua como en Mislan et al. (2011). Para el cálculo del ESL y el AWR (Gilman et al. 2006; Harley and Helmuth 2003) se requiere, en adición a las series de tiempo de sumersión, series de tiempo de alturas de marea.

Evaluación

Sitio de estudio---La validación se realizó en Las Cruces, Chile central (33°30'S, 71°38'W), al interior del área marina costera protegida de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica de Chile (PUC). El área de estudio consistió en una plataforma rocosa directamente expuesta a la acción del oleaje.

Telemetría---Las referencias visuales fueron placas plásticas blancas de 20*20*0,2 cm, las que se instalaron a alturas representativas de especies que habitan en la zona intermareal media y baja, siguiendo clasificación de (Castilla 1981). Se utilizó una cámara de video IP (Vivotek 7160) con resolución de 2MP instalada sobre el techo de un edificio del ECIM, a 85 m de distancia lineal y app. 35 m altura con respecto a la plataforma rocosa de estudio. La cámara fue protegida de la humedad ambiental

mediante una carcasa protectora (o housing) y el anclaje fue reforzado con cables tensores.

Para facilitar la grabación de imágenes, la cámara se conectó a internet. La configuración de adquisición de videos se programó entre las 10:00 y las 17:00 h a una tasa de una imagen por segundo (1fps), a 2MP de resolución. El formato de grabación usado fue Windows Media Video (*.wmv). Para reducir el tamaño de los archivos sólo píxeles de un área de interés fueron incluidos, resultando en ventanas de 224*672 píxeles. Además se dividió el registro diario en bloques contiguos de quince minutos. De esta manera resultaron archivos de videos de aproximadamente 40 MB c/u, los que se etiquetaron con un nombre correlativo a la fecha y hora de inicio, usando un computador sincronizado con un servidor NTP (ntp.shoa.cl).

El procesamiento de imágenes para obtener las series de tiempo de sumersión se realizó como se describe en la sección “Material y procedimientos”.

Observaciones directas---Para validar el método telemétrico, se realizaron 13 registros de series de tiempo de sumersión de aprox 15 min por observación directa en terreno entre el 1 y el 10 de febrero de 2012 (Tabla 3). Dos observadores se instalaron sobre rocas a < 5 m de las referencias visuales. Mientras un observador determinaba la sumersión y emersión de una referencia visual a la vez, el segundo observador registraba la información en un notebook equipado con un cronómetro creado en MatLab. La hora del notebook fue sincronizada con el mismo servidor NTP que se usó para la adquisición de videos. La combinación de diferentes posiciones intermareales con la variación temporal en altura de mareas y olas proporcionó un amplio rango de condiciones de sumersión. Por ejemplo, las observaciones directas del porcentaje de sumersión fluctuaron entre 0,7 a 76,8% y la duración máxima de la emersión duró entre 6 y 325s (Tabla 3).

Validación---Se observó alta similitud entre las series de tiempo de sumersión obtenidas por procesamiento de imágenes de video y las obtenidas por observación directa en terreno (Fig. 3), sin importar las características de los eventos de sumersión. Seis métricas de sumersión fueron calculadas: 1) Porcentaje de sumersión, 2) Número de eventos de sumersión, 3) Duración máxima de la emersión, 4) Duración promedio de la emersión, 5) Duración máxima de la sumersión, 6) Duración promedio de la sumersión.

Las seis métricas fueron muy similares entre el método telemétrico y la observación directa en terreno (Fig. 4). Las regresiones lineales entre las observaciones directas, consideradas aquí como la variable independiente, y las obtenidas por el método telemétrico mostraron menos de 6% de varianza no explicada (Tabla 4). Más aún, el porcentaje de sumersión y la duración máxima de la emersión, presentan una varianza no explicada menor al 1%. En todos los casos, el intercepto no fue significativamente diferente de cero ($H_{01}: \beta_0=0, p>0.05, g.l.=11$), lo que sugiere que el método cuantifica adecuadamente los valores bajos para las seis métricas. La pendiente fue generalmente cercana a uno, especialmente en el caso de duración promedio de la sumersión, duración máxima de la emersión, porcentaje de sumersión y número de eventos de sumersión, aunque en varios casos las desviaciones de la pendiente de igualdad fueron estadísticamente significativas (Tabla 4). En esos casos, puede existir un leve sesgo para los valores altos. Por ejemplo, para porcentajes de sumersión mayores a 70%, el método telemétrico puede subestimar hasta en un 8% el porcentaje de sumersión observada.

Para cada métrica, los errores se calcularon como la diferencia entre los valores obtenidos mediante el método telemétrico y aquellos obtenidos en terreno mediante observación directa. Se calculó el promedio del error como un indicador de sesgo o error sistemático (Helmuth et al. 2011; Lima and Wethey 2009) y el promedio del error

absoluto como un indicador de la magnitud promedio de los errores, es decir como un indicador de exactitud (Helmuth et al. 2011; Willmott and Matsuura 2005). Para la mayoría de las métricas la magnitud del promedio del error fue menor al 5% del rango de variación observada (Tabla 5), lo que es indicativo de un bajo grado de errores sistemáticos en el método telemétrico. El promedio del error fue especialmente bajo para la duración máxima de la sumersión, la duración máxima de la emersión y el porcentaje de sumersión (Tabla 5). Por el contrario la métrica con mayor grado de promedio del error fue el número de eventos de sumersión (-8,2%).

Las métricas con un menor promedio del error absoluto ($< 5\%$), i.e. mayor exactitud en las mediciones, fueron porcentaje de sumersión y duración máxima de la emersión (Tabla 5). El resto de las métricas de sumersión presentaron promedios del error absoluto entre 5,7 y 9,0%. La métrica con mayor promedio del error absoluto fue el número de eventos de sumersión.

En conclusión el método telemétrico representa con una alta exactitud las series de tiempo de sumersión y las seis diferentes métricas de sumersión evaluadas, especialmente para la duración máxima de la emersión y el porcentaje de sumersión.

Discusión

El método telemétrico tuvo un satisfactorio desempeño en la medición de seis diferentes métricas de sumersión. En comparación, el único otro método validado empíricamente para cuantificar aspectos del régimen de sumersión que está actualmente disponible es el inmersómetro (Venegas et al. 2002).

A diferencia de metodologías de medición in situ, el método telemétrico no requiere trabajo en terreno para descargar datos o para chequear el correcto funcionamiento de los sensores. Además, al evitar el contacto directo entre sensores y oleaje se reduce el riesgo de pérdida, daño o des-calibración de sensores y el

consiguiente riesgo para la continuidad de las series de tiempo. El uso de internet (cable o Wi-Fi), elimina o reduce mucho el problema de almacenamiento de datos y así se puede aumentar la frecuencia y duración de la adquisición, lo cual es ideal para la caracterización del régimen de sumersión en zonas expuestas al oleaje. De hecho, una de las principales ventajas del método telemétrico es su alta resolución temporal la que permite un cálculo confiable de una diversidad de métricas que caracterizan diferentes aspectos del régimen de sumersión y que pueden ser de mucha importancia al evaluar las respuestas y adaptaciones de organismos a la vida en el intermareal. El método telemétrico permite calcular tiempos acumulados y porcentaje de sumersión (como el inmersómetro de Venegas et al. 2002), duración de la emersión continua, la sumersión continua y la sumersión intermitente (como en el método de sensores de presión de Mislan et al. 2011) y en caso de contar con series de tiempo de altura de marea, es posible evaluar el ESL y el AWR (como en el método de series de tiempo de temperatura de Gilman et al. 2006 y de Harley and Helmuth 2003).

De las metodologías actualmente existentes, la única que también proporciona series de tiempo de sumersión es la de Mislan et al. (2011), que utiliza sensores de presión. Lamentablemente, Mislan et al. (2011) no proporcionan estimaciones para las seis métricas evaluadas en este trabajo. Sin embargo la frecuencia de adquisición de datos, impuesta por la capacidad de almacenamiento del logger, podría ser demasiado baja para estimar correctamente algunas de nuestras métricas. Por ejemplo, en el método de Mislan et al. (2011) la clasificación como sumersión intermitente requiere entre 1 y 14 observaciones de sumersión de un total de 15 observaciones a lo largo de media hora. Esto implica que cuando el porcentaje de sumersión sea mayor a cero pero inferior a 6,7% (expresión porcentual de $1/15$) lo más probable es que esta metodología clasifique erróneamente las ventanas de tiempo como emersión continua en vez de

sumersión intermitente. En las mediciones de terreno observamos 3 casos de porcentajes de sumersión inferiores a 6,7%, los que pueden ser muy relevantes en términos de determinar la temperatura máxima que pueden alcanzar organismos.

El costo de estas cámaras de video IP (2MP, indoor + housing u outdoor), es de alrededor de 400-500 dólares. Este costo es superior al costo del inmersómetro (Venegas et al. 2002) y al costo de los loggers biomiméticos utilizados para el cálculo del ESL (Gilman et al. 2006; Harley and Helmuth 2003), pero inferior al costo del sensor de presión requerido por Mislan et al. (2011). Sin embargo debe considerarse el beneficio adicional de la cámara de video de poder monitorear simultáneamente regímenes de sumersión en diferentes posiciones intermareales, dentro de un mismo campo de visión de la cámara.

La principal limitación del método telemétrico propuesto es que no puede realizar registros durante la noche (Holman et al. 1993; Holman and Stanley 2007). Esta puede ser una limitación importante en regiones en donde las condiciones ambientales más estresantes para organismos intermareales ocurren durante la noche. También es posible que niebla densa o lluvia muy intensa obstruyan los videos, impidiendo su adecuado procesamiento.

La metodología telemétrica aquí propuesta puede ser utilizada en un amplio rango de condiciones y pensamos que favorecerá la caracterización detallada del ambiente físico experimentado por los organismos intermareales. Series de tiempo o métricas de sumersión confiables y de alta resolución temporal pueden ayudar a avanzar mucho en estudios eco-fisiológicos y a entender mejor adaptaciones a la vida en el ambiente intermareal. Además, series de tiempo de sumersión o métricas confiables pueden servir de input para modelos mecanicistas que permiten predecir temperaturas corporales (e.g. Denny et al. 2006; Helmuth 1998; Wethey et al. 2011) y desecación

(e.g. Iacarella and Helmuth 2012), como también sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Matzelle et al. 2015; Van Der Meer 2006). La caracterización del régimen de sumersión podría además ayudar a explicar y modelar las variaciones espacio-temporales en tasas de reclutamiento de especies del intermareal (Navarrete et al. 2015; Tapia and Navarrete 2010) mortalidad masiva de invertebrados (e.g. Harley 2008) y blanqueamiento de algas intermareales (e.g. Martone et al. 2010; Wieters et al. 2013). Puesto que en las comunidades intermareales los efectos eco-fisiológicos del cambio climático dependerán del régimen de sumersión (Helmuth et al. 2006; Mislan et al. 2009), y que el cambio climático incluye variación en la intensidad de vientos (Belmadani et al. 2014; Garreaud and Falvey 2009; Rhein et al. 2013; Wang et al. 2015) y altura de ola (Dobrynin et al. 2015), resulta de la mayor relevancia el contar con métodos de cuantificación de los regímenes de sumersión en regiones del mundo expuestas a oleaje y el método telemétrico propuesto representa un avance muy significativo en esa dirección.

Comentarios y recomendaciones

Para la implementación del método telemétrico es fundamental considerar el acceso a energía para el funcionamiento de la cámara y de Internet para la transmisión de datos. En este trabajo contamos con la facilidad de instalar la cámara de video sobre un edificio de investigación con acceso a energía, a internet y con acceso humano restringido. Es importante asegurar la estabilidad de la cámara ya que el método supone que las coordenadas de la referencia visual y la roca adyacente se mantienen constantes.

Dependiendo de las capacidades computacionales, un tamaño de video muy grande podría ralentizar el procesamiento de imágenes. Para generar tamaños de video pequeños sin reducir la tasa de adquisición de imágenes, se puede programar la

adquisición de videos en bloques pequeños (e.g. 10-15 min) y excluyendo del registro áreas que no son de interés.

Para aplicaciones de largo plazo es importante evitar fouling sobre las referencias visuales que pudiera modificar el color de éstas, para lo cual se recomienda usar referencias visuales de superficie lisa. Posteriormente a la realización de este trabajo, las referencias visuales se mantuvieron por un mes y se observó escaso desarrollo de biofilm, de fácil remoción (con una esponja de cocina) y que no alcanzó a afectar el color de las referencias visuales.

Uno de los primeros pasos en esta metodología es la selección de coordenadas que representan la referencia visual y la roca adyacente. En este estudio esa selección de coordenadas se realizó de manera manual. Sin embargo este paso puede ser automatizado aplicando un algoritmo de auto-detección de bordes (González 2002). En nuestro caso las referencias visuales ocupaban muy pocos pixeles como para ocupar auto-detección de bordes, por lo que se recomienda aumentar el número de pixeles ocupados por las referencias, lo que se logra fácilmente añadiendo un zoom óptico a la cámara de video.

La exactitud del procesamiento de imágenes para caracterización de patrones de sumersión podría ser mejorada aumentando la tasa de adquisición de imágenes, por sobre 1Hz. Durante las observaciones en terreno registramos que un 16% de los eventos de sumersión y un 21% de los eventos de emersión tuvieron una duración inferior a un segundo. Aunque estos cortos eventos contribuyen muy poco a los tiempos totales de sumersión/emersión, para cierto tipo de estudios (ej. Comportamiento, temperatura corporal máxima) pueden ser importantes y pueden dar cuenta de la subestimación del número de eventos de sumersión que se observó en este estudio.

En nuestro estudio la señal se basó en el contraste de color azul entre la referencia visual y la roca adyacente, que dio buenos resultados. Dependiendo de las condiciones de color del ambiente, en otros estudios puede usarse una referencia visual de componentes RGB (rojo, verde, azul) desbalanceados, de manera de generar una señal basada en el contraste entre dos diferentes canales de color de la referencia visual.

Tablas

Tabla 1. Características generales de las metodologías disponibles para cuantificar el régimen de sumersión en el intermareal rocoso.

Método	Autores	Variable original medida	Variable de sumersión calculada	Principio de funcionamiento
Inmersómetro	Venegas et al. (2002)	Tiempo	→Porcentaje de sumersión	Se utiliza la conductividad eléctrica del agua de mar para activar un contador de segundos instalado en terreno.
Series de temperatura	Harley & Helmuth (2003) Gilman et al. (2006)	Temperatura	→Altura efectiva de costa (ESL) →Ascenso promedio de ola (AWR)	Bruscas caídas de temperatura permiten detectar la primera sumersión durante el ascenso de marea y la predicción de marea para ese momento corresponde al ESL. El AWR se calcula como la diferencia entre el ASL (altura absoluta de costa) y el ESL promedio.
Series de tiempo de presión	Mislan et al. (2011)	Presión	→Serie de tiempo de sumersión →Duración de emersión continua, sumersión continua y sumersión intermitente	La ecuación hidrostática permite calcular la columna de agua de mar y entonces deducir los estados de emersión y sumersión.

Tabla 2. Principales ventajas y desventajas de las metodologías disponibles para cuantificar el régimen de sumersión en el intermareal rocoso.

Método	Ventajas	Desventajas	Costo Estimado (USD)
Inmersómetro	<ul style="list-style-type: none"> →El método más económico. →Cuenta con una validación empírica. 	<ul style="list-style-type: none"> →Se requiere una inspección visual in situ del aparato para obtener cada dato de sumersión. →No se obtiene información temporal sobre la sumersión (horarios y duraciones de eventos) →Fallas de funcionamiento en exposición a condiciones marinas por largos periodos (días). 	Los materiales para su construcción suman cerca de \$40 (Venegas et al. 2002)
Serie de temperatura	<ul style="list-style-type: none"> →Una única descarga de datos permite potencialmente caracterizar el patrón de sumersión durante un tiempo prolongado (semanas, meses). 	<ul style="list-style-type: none"> →Las unidades de ESL y AWR corresponden a alturas y no a tiempos de sumersión. →Independientemente de la frecuencia de muestreo de la temperatura, el ESL puede calcularse como máximo una vez para cada ciclo de marea (aprox. c/12 hrs). →Se esperaría que el ESL no pueda ser calculado en periodos de baja irradiación solar (noche) ni durante días fríos (otoño, invierno). →El ESL no podrá ser calculado si la sumersión es demasiado frecuente (el logger no alcanza a calentarse) o demasiado infrecuente (emersiones que duran más que la fase ascendente de mareas) 	Los materiales para confeccionar un logger biomimético de mitílido cuestan unos \$130 (Lima et al. 2011)
Serie de tiempo de presión	<ul style="list-style-type: none"> →La frecuencia de muestreo de presión es la misma frecuencia con que se obtienen los datos de la serie de tiempo de sumersión. →Desde series de sumersión pueden calcularse diferentes métricas de sumersión. 	<ul style="list-style-type: none"> →Compromiso entre frecuencia de adquisición de datos y frecuencia de descarga de datos en terreno. → Carece de una validación empírica. 	El logger de presión para agua de mar sugerido cuesta unos \$595 (http://www.onsetcomp.com/)

Tabla 3. Condiciones de marea y oleaje durante las observaciones visuales directas del régimen de sumersión, utilizadas para la validación del método telemétrico. La altura de marea corresponde a simulaciones mediante el software Tides 3.8 para la costa de Valparaíso (a 52km en línea recta de Las Cruces). Las series de tiempo para propiedades de oleaje fueron compradas a Buoyweather (<http://www.buoyweather.com>) y corresponden a predicciones retrospectivas (hindcast) del modelo global de olas NOAA's WAVEWATCH III, para un punto en mar abierto (33° 30'S, 72°W), a 34 km de la costa de Las Cruces. Las serie de tiempo de propiedades de oleaje original tiene un intervalo de 3 hrs por lo que los valores aquí presentados corresponden a interpolaciones lineales.

N°	Posición	Día (dd-mm-yyyy)	Hora de inicio de la observación	Duración de la observación (min)	Altura de marea (m)	Altura de ola (m)	Periodo de ola (s)	Dirección de ola (°)
1	Intermareal medio	02/02/2012	12:49:00	15	0,69	2,51	9,84	225,54
2	Intermareal medio	09/02/2012	13:37:00	15	1,01	2,60	17,45	289,85
3	Intermareal medio	10/02/2012	12:33:00	14	1,42	2,51	15,91	292,13
4	Intermareal bajo	01/02/2012	14:21:00	15	1,02	2,74	11,95	218,10
5	Intermareal bajo	02/02/2012	10:41:00	15	0,67	2,62	9,75	225,16
6	Intermareal bajo	02/02/2012	13:06:00	15	0,71	2,49	9,85	225,58
7	Intermareal bajo	06/02/2012	11:06:00	15	1,06	2,44	13,09	229,82
8	Intermareal bajo	06/02/2012	12:55:00	15	0,67	2,45	13,09	229,70
9	Intermareal bajo	06/02/2012	13:47:00	15	0,52	2,46	13,09	229,63
10	Intermareal bajo	09/02/2012	11:26:00	15	1,41	2,60	17,51	290,57
11	Intermareal bajo	09/02/2012	14:12:00	15	0,85	2,60	17,43	289,80
12	Intermareal bajo	10/02/2012	11:39:00	15	1,45	2,53	15,90	291,50
13	Intermareal bajo	10/02/2012	12:13:00	15	1,44	2,52	15,91	291,91

Tabla 4. Estadísticas de regresión lineal simple entre datos observados y datos estimados mediante el método telemétrico, para 6 métricas de sumersión. Se proporciona el coeficiente de determinación (R^2), el intercepto (b_0), el error estándar del intercepto (Sb_0), la pendiente (b_1) y el error estándar de la pendiente (Sb_1). Se somete a prueba tres hipótesis. Que el intercepto es igual a cero ($H_{01}:\beta_0=0$), que la pendiente es igual a cero ($H_{02}:\beta_1=0$) y que la pendiente es igual a uno ($H_{03}:\beta_1=1$). Se proporciona el valor de distribución de t-student (t) y el valor de probabilidad asociado (p). El número de pares de datos fue trece y los grados de libertad once

Métrica de sumersión	R^2	b_0	Sb_0	b_1	Sb_1	$H_{01}:\beta_0=0$		$H_{02}:\beta_1=0$		$H_{03}:\beta_1=1$	
						t	p	t	p	t	p
Porcentaje de sumersión	99,5	0,658	0,763	0,906	0,019	0,862	0,407	48,294	3,680E-14	-5,011	3,958E-04
Número de eventos de sumersión	95,9	0,340	4,236	0,869	0,054	0,080	0,937	15,958	5,931E-09	-2,408	0,035
Duración máxima de la emersión	99,1	-0,916	4,258	1,065	0,030	-0,215	0,834	35,474	1,074E-12	2,173	0,052
Duración promedio de la emersión	94,4	-2,608	4,829	1,335	0,093	-0,540	0,600	14,309	1,871E-08	3,590	0,004
Duración máxima de la sumersión	95,0	-1,959	0,926	1,238	0,082	-2,117	0,058	15,137	1,036E-08	2,909	0,014
Duración promedio de la sumersión	95,3	0,084	0,260	1,041	0,069	0,322	0,754	15,016	1,127E-08	0,586	0,570

Tabla 5. Promedio del error y promedio del error absoluto para seis métricas de sumersión evaluadas mediante el método telemétrico. Se entregan los errores en sus unidades originales y en porcentaje, estandarizando por el rango de variación de las observaciones directas en terreno.

Métrica de sumersión	Rango de variación en las observaciones directas (en terreno)	Promedio del error		Promedio del error absoluto	
		Unidades originales	Estandarizado	Unidades originales	Estandarizado
Porcentaje de sumersión	76,2%	-2,2%	-2,9%	2,6%	3,4%
Número de eventos de sumersión	105,0	-8,6	-8,2%	9,4	9,0%
Duración máxima de la emersión	319,6 seg	5,2 seg	1,6%	7,9 seg	2,5%
Duración promedio de la emersión	146,9 seg	6,8 seg	4,6%	8,4 seg	5,7%
Duración máxima de la sumersión	20,8 seg	0,3 seg	1,4%	1,3 seg	6,2%
Duración promedio de la sumersión	5,7 seg	0,2 seg	3,5%	0,4 seg	7,0%

Figures

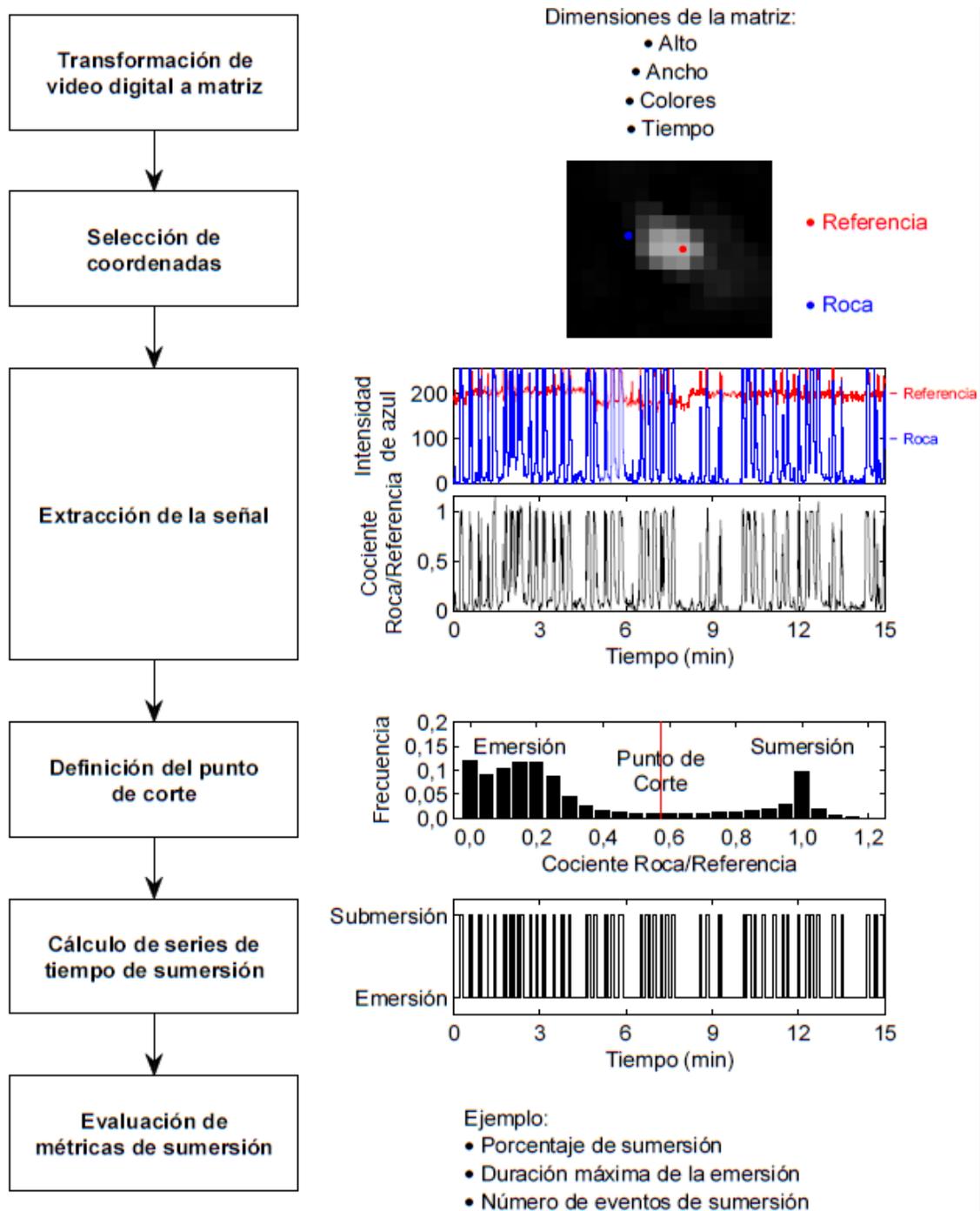


Figura 1. Método telemétrico para caracterización del régimen de sumersión en el intermareal rocoso a partir del procesamiento de imágenes de video. A la izquierda se muestran las etapas de principio a fin. A la derecha se ilustra o proporciona detalle de las etapas.

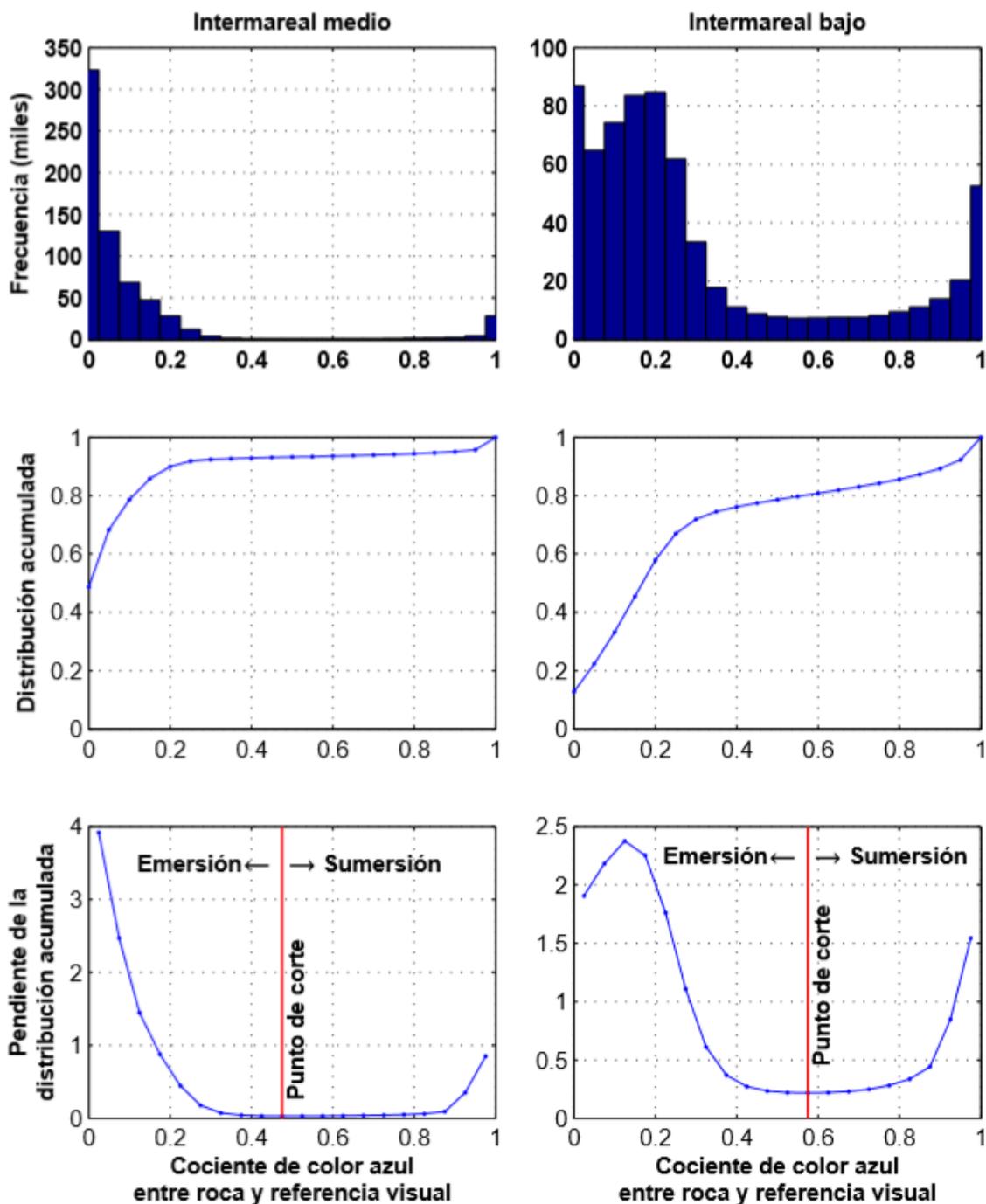


Figura 2: Ejemplo de cálculo del punto de corte entre emersión y sumersión, para la señal cociente de intensidad de color azul entre roca y referencia visual. Las gráficas para el intermareal medio están a la izquierda y para el intermareal bajo, a la derecha. Ocasionalmente la señal puede tomar valores ligeramente mayores a uno debido a que el color del agua de mar no es completamente homogéneo, pero para el cálculo del punto de corte se ocupan sólo valores de señal ≤ 1 . El punto de corte se elige como el mínimo de la pendiente de la distribución acumulada de la señal.

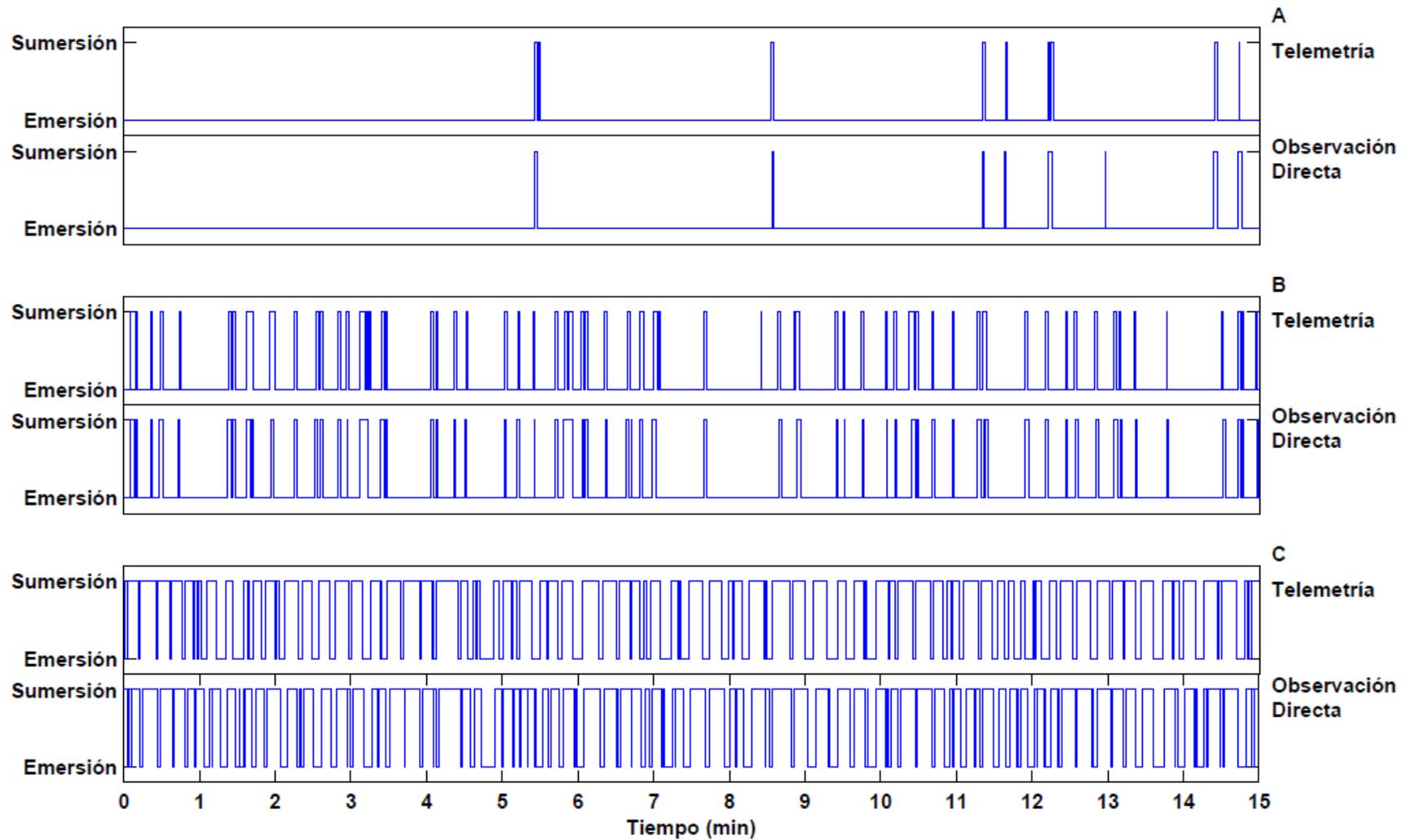


Figura 3. Ejemplos de comparación entre series de tiempo de sumersión obtenidas mediante el método telemétrico (arriba en cada panel) y las obtenidas por observación directa en terreno (abajo en cada panel).

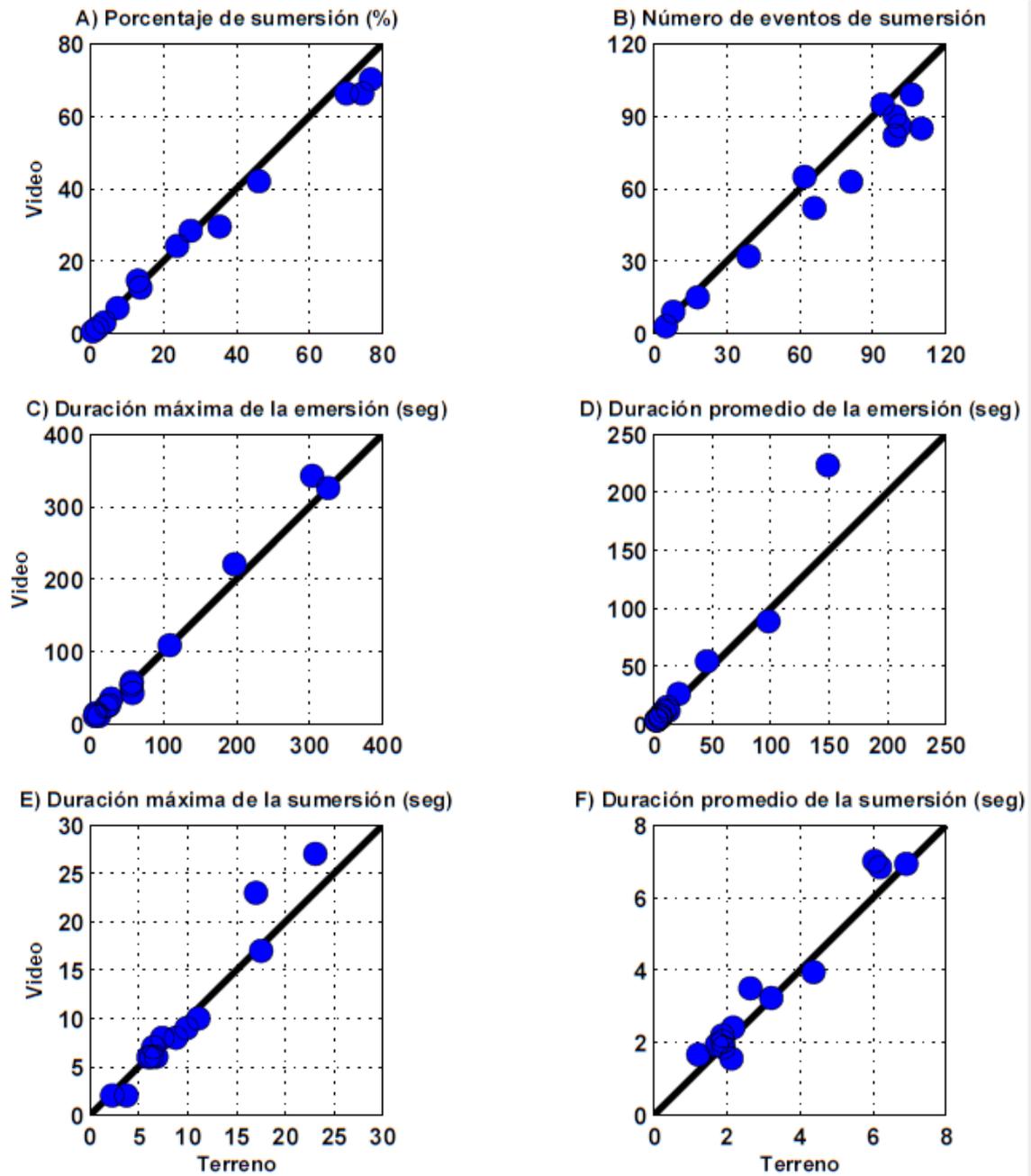


Figura 4. Gráficas de dispersión entre observaciones directas en terreno (eje x) y mediciones mediante el método telemétrico (eje y) para seis métricas de sumersión. Estas métricas fueron evaluadas para 13 intervalos de 14–15 minutos. La línea diagonal corresponde a la igualdad ($X=Y$).

Referencias

- Bayne, B. L., C. J. Bayne, T. C. Carefoot, and R. J. Thompson. 1976. The Physiological Ecology of *Mytilus californianus* Conrad. 2. 2. Adaptations to Low Oxygen Tension and Air Exposure. *Oecologia* **22**: 229-250.
- Belmadani, A., V. Echevin, F. Codron, K. Takahashi, and C. Junquas. 2014. What dynamics drive future wind scenarios for coastal upwelling off Peru and Chile? *Climate Dynamics* **43**: 1893-1914.
- Castilla, J. C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* **5**: 190-215.
- Connell, J. H. 1961a. Effects of Competition, Predation by *Thais lapillus*, and Other Factors on Natural Populations of the Barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* **31**: 61-104.
- . 1961b. The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. *Ecology* **42**: 710-723.
- . 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 169-192.
- Denny, M. W. 2007. Evaporation and condensation, p. 210-215. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- . 2014. *Biology and the Mechanics of the Wave-Swept Environment*. Princeton University Press.
- Denny, M. W., L. P. Miller, and C. D. G. Harley. 2006. Thermal stress on intertidal limpets: long-term hindcasts and lethal limits. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2420-2431.
- Denny, M. W., and R. T. Paine. 1998. Celestial mechanics, sea-level changes, and intertidal ecology. *The Biological Bulletin* **194**: 108-115.
- Dobrynin, M., J. Murawski, J. Baehr, and T. Ilyina. 2015. Detection and Attribution of Climate Change Signal in Ocean Wind Waves. *Journal of Climate* **28**: 1578-1591.
- Fitzhenry, T., P. M. Halpin, and B. Helmuth. 2004. Testing the effects of wave exposure, site, and behavior on intertidal mussel body temperatures: applications and limits of temperature logger design. *Marine Biology* **145**: 339-349.
- Garreaud, R. D., and M. Falvey. 2009. Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the southeast Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979–2006). *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984–2012) **114**.
- Gilman, S. E., C. D. G. Harley, D. C. Strickland, O. Vanderstraeten, M. J. O'donnell, and B. Helmuth. 2006. Evaluation of effective shore level as a method of characterizing intertidal wave exposure regimes. *Limnology and Oceanography-Methods* **4**: 448-457.
- González, R. C. 2002. *Digital image processing*. Upper Saddle River : Prentice Hall.
- Hand, S. C., and M. A. Menze. 2007. Desiccation stress, p. 173-177. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Harley, C. 2007. Zonation. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Harley, C. D. G. 2008. Tidal dynamics, topographic orientation, and temperature-mediated mass mortalities on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **371**: 37-46.

- Harley, C. D. G., and B. S. T. Helmuth. 2003. Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* **48**: 1498-1508.
- Helmuth, B. 1999. Thermal biology of rocky intertidal mussels: Quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology* **80**: 15-34.
- Helmuth, B. and others 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: Implications for climate change. *Ecological Monographs* **76**: 461-479.
- Helmuth, B., and K. R. Schneider. 2007. Heat and temperature, patterns of, p. 263-266. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Helmuth, B., L. Yamane, S. Lalwani, A. Matzelle, A. Tockstein, and N. Gao. 2011. Hidden signals of climate change in intertidal ecosystems: What (not) to expect when you are expecting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**: 191-199.
- Helmuth, B. S. T. 1998. Intertidal mussel microclimates: Predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs* **68**: 51-74.
- Hofmann, G. 2007. Cold stress, p. 148-150. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Holman, R. A., A. H. Sallenger, T. C. Lippman, and J. W. Haines. 1993. The application of video imageprocessing to the study of nearshore processes. *Oceanography* **6**: 78-85.
- Holman, R. A., and J. Stanley. 2007. The history and technical capabilities of Argus. *Coastal Engineering* **54**: 477-491.
- Holthuijsen, L. H. 2007. *Waves in Oceanic and Coastal Waters*. Cambridge University Press.
- Iacarella, J. C., and B. Helmuth. 2012. Body temperature and desiccation constrain the activity of *Littoraria irrorata* within the *Spartina alterniflora* canopy. *Journal of Thermal Biology* **37**: 15-22.
- Kennedy, V. S. 1976. Desiccation, higher temperatures and upper intertidal limits of three species of sea mussels (Mollusca: Bivalvia) in New Zealand. *Marine Biology* **35**: 127-137.
- Lima, F. P., N. P. Burnett, B. Helmuth, N. Kish, K. Aveni-Deforge, and D. S. Wethey 2011. Monitoring the Intertidal Environment with Biomimetic Devices, p. 499-522. *In* M. Cavrak [ed.], *Biomimetic Based Applications*. InTech.
- Lima, F. P., and D. S. Wethey. 2009. Robolimpets: measuring intertidal body temperatures using biomimetic loggers. *Limnology and Oceanography-Methods* **7**: 347-353.
- Martone, P. T., M. Alyono, and S. Stites. 2010. Bleaching of an intertidal coralline alga: untangling the effects of light, temperature, and desiccation. *Marine Ecology Progress Series* **416**: 57-67.
- Matzelle, A. J., G. Sara, V. Montalto, M. Zippay, G. C. Trussell, and B. Helmuth. 2015. A bioenergetics framework for integrating the effects of multiple stressors: Opening a 'black box' in climate change research. *American Malacological Bulletin* **33**: 150-160.
- Mislan, K. A. S., C. A. Blanchette, B. R. Broitman, and L. Washburn. 2011. Spatial variability of emergence, splash, surge, and submergence in wave-exposed rocky-shore ecosystems. *Limnology and Oceanography* **56**: 857-866.

- Mislan, K. A. S., D. S. Wethey, and B. Helmuth. 2009. When to worry about the weather: role of tidal cycle in determining patterns of risk in intertidal ecosystems. *Global Change Biology* **15**: 3056-3065.
- Navarrete, S. A. and others 2015. Tumbling under the surf: wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. *Marine Ecology Progress Series* **520**: 101-121.
- Newell, R. C. 1973. Factors Affecting the Respiration of Intertidal Invertebrates. *American Zoologist* **13**: 513-528.
- Rhein, M. and others 2013. Observations: Ocean. *In* T. F. Stocker et al. [eds.], *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Ricketts, E. F., and J. Calvin. 1939. *Between Pacific tides*. Stanford, Calif. : Stanford University Press.
- Sokolova, I. M., and H. O. Portner. 2001. Physiological adaptations to high intertidal life involve improved water conservation abilities and metabolic rate depression in *Littorina saxatilis*. *Marine Ecology Progress Series* **224**: 171-186.
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: Optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 780-789.
- . 2012. The Physiology of Global Change: Linking Patterns to Mechanisms. *Annual Review of Marine Science*, Vol 4 **4**: 39-61.
- Stillman, J. H., and G. N. Somero. 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): Correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *Journal of Experimental Biology* **199**: 1845-1855.
- Stillman, J. H., and G. N. Somero. 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* **73**: 200-208.
- Stockdon, H. F., R. A. Holman, P. A. Howd, and A. H. Sallenger Jr. 2006. Empirical parameterization of setup, swash, and runup. *Coastal Engineering* **53**: 573-588.
- Tapia, F. J., and S. A. Navarrete. 2010. Spatial patterns of barnacle settlement in central Chile: Persistence at daily to inter-annual scales relative to the spatial signature of physical variability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **392**: 151-159.
- Van Der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research* **56**: 85-102.
- Van Koningsveld, M. and others 2007. A critical review of the CoastView project: Recent and future developments in coastal management video systems. *Coastal Engineering* **54**: 567-576.
- Venegas, R. M., S. A. Navarrete, and G. R. Finke. 2002. A simple and inexpensive device to measure immersion times in wave exposed shores *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**: 1023-1026.
- Wang, D., T. C. Gouhier, B. A. Menge, and A. R. Ganguly. 2015. Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change. *Nature* **518**.
- Wethey, D. S. 2002. Biogeography, competition, and microclimate: The barnacle *Chthamalus fragilis* in New England. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 872-880.

- Wethey, D. S., L. D. Brin, B. Helmuth, and K. A. S. Mislán. 2011. Predicting intertidal organism temperatures with modified land surface models. *Ecological Modelling* **222**: 3568-3576.
- Wieters, E. A., A. Medrano, and G. Quiroga. 2013. Spatial variation in photosynthetic recovery of intertidal turf algae from acute UVB and temperature stress associated with low tides along the central coast of Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **449**: 340-348.
- Willmott, C. J., and K. Matsuura. 2005. Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance. *Climate Research* **30**: 79-82.
- Wright, J., A. Colling, and D. Park. 1999. Chapter 2 - Tides, p. 50-86. *In* T. O. U. C. Team [ed.], *Waves, Tides and Shallow-Water Processes*. Butterworth-Heinemann.

CAPÍTULO II

III. Más allá de la marea: Caracterización empírica de regímenes de sumersión para organismos intermareales de ambientes expuestos al oleaje

Resumen

A pesar de la relevancia de los regímenes de sumersión sobre la eco-fisiología de los organismos que habitan el intermareal, nuestro conocimiento de estos regímenes para las costas expuestas al oleaje es insuficiente debido al escaso registro empírico y a las limitaciones de las metodologías utilizadas. En este capítulo se utilizó el método telemétrico, desarrollado en el capítulo 1, para caracterizar el régimen de sumersión del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central en sus niveles medio y bajo, dónde se observa la zona de mitílidos y el límite superior de algas laminariales, respectivamente. Además se exploró, mediante modelación estadística, la influencia de la altura de la marea y la ola sobre el porcentaje de sumersión y la ocurrencia de emersiones prolongadas. También se realizó, en la medida que las publicaciones disponibles lo permitían, una comparación geográfica de regímenes de sumersión entre diferentes costas expuestas al oleaje. Los resultados indican que en el intermareal rocoso de Chile central los organismos experimentan, en promedio, porcentajes de sumersión relativamente bajos y emersiones de duración poco prolongada, debido a la ocurrencia de numerosos pero breves eventos de sumersión durante la mayor parte del tiempo. Notablemente, los resultados muestran que gran parte de la zona intermareal de Chile central, desde las bandas característicamente identificadas como ‘intermareal bajo’, se encuentran por sobre el límite de las mareas más altas. Esto significa que los organismos “intermareales” de Chile central son estrictamente dependientes del oleaje para su subsistencia. A pesar de que la naturaleza intermitente de la sumersión indica que las olas son la causa primaria de la sumersión, los modelos estadísticos muestran que la altura de marea modula fuertemente el régimen de sumersión. Sin embargo, la incorporación de la altura de ola permite aumentar la calidad de la reconstrucción del régimen de sumersión, en especial cuando la altura de ola se desvía del valor promedio. El régimen de sumersión del intermareal de la costa de Chile central presentó diferencias cualitativas con respecto a lo publicado para la costa oeste de USA. Se discute la importancia de la caracterización de regímenes de sumersión para el diseño e interpretación de experimentos fisiológicos. También se discuten las posibles aplicaciones de los modelos de sumersión para identificar factores que determinan patrones ecológicos y para anticipar consecuencias ecológicas del cambio climático.

Abstract

Despite the relevance of submersion regimes on eco-physiology of organisms inhabiting the intertidal zone, our knowledge of these regimes at wave exposed coasts is insufficient due to the limited empirical record and the limitations of the used methodologies. In this chapter, we used the remote sensing method developed in Chapter 1, to characterize the submersion regime of wave exposed rocky shores from central Chile at the mid and low intertidal zone, where the mussels zone and the upper limit of kelp is observed, respectively. In addition, the influence of the height of tide and wave on the percentage of submersion and the occurrence of prolonged emersion was explored through statistical modeling. We also performed, to the extent that available publications allowed it, a geographical comparison of submersion regimes among different wave exposed coasts. The results indicate that at the coast of central Chile, rocky intertidal organisms experience, on average, relatively low percentages of submersion and low emersion duration, due to the occurrence of numerous but brief submersion events during most of the time. Notably, the results show that much of the intertidal zone of central Chile, from the bands typically identified as 'low intertidal' are above the limit of the highest tides. This means that the "intertidal" organisms from central Chile strictly depend of waves to survive. Although the intermittent nature of the submersion indicates that the waves are the primary cause of submersion, the statistical models show that tidal height strongly modulates the submersion regime. However, the incorporation of wave height increases the quality of the reconstruction of the submersion regime, especially when the wave height deviates from the average value. The submersion regime of intertidal rocky shores from central Chile presented qualitative differences from what was published for the west coast of USA. The importance of characterization of submersion regimes for the design and interpretation of physiological experiments is discussed. The possible applications of models of submersion regime to identify factors that determine ecological patterns and for anticipating ecological consequences of climate change are also discussed.

Introducción

Los organismos que habitan la interface mar-tierra alternan entre la sumersión en el agua marina y la exposición al aire o emersión con una periodicidad regular y predecible que depende del ciclo de mareas del lugar (Finke et al. 2007), pero que puede ser fuertemente modificada por el alcance de las olas. Este ambiente de interface mar-tierra y sus comunidades reciben, por razones históricas, la denominación de intermareales, aún cuando por efecto del oleaje puedan expandirse por sobre la línea de más altas mareas (Levinton 2001). El intermareal rocoso es probablemente el ambiente dónde más notoriamente pueden observarse patrones de zonación o distribución de organismos formando bandas horizontales que se reemplazan unas a otras a través de un gradiente ambiental, en este caso de exposición aérea (Barnes and Hughes 1988; Harley 2007). En consecuencia, los investigadores suelen dividir el intermareal en zona alta, media y baja dependiendo de las bandas de zonación que observan (Castro 2007). Algunas bandas de zonación son casi “universales” como por ejemplo la dominación del sustrato por bosques densos de algas en el intermareal bajo y la presencia de una banda de cirripedios en el límite entre el intermareal medio y alto (Castro 2007; Townsend 2012). Una banda de zonación que también es frecuente, pero no universal, es la de mitílidos, que se encuentra entre la banda de cirripedios y la de bosques de algas.

La notoriedad de estos patrones de zonación y la facilidad de manipulación en distancias reducidas, ha originado una gran cantidad de estudios experimentales sobre el efecto de estrés ambiental sobre la fisiología, ecología, límites de distribución y evolución de tolerancias fisiológicas (Tomanek and Helmuth 2002). Paradójicamente, muy pocos estudios han cuantificado los regímenes de exposición aérea que

efectivamente experimentan estos organismos. Dadas las dificultades de cuantificar regímenes de sumersión en este ambiente, históricamente se han usado simplemente las referencias a las alturas de marea predichas para el lugar de estudio (sin considerar oleaje), o posiciones verticales relativas en el intermareal. Esta omisión no necesariamente invalida las conclusiones de dichos estudios, pero ciertamente cuestiona el realismo de las condiciones ambientales recreadas en muchos estudios de laboratorio, y también restringe la construcción de modelos predictivos sobre, por ejemplo, las proyecciones de respuestas a cambio climático de estos organismos.

Puesto que la cuantificación de regímenes de sumersión en zonas expuestas al oleaje no es una tarea fácil, se han propuesto algunas aproximaciones alternativas a la medición directa y que permiten una clasificación general de tipos de regímenes de sumersión. Por ejemplo, combinando el ciclo de mareas y modelos de predicción de oleaje, Bird et al. (2013) crearon un modelo muy simple que predice variaciones del nivel del mar a partir de la suma de estos modelos sinusoidales. Luego, usando bases de datos globales de mareas de TOPEX/POSEIDON y de altura significativa del oleaje satelital, categorizaron las costas del mundo en tres grandes tipos: Dominadas por marea, dominadas por oleaje y co-dominadas por estos dos procesos. Líneas de costa dominadas por marea serían aquellas en que la amplitud de marea es considerablemente mayor a la altura del oleaje significativo que se observa más de 50% del tiempo. Estas líneas de costa dominadas por marea corresponden a la definición clásica de intermareal (Lewis 1964; Stephenson and Stephenson 1972), donde los organismos que la habitan experimentan alternadamente estados de emersión continua, y sumersión continua determinados por la altura del intermareal en que se encuentran y el ciclo de marea imperante (Finke et al. 2007), mientras que la sumersión intermitente, causada por oleaje, sería de escasa duración. En estas costas se generó una nomenclatura de

referencia de alturas de marea (e.g. MLLW) que fue usada por varias décadas en la gran mayoría de los trabajos de ecología intermareal desarrollados en todo el mundo, independientemente del tipo de costa y de su real aplicabilidad. Líneas de costa dominadas por ola serían aquellas donde la altura de la ola es considerablemente mayor al rango de mareas. De acuerdo al análisis de Bird et al. (2013), en las líneas de costa dominadas por oleaje se presentarían tres zonas distintivas: a) una zona más alta, llamada zona emergente, donde los organismos experimentan alternadamente emersión continua o sumersión intermitente b) una zona intermedia, llamada zona de olas, donde los organismos experimentan solamente sumersión intermitente y c) una zona inferior donde los organismos alternan entre sumersión continua y sumersión intermitente. Líneas de costa co-dominadas por mareas y olas serían aquellas en que la amplitud de mareas es similar a la altura de ola, como ocurre por ejemplo a lo largo de gran parte de las costas templadas del Pacífico de América del norte y sur (ver Fig. 3 en Bird et al. 2013). En estas costas se manifestarían la zona emergente y la zona inferior, pero no la zona intermedia. El análisis de Bird et al. (2013) es ciertamente muy útil para distinguir entre los variados y contrastantes regímenes de sumersión “intermareal” presentes en las costas del mundo y que desafían las clasificaciones tradicionales (e.g. Lewis 1964; Ricketts and Calvin 1939; Stephenson and Stephenson 1972). Pero este tipo de aproximación no permite la cuantificación de un régimen de sumersión para ningún lugar en particular, por ejemplo, no es posible estimar la duración máxima de la emersión o el porcentaje de sumersión.

Algunas soluciones para la cuantificación de regímenes de sumersión han sido propuestas en los últimos años. Harley and Helmuth (2003) utilizaron series de tiempo de temperatura en el intermareal para calcular el nivel efectivo de costa (o Effective Shore Level, ESL). El ESL de una determinada posición intermareal es la altura de

marea predicha al momento de su primera sumersión durante el ascenso de la marea. Este momento es identificado por bruscos descensos de temperatura en el registro de temperatura intermareal que se obtiene con un termistor anclado al intermareal. Gilman et al. (2006) propusieron el ascenso promedio de olas (Average Wave Run-up, AWR) como una manera de realizar comparaciones entre 10 sitios a lo largo de la costa del océano Pacífico en USA y con diferentes amplitudes de marea. El AWR es la diferencia entre la altura vertical absoluta de costa (Absolute Shore Level, ASL) y el promedio del ESL. Los trabajos de Harley and Helmuth (2003) y Gilman et al. (2006) muestran la utilidad de las series de temperatura intermareal para comparar el grado de exposición al oleaje entre sitios y cómo pueden ser usados para explicar patrones de distribución de especies. Sin embargo estas publicaciones no proporcionan métricas de sumersión (por ejemplo tiempos de emersión/sumersión).

Un método que permite la cuantificación de diferentes aspectos del régimen de sumersión y no solamente tiempos acumulados (Venegas et al. 2002) es el propuesto por Mislan et al. (2011), el que utiliza registros frecuentes (cada dos minutos) de presión en el intermareal registradas con un sensor de presión con capacidad de almacenamiento de datos. Usando registros de 30 días, los autores caracterizaron el régimen de sumersión en 10 sitios de la costa oeste de USA, cuantificando la duración de la sumersión intermitente y de la emersión y sumersión continuas (> 30 min continuados). Sin embargo, como se discutió en el capítulo anterior, este método presenta algunas limitaciones relacionadas principalmente con la baja frecuencia de registros (limitado por la capacidad de memoria del sensor), lo que impide capturar algunos pulsos de sumersión producidos por olas y que pueden ser importantes en zonas expuestas al oleaje tanto para estimar correctamente la horas de emersión, como para cuantificar exposición a altas temperaturas. Por estas razones, aquí se decidió usar la

técnica de telemetría por procesamiento de imágenes descrita en el capítulo anterior, para caracterizar simultáneamente los regímenes de sumersión en dos bandas o zonas intermareales características de la costa expuesta al oleaje de Chile central, la zona de *Lessonia spicata*, típicamente descrita como la “zona intermareal baja” y la zona de mitílicos *Perumytilus purpuratus*, típicamente descritas como la “zona intermareal media” (Castilla 1981; Santelices 1990).

En las costas expuestas al oleaje de Chile central, que corresponde a una costa co-dominada por oleaje y mareas de acuerdo al análisis de Bird et al. (2013), se ha desarrollado un gran número de estudios ecológicos y fisiológicos (Castilla 1981; Fernandez et al. 2000; Santelices 1990; Thiel et al. 2007), pero no existe una caracterización cuantitativa del régimen de sumersión dominante al cual estos organismos están expuestos. Análisis basados en predicciones de mareas y observaciones puntuales sugieren que estos organismos pueden estar expuestos a condiciones extremas de estrés térmico debido a que bajos valores de marea durante el mediodía de verano los expondría a elevados valores de radiación solar y temperatura del aire (Finke et al. 2009; Finke et al. 2007; Rojas et al. 2000; Soto and Bozinovic 1998). Ignorando el rol del oleaje no es posible proyectar estos estudios a las condiciones de mediano-largo plazo que experimentan o experimentarán estos organismos en el futuro. Los objetivos de este capítulo son entonces: (1) Caracterizar el patrón de sumersión de zonas características del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central mediante la técnica de telemetría. (2) Modelar la influencia conjunta de las mareas y del oleaje en el régimen de sumersión experimentado a estas zonas intermareales características y (3) Comparar los regímenes de sumersión medidos con la información disponible para otras regiones geográficas del mundo.

Materiales y Métodos

1. Sistema de estudio

La investigación se realizó en una plataforma rocosa directamente expuesta a la acción del oleaje en Las Cruces, Chile Central (33°30'S, 71°38'W), al interior del área marina costera protegida de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM), Pontificia Universidad Católica de Chile (UC). Nuestro foco de estudio se centró en dos bandas o zonas características del sistema litoral expuesto al oleaje de Chile central, una banda dominada por el mitílido *Perumytilus purpuratus* que representa la zona “intermareal media”, y otra banda dominada por el alga laminaral *Lessonia spicata* (*ex nigrescens*) que caracteriza la zona “intermareal baja” (Castilla 1981; Santelices 1990).

Estas bandas o zonas intermareales se han usado como referencia para un gran número de trabajos ecológicos desarrollados en la costa de Chile (Castilla 1981; Castilla and Paine 1987; Fernandez et al. 2000; Santelices 1990). Las especies características, *P. purpuratus* y *L. spicata*, son de gran importancia ecológica ya que son los competidores dominantes por sustrato primario en el intermareal medio (Castilla and Durán 1985; Navarrete and Castilla 2003; Paine et al. 1985) y bajo (Santelices 1980; Santelices and Ojeda 1984) de Chile central. Además, ambas especies proveen hábitat a numerosas otras especies de invertebrados y algas en el intermareal medio (Castilla et al. 1989; Prado and Castilla 2006) y bajo (Cancino and Santelices 1984; Vasquez and Santelices 1984).

2. Referencias visuales

En el sitio de estudio se anclaron a la roca, mediante tornillos de acero inoxidable, dos referencias visuales de plástico de 20*20cm y 2 mm de grosor y de un color blanco que contrastan con la roca oscura. Estas referencias se instalaron en la zona dominada por *P. purpuratus* y en el límite superior de distribución *L. spicata*. La altura absoluta

(ASL) de las referencias visuales se midió con un nivelador laser con respecto a una cota de marea instalada por el Servicio Hidrográfico y Oceanográfico (SHOA) de la Armada de Chile el año 2012 (Cota CF-1, al interior del ECIM). Esta cota de referencia está medida desde el nivel de reducción de sondas, mismo nivel que es ocupado en Chile para medir y pronosticar el nivel de marea.

A lo largo de este trabajo la denominaciones zona de *P. purpuratus*, zona de mitílidos e intermareal medio son equivalentes, pero se emplean para enfatizar diferentes consecuencias del régimen de sumersión. Lo mismo ocurre para el límite superior de *L. spicata*, que es denominada también límite superior de algas laminariales e intermareal bajo.

3. Adquisición y procesamiento de imágenes de video

La adquisición de las imágenes de video se realizó durante el mes de febrero de 2012. La cámara de video (IP Vivoteck 7160) fue instalada frente del área de estudio, aprovechando un punto elevado en el techo de un edificio a 85 m de la plataforma. Se utilizó una tasa de adquisición de una imagen por segundo, entre las 10:00 y las 17:00 de cada día, pero los videos se dividieron en bloques de quince minutos para reducir el tamaño de los archivos.

Se programó una adquisición de 203 horas de video (Apéndice A). Fallas en la adquisición de videos generó una pérdida de 1,9 horas (0,94%) de grabación y las obstrucciones a las referencias visuales generaron una pérdida de 1,3 horas (0,65%) de grabación (Apéndice B).

Las imágenes de los videos fueron analizadas siguiendo el método telemétrico para la obtención de series de tiempo de sumersión. El método telemétrico fue validado satisfactoriamente en el capítulo 1 de esta tesis, dónde se encuentran también los detalles del método. A modo de síntesis, el procesamiento de imágenes aprovecha el

contraste de color entre la referencia visual blanca y la roca oscura, gradiente que se reduce o anula cuando la referencia visual queda sumergida.

Los vacíos de corta duración ($< 22\text{min}$) en la serie de tiempo de sumersión, generados por pérdidas de imágenes (Apéndice B) fueron reconstruidos por interpolación desde la frecuencia y la duración promedio de los eventos de sumersión en los primeros minutos de los dos segmentos de información adyacentes. De esta manera se interpolaron 1,7 horas de información, que representan 0,87% de las 201,6 horas de grabación usadas en los análisis.

4. Métricas de sumersión

El régimen de sumersión para cada zona de estudio fue caracterizado con 8 métricas distintas: 1) ‘porcentaje de sumersión’, que corresponde al tiempo acumulado de sumersión evaluado imagen a imagen y expresado como porcentaje respecto al intervalo de tiempo analizado (mes, día), 2) ‘emersión máxima’, que corresponde a la máxima duración entre los eventos de emersión ocurridos durante la ventana diaria de observación. 3) ‘sumersión máxima’, correspondiente a la máxima duración entre los eventos de sumersión en la ventana diaria, 4) ‘tasa de sumersión’ correspondiente al número de eventos observados dentro de la ventana diaria de observación 5) ‘periodo de sumersión’, calculado como el intervalo de tiempo promedio entre eventos consecutivos de sumersión 6) ‘sumersión continua’, correspondiente al tiempo acumulado de eventos de sumersión iguales o mayores a 15 min durante la ventana diaria de observación 7) ‘emersión continua’, correspondiente al tiempo acumulado de eventos de emersión iguales o mayores a 15 min y 8) ‘sumersión intermitente’, correspondiente al tiempo total en que eventos de emersión y de sumersión no superaron los 15 min. En la costa oeste de USA Mislán et al. (2011) utilizaron una ventana de tiempo de 30min para calcular estas 3 últimas métricas del régimen de

sumersión. Nosotros escogimos una ventana de 15min porque eventos de emersión de 30min o más fueron muy escasos.

A primera vista puede parecer que la emersión máxima y la emersión continua caracterizan un mismo componente del régimen de emersión. Sin embargo, la emersión máxima es la duración del más largo de los eventos de emersión ocurridos en un día, mientras que la emersión continua, es la suma de las duraciones de todos los eventos de emersión que sobrepasaron un cierto umbral (arbitrario) de duración. En forma similar, el porcentaje de sumersión y la sumersión continua miden distintos aspectos del régimen de sumersión.

5. Modelos estadísticos para predecir métricas de sumersión

Aunque se observó una señal de las mareas en el régimen de sumersión, no fue posible estimar ninguna métrica relevante de sumersión solamente a través de predicciones de altura de mareas pues gran parte del “intermareal” está desplazada por sobre los niveles más altos de mareas. Por ello, aquí desarrollamos modelos estadísticos basados en marea y oleaje para predecir dos importantes aspectos de la sumersión, el porcentaje de sumersión y la exposición a emersiones prolongadas.

Datos de altura de mareas cada 10 min fueron obtenidos mediante el software Tides 3.8 (Lotus 2000) para la estación de mareas de Valparaíso, a 52 km de distancia (en línea recta) de Las Cruces. Series de tiempo de altura de oleaje se compraron a Buoyweather (<http://www.buoyweather.com>) y corresponden a modelaciones retrospectivas (hindcasts) de la altura de ola significativa cada 3 h para un punto en un nodo a los 33° 30'S, 72°W, a 34 km de la costa de Las Cruces. Estos datos provienen del modelo global de olas, NOAA's WAVEWATCH III y han sido ‘validados’ para Las Cruces, para altura máxima y dirección de oleaje, usando una serie de tiempo de oleaje medido in situ a 1 Km de nuestro sitio de estudio (Tapia et al. 2014)

Se realizó un análisis de regresión entre el porcentaje de sumersión para intervalos de 30 min y la altura de marea y ola a las 12:00 y 15:00, los dos, horarios de la serie de oleaje que coinciden con la ventana grabación de imágenes. De esta manera se generaron 58 observaciones de nivel de marea, altura de ola y porcentaje de sumersión medido teleméricamente, para cada una de las dos zonas intermareales estudiadas. Dada la forma no lineal de la relación entre el porcentaje de sumersión observado y el nivel de marea, se usó un análisis de regresión no-lineal tipo ‘piecewise regression’ (Ryan and Porth 2007). Los residuos de esta regresión fueron entonces regresionados con la altura de la ola usando una regresión lineal simple por el método de mínimos cuadrados. De esta manera, se obtuvieron dos modelos estadísticos para predecir el porcentaje de sumersión: Un modelo solamente a partir de la altura de marea y un modelo a partir de alturas de marea y ola.

Puesto que durante el periodo de estudio los eventos de emersión prolongados (ej. horas) fueron relativamente escasos, en especial para el intermareal medio, no fue posible generar modelos estadísticos confiables para predecir la duración de la emersión máxima. Sin embargo, sí fue posible modelar la emersión continua (sumatoria de todos los eventos sobre un cierto umbral), a través de análisis de regresión logística binaria (Agresti 2002a) incluyendo como predictores el nivel de marea y la altura de ola, por separado o en forma conjunta. Para el caso del intermareal medio, la serie de tiempo fue dividida en intervalos de 15min, que se clasificaron como emersión continua si ninguno de los frames (900 imágenes aproximadamente) correspondía a sumersión. De esta manera se utilizaron 807 datos de estado de emersión (emersión continua vs otros estados). En el caso del intermareal bajo, la emersión continua no pudo ser modelada en escala de 15min, debido a la escasez de eventos de emersión de tal magnitud. Por ello, se realizó el mismo análisis que para el intermareal medio, pero ocupando una ventana

de tiempo de sólo 5min. Puesto que al elegir un punto de corte en una variable continua para discriminar entre estados binarios (emersión continua versus otros estados), se genera un compromiso entre la sensibilidad (correcta clasificación del evento positivo, emersión continua) y la especificidad (correcta clasificación del evento negativo), se utilizó la curva ROC para seleccionar un puntaje de corte que permitiera una adecuada discriminación entre estas condiciones (Agresti 2002b). El punto de corte seleccionado con nuestros datos implica una tasa de falsos positivos de 10%, (equivalente a una especificidad de 90%). El número de eventos positivos predichos por día se multiplicó por el tamaño de la ventana de tiempo del análisis para generar la suma diaria de los eventos de emersión con duración igual o mayor a 15min (intermareal medio) o igual o mayor a 5min (intermareal bajo) y fueron contrastados con las observaciones de telemetría para ambas zonas intermareales. Al igual que para el porcentaje de sumersión, se comparó un modelo solamente con nivel de marea y otro con altura de marea y ola. Sin embargo, en el modelo múltiple la interacción entre marea y ola resultó estadísticamente significativa y no las variables por separado de manera que el modelo logístico múltiple tiene sólo una pendiente correspondiente a la interacción entre nivel de marea y altura de ola.

Los modelos estadísticos generados proporcionan predicciones en escalas de minutos: el porcentaje de sumersión en un intervalo de 30min y la probabilidad de ocurrencia de una emersión de una emersión de 15min. Sin embargo, ecológicamente estas variables pudieran ser más relevantes a escala diaria. A través de la integración a lo largo del día, de las predicciones en escala de minutos de estos modelos, se realizó una reconstrucción estadística del porcentaje diario de sumersión y de la emersión continua diaria. El desempeño de estos modelos para la realización de estas predicciones en escala diaria, se evaluó mediante el promedio del error como un

indicador de sesgo (Helmuth et al. 2011; Lima and Wethey 2009) y el promedio del error absoluto como indicador de la magnitud de los errores (Helmuth et al. 2011; Willmott and Matsuura 2005). En el caso de la emersión continua diaria, se calculó además el grado de subestimación de la máxima emersión continua, como una manera de evaluar la capacidad de los modelos para predecir emersiones extremas.

La mayoría de los análisis estadísticos se realizaron en Minitab y MATLAB. Las regresiones no lineales (piecewise regressions) se realizaron en SAS (Statistical Analysis System).

Resultados

1. Caracterización empírica del régimen de sumersión

La altura absoluta (ASL) de la referencia visual en la zona de *P. purpuratus* fue de 2,20 m, mientras y en el límite superior de *L. spicata* fue de 1,71 m, medidas desde el nivel de reducción de sondas (Fig. 1E). Así, la banda característica de mitílidos de la “zona intermareal media” se encuentra 26 cm por sobre la más alta de las predicciones de marea (1.94m) en 30 años y el límite superior de algas laminariales, o “intermareal bajo”, a 18cm por sobre el promedio de la marea máxima diaria (MHHW=1,53m). Solamente el 1,2% del tiempo, entre 1990 y 2020, el nivel de marea predicha sobrepasa el límite superior de estas algas laminariales.

El porcentaje de sumersión, detectado mediante procesamiento de imágenes, para todo el periodo de estudio (29 días) fue de 9,4% en la zona de mitílidos y 24,4% para el límite superior de algas laminariales (Tabla 1). El rango para la variación entre días fue de 0,0 a 31,2% y de 0,3 a 58,8% en la zona de *P. purpuratus* y *L. spicata*, respectivamente. Los eventos de sumersión producidos por el oleaje se caracterizaron por su breve duración (el promedio mensual de la sumersión máxima fue 8s y 23s para zona de *P. purpuratus* y el límite superior de *L.spicata*, respectivamente), pero con una

alta tasa de ocurrencia (153 h^{-1} y 225 h^{-1} para el intermareal medio y bajo, respectivamente). Es decir, durante el periodo de observación se registró un evento de sumersión cada 24 s o cada 16 s en el intermareal medio y bajo, respectivamente. El promedio de la emersión máxima fue de 58min para el intermareal medio y de 18min para el intermareal bajo. Sin embargo la emersión máxima alcanzó a 6h 26 min para zona de mitílidos y 3h 30min en el límite superior de algas laminariales (Tabla 1).

Durante el periodo de estudio no ocurrió sumersión continua (periodos de más de 15 min) (Fig 1C,D, Tabla 1) mientras que la sumersión intermitente ocupó el 80,8% del tiempo para zona de mitílidos y a el 94,4% del tiempo en el límite superior de algas laminariales. El resto del tiempo (19,2 y 5,5%) estas zonas se encontraron en emersión continua. Un 38% de los días no se registró emersión continua para la zona del intermareal medio y un 69%, en el caso del intermareal bajo (Fig. 1C,D).

2. Modelos estadísticos para predecir métricas de sumersión

A pesar de que las dos zonas del ‘intermareal’ elegidas se encuentran total o casi totalmente por sobre la línea más alta de marea, i.e. la sumersión se produce total o casi exclusivamente por olas, el patrón temporal de sumersión exhibió un claro ciclo mareal (Fig. 1), con niveles altos de sumersión asociados a mayores alturas de marea y niveles bajos de sumersión asociados a bajas altura de marea. La relación entre porcentaje de sumersión y altura de marea fue de tipo no lineal en ambas zonas intermareales (Fig 2A,B), con una relación débil o casi inexistente a alturas de marea baja y una relación de tipo lineal mucho más fuerte por sobre un cierto umbral de marea. Consecuentemente, la regresión no-lineal tipo piecewise generó buen ajuste a los datos de sumersión (Figura 2, Tabla 2). Los residuos de esta regresión no lineal entre porcentaje de sumersión y altura de marea, tanto por debajo como por sobre el quiebre en la relación, mostraron relaciones lineales positivas y significativas con la altura de la ola (Fig. 2, Tabla 2).

Durante el periodo de estudio se registraron 30.931 eventos de emersión para el intermareal medio y 45.305, para el intermareal bajo, pero de éstos sólo un 0,15% y 0.05% superó los 15min de duración, respectivamente. Esto se debe a que la ocurrencia de emersiones prolongadas estuvo asociada a la coincidencia entre bajas alturas de marea y bajas alturas de oleaje (Fig. 1), condiciones que durante el periodo de estudio fueron relativamente escasas. Esto significó que el modelo desarrollado para predecir porcentajes de sumersión no fue adecuado para predecir eventos de emersión prolongada. Por ello desarrollamos modelos logísticos en donde la ocurrencia de un evento de emersión continua (ventanas de 15 min en zona *P. purpuratus* y de 5min en zona *L. spicata*) se consideró como un evento positivo. Ambos modelos de regresión logística (mareas e interacción entre marea y ola) fueron estadísticamente significativos para ambas zonas intermareales. Sin embargo, la prueba de bondad de ajuste Hosmer-Lemeshow, el criterio de información de Akaike (AIC) y el área bajo la curva ROC (AUC) sugieren que el modelo de interacción (entre marea y ola) tiene mejor desempeño que el modelo sólo de mareas, tanto para el intermareal medio como para el intermareal bajo (Fig. 3, Tabla 3).

Las predicciones de porcentaje diario de sumersión basadas en el modelo de regresión piecewise con solamente la altura de mareas, presentaron bastante similitud con los valores observados, pero con algunas desviaciones puntuales (Fig. 4 A,B). Se debe notar que este es el modelo estadístico de ajuste a los datos y no la predicción desde la altura de mareas, la que predice cero sumersión durante el periodo de estudio (Fig 4A,B). La incorporación de la altura de ola, de manera secuencial mejora significativamente el ajuste, en especial en días con alturas de oleaje por debajo (por ejemplo días 4, 24, 25, 26 y 27) o sobre (por ejemplo día 9, 28 y 29) el promedio (Fig 4 A vs C, B vs D). El promedio del error en la predicción diaria del porcentaje de

sumersión es baja (menor a 0,2%) para ambos modelos y ambas zonas intermareales (Tabla 4). Sin embargo, la incorporación de la altura de ola en el modelo reduce el promedio del error absoluto desde 2,96% a 1,68% en el caso del intermareal medio y desde 6,19% a 3,33% en el caso del intermareal bajo, indicando una mayor exactitud del modelo que incorpora mareas y olas (Tabla 4).

La emersión continua diaria predicha por el modelo basado sólo en mareas, es en términos generales, bastante similar a las observaciones (Fig 5A,B). Sin embargo el modelo de interacción entre marea y ola permite una mucha mejor predicción de eventos extremos de emersión continua (ej. Fig 5, día 4) que el modelo que incorpora sólo mareas, tanto para el intermareal medio (Fig 5A,C) como para el intermareal bajo (Fig 5B,D). El promedio del error fue bajo para ambos modelos y ambas zonas intermareales (-3 a +6min), lo que sugiere un grado bajo de sesgo de los modelos. El promedio del error absoluto también fue relativamente bajo (<35min para ambos modelos y zonas) aunque menor para el modelo que incorpora marea y ola que para el modelo que incorpora sólo mareas (Tabla 3). El día con mayor emersión continua fue, para ambas zonas intermareales, el día 04 de febrero. Ese día los modelos basados sólo en marea subestimaron la duración de la emersión continua máxima en 1,86 y 5,374 veces para el intermareal medio y bajo, respectivamente. En cambio en los modelos de interacción entre marea y ola, la subestimación de la emersión continua máxima se redujo fuertemente, a 0,43 y 0,48 veces para el intermareal medio y bajo respectivamente (Tabla 4).

Discusión

Este trabajo presenta la primera caracterización detallada, en todo el Pacífico Sureste, del régimen de sumersión de organismos que ocupan bandas características (“zonas”) del intermareal rocoso expuesto al oleaje. De hecho, paradójicamente considerando la enorme cantidad de estudios sobre el estrés de la exposición aérea, éste es uno de los pocos trabajos a nivel mundial que cuantifica aspectos críticos del régimen de sumersión real al que están sujetos organismos ‘intermareales’. Más adelante realizamos comparaciones del régimen cuantificado en Chile central con el caracterizado en esos pocos estudios. Nuestros resultados no solamente corroboran las conclusiones de autores que refutan la idea de que niveles de altura vertical de mareas pueden usarse de manera útil para estudiar patrones de zonación y de exposición aérea en la zona intermareal (Castilla 1981; Underwood 1978), sino que demuestran que gran parte de la “zona intermareal” de Chile central, desde la zona baja a la más alta, se encuentra por encima de las mareas. Es decir la “zona intermareal” de Chile central es en realidad supramareal y su existencia depende estrictamente del oleaje.

1. Régimen de sumersión dominante en Chile central y sus consecuencias

Nuestras observaciones muestran que en las costas expuestas al oleaje de Chile central los organismos están simultáneamente expuestos a bajos tiempos de sumersión (9% y 24% para el intermareal medio y bajo, respectivamente) y a emersiones máximas que en promedio son poco extensas (<1hr y <20min para el intermareal medio y bajo, respectivamente). Esto se debe a que la sumersión intermitente predomina sobre la emersión continua y a que la sumersión continua no se presenta en absoluto (intermareal medio) o es extremadamente poco probable (intermareal bajo), ocurriendo solamente durante las marea altas más extremas. Por una parte, este régimen de sumersión implica que no es posible calcular métricas de sumersión, como porcentaje de sumersión o

duración de las emersiones, a partir de la comparación entre alturas de marea y la altura de zonas intermareales de interés. Sin embargo, nuestros resultados claramente muestran que la altura de marea modula fuertemente el alcance de las olas en el intermareal. Es decir a partir de predicciones de altura de marea es posible saber en qué momento del ciclo de mareas los organismos estarán expuestos a emersiones prolongadas con mayor probabilidad. Pero mediciones *in situ* de exposición aérea, por ejemplo mediante el método telemétrico, y la incorporación de la altura de marea y ola, son necesarias para poder generar modelos (ej. estadísticos) que permitan realizar predicciones cuantitativas del régimen de sumersión.

Por otra parte, el régimen de sumersión intermitente dominante en Chile central tiene grandes consecuencias sobre la fisiología adaptativa y ecología de los organismos intermareales. Por ejemplo, Simpfendörfer et al. (1995) muestran que *P. purpuratus* presenta una tasa de respiración aeróbica en aire de aproximadamente un 50% del valor en sumersión, pero ésta capacidad se reduce drásticamente durante las primeras tres horas de emersión mientras los individuos activan rutas metabólicas anaeróbicas. La sumersión intermitente en el intermareal medio, probablemente permite a *P. purpuratus* mantener respiración aeróbica relativamente elevada durante la mayor parte del tiempo. Sin embargo se debe notar que las altas tasas iniciales de respiración aeróbica en aire medidas por Simpfendorfer et al. (1995) se obtuvieron en condiciones de laboratorio muy ‘benignas’ ($T=15^{\circ}\text{C}$ y H.R.=85%), en comparación con las condiciones ambientales mucho más rigurosas que pueden encontrarse en terreno (Finke et al. 2009; Rojas et al. 2013). En nuestras observaciones, la máxima duración de un evento de exposición aérea en el nivel de *P. purpuratus* fue de 6 horas y 26 minutos, y exposiciones aéreas de más de 2 horas ocurrieron sólo 4 veces en los 29 días de observación. Aunque experimentos de Finke et al. (2009) muestran que es poco

probable que estos eventos de emersiones extremas ocasionen mortalidad en esta especie de mitílido, para poder interpretar el significado ecológico y adaptativo de las respuestas fisiológicas de esta especie es importante realizar nuevos estudios que comparen respuestas bajo las condiciones predominantes (sumersión intermitente) y bajo las condiciones extremas que puede enfrentar un individuo durante su vida.

En el intermareal bajo, tanto los estadios tempranos como los individuos adultos de *L. spicata* son altamente sensibles a emersiones prolongadas. En condiciones de laboratorio emersiones diarias de 1 a 2 horas impedirían el normal desarrollo de los estadios tempranos de *L. spicata* (Contreras-Porcía et al. 2012; Lopez-Cristoffanini et al. 2013), y una única emersión de 4 horas es capaz de generar daño irreversible en la estructura celular y capacidad fotosintética de individuos adultos (Flores-Molina et al. 2014). Durante el periodo de estudio, la emersión máxima diaria en el límite superior de *L. spicata* fue en promedio menor a 20min, lo que implica que las condiciones cuasi-fatales generadas en laboratorio son muy poco frecuentes. Sin embargo, a pesar de la corta duración del periodo de estudio ocurrió un evento extremo con una duración de 3,5 hrs, suficiente para apoyar la hipótesis de que el límite superior de *L. spicata* está determinado por estrés abiótico letal, tal como ha sido propuesto por diferentes autores (Flores-Molina et al. 2014; Santelices and Ojeda 1984). Pero aparte de determinar límites de distribución a través de tolerancias, el régimen de sumersión modula el crecimiento y reproducción de algas intermareales (Kavanaugh et al. 2009; Leigh et al. 1987; Santelices 1990). Por ejemplo, para la costa de California, Mislán et al. (2011) proponen que la sumersión intermitente sería el estado óptimo para la fotosíntesis de algunas algas intermareales al proporcionar simultáneamente altas tasas de irradiación solar y buena hidratación de los tejidos. Nosotros no encontramos publicaciones que nos permitieran determinar si *L. spicata* presenta mayor productividad en condiciones

de sumersión intermitente o en condiciones de sumersión continua. Pero puesto que esta especie se extiende hasta el sublitoral somero (Hoffmann and Santelices 1997) y es fuertemente explotada por el hombre (Vasquez et al. 2014; Vega et al. 2014), resulta interesante evaluar el efecto del régimen de sumersión sobre la productividad primaria de esta alga.

2. Régimen de sumersión en Chile central y otras partes del mundo.

Como hemos indicado, no existen muchos estudios cuantitativos que permitan comparar los regímenes de sumersión de Chile central con otras regiones de Chile o el mundo. El único trabajo que conocemos que presenta una descripción cuantitativa, relativamente detallada, es el desarrollado por Mislan et al. (2011) usando sensores de presión a lo largo de la costa oeste de USA (10 sitios, 35-48°N) para caracterizar el régimen de sumersión del intermareal medio. Para comparar nuestros resultados con la costa oeste de USA, recalculamos la sumersión/emersión continua y la sumersión intermitente del intermareal medio de Chile central usando una ventana de 30min como la usada por Mislan et al. (2011). En la costa oeste de USA el intermareal medio presenta característicamente una banda formada por el mitílido *Mytilus californianus*, que experimenta sumersión continua varias horas al día (entre el 19 a 68% dependiendo del sitio de estudio, Mislan et al. 2011), en cambio en el intermareal medio de Chile central donde domina el mitílido *P. purpuratus*, este estado no se presenta. Estas diferencias en duración de la sumersión continua implican que el porcentaje de sumersión del intermareal medio, y en consecuencia el tiempo de alimentación de los organismos filtradores que habitan esta zona, es varias veces mayor en la costa oeste de USA que en Chile central. De hecho, aunque Mislan et al. (2011) no proporcionan porcentajes de sumersión, los valores de sumersión continua permiten estimar que el porcentaje de sumersión en la costa de California es al menos de 2 a 7 veces

(dependiendo del sitio de estudio) mayor que en Chile central. Otras diferencias son que la sumersión intermitente predomina en el intermareal medio y bajo de Chile central, mientras que su duración es considerablemente menor en la costa oeste de USA, de acuerdo a lo observado por Mislán et al. (2011). A su vez la exposición a emersiones prolongadas es en promedio menor para los organismos del intermareal medio de Chile central que para los de la costa de California. Sin embargo, esto no significa que el ambiente físico sea necesariamente más estresante para los organismos del intermareal de California. Para realizar esta comparación se necesita conocer la temporalidad con que emersiones prolongadas coinciden con condiciones meteorológicas potencialmente estresantes, como la propuesta ventana de riesgo del mediodía de verano (Helmuth et al. 2002; Finke et al. 2007). En la costa de Chile central, el extremo desplazamiento vertical de las bandas de zonación, podría implicar que en condiciones excepcionales de baja altura de oleaje los organismos pueden quedar expuestos al aire durante prolongados periodos de tiempo, en especial si coincide con bajas alturas de marea (mareas de cuadratura).

La comparación con trabajos de Harley and Helmuth (2003) y Gilman et al. (2006), quienes también han cuantificado regímenes de sumersión, se vio dificultada por la diferente naturaleza de las métricas empleadas. Las métricas en nuestra investigación están relacionadas directamente con el tiempo, mientras que esos trabajos miden alturas (ESL, AWR). Sin embargo, pudimos comparar nuestros resultados con el trabajo de Harley and Helmuth (2003) desarrollado en la costa oeste de USA (Estado de Washington), para comparar geográficamente la altura relativa de especies dominantes del intermareal, ya que dicho trabajo entrega valores de altura absoluta (ASL) y valores característicos para la marea alta (MHHW). Recalculando los valores de Chile central usando el MLLW como referencia (en vez del nivel cero de reducción de sondas,

estándar de referencia para Chile), y usando predicciones de marea entre 1999 y 2020, concluimos que el límite superior del alga laminaral *L. spicata* en Chile central (ASL/MHHW=1,16) se encuentra por sobre el límite superior de distribución del mitílido *M. californianus* en la costa noroeste de USA (ASL/MHHW=0,95-1,01). A su vez, el nivel medio del mitílido *P. purpuratus* en Chile central (ASL/MHHW=1,59) se encuentra por sobre el límite superior de distribución del mitílido *M. californianus* y también del cirripedio intermareal *Balanus glandula* en USA (ASL/MHHW=1,30-1,37). El nivel medio de cirripedios intermareales en Chile central (ASL/MHHW=1,99) se encuentra considerablemente más alto que el límite superior de cirripedios intermareales en la costa noroeste de USA. Un desplazamiento tan extremo de las bandas típicas de zonación para el intermareal de Chile central, es explicable debido a la alta exposición al oleaje y la baja amplitud de mareas. En conjunto, la alta exposición al oleaje y el extremo desplazamiento vertical de las bandas de zonación en Chile central permiten comprender las importantes diferencias en el régimen de sumersión de la costa de Chile central y de la costa oeste de USA.

3.0 Restricciones y proyecciones de las mediciones y modelos estadísticos de sumersión

En este trabajo se caracterizó el régimen de sumersión utilizando sólo una referencia visual por zona intermareal, de manera que no tenemos ninguna medida de la variabilidad entre plataformas para una misma especie modelo. Como los límites de las bandas o zonas de las especies seleccionadas son fáciles de observar en terreno, los puntos seleccionados son representativos de estas distribuciones. Pero futuros estudios deben cuantificar el grado de variabilidad espacial en los regímenes de sumersión. Por otra parte, el horario diario de trabajo (10 a 17h) fue limitado por la cantidad de luz necesaria para discriminar en las imágenes de video las referencias visuales. La disponibilidad de luz natural es una limitación usual del uso de telemetría por

procesamiento de imágenes en investigaciones de oceanografía costera (Holland et al. 1997). Sin embargo, no hay razones para esperar que el oleaje haya sido particularmente distintos durante la noche que durante el día y los datos de oleaje así lo indican (Apéndice C), por lo que nuestros resultados generales probablemente no se ven afectados por esta limitación del método.

La cuantificación local de regímenes de sumersión es fundamental como primer paso para la caracterización de regímenes de sumersión de largo plazo, ya sea porque permite generar modelos estadísticos como en este trabajo o porque permite evaluar las predicciones de modelos teóricos. Por ejemplo el modelo teórico de Bird *et al.* (2013) clasifica como líneas de costas co-dominadas por marea y ola a las costas de Chile central y a la costa oeste de USA. El régimen de sumersión medido en la costa de Chile central (este trabajo) es compatible con las predicciones de Bird *et al.* (2013) ya que tanto el límite superior de algas laminariales como la zona de mitílidos y por deducción la zona de cirripedios se encontrarían en la zona emergente, alternando entre emersión continua y sumersión intermitente. Sin embargo, las mediciones de Mislan et al. (2011) en el intermareal de la costa oeste de USA, contradicen las predicciones de Bird *et al.* (2013), ya que el régimen de sumersión medido muestra la co-ocurrencia en escala diaria de intervalos prolongados de emersión y sumersión continua, característica que según Bird *et al.* (2013) no es propia de las líneas de costa co-dominadas por marea y ola, sino que de las líneas de costa dominadas por marea. Queda de manifiesto entonces que la validación y mejoramiento de modelos de sumersión dependerá de la aplicación de métodos confiables de medición, cómo el método telemétrico.

Los promedios de altura de marea y ola durante el periodo de estudio fueron muy similares a los respectivos promedios de largo plazo de verano y anual, por lo que el régimen mensual de sumersión aquí caracterizado debiese ser altamente

representativo de las condiciones promedio experimentadas en el intermareal de Chile central (Apéndice C). Pero, los rangos de marea y ola de largo plazo exceden el rango observado durante el periodo de estudio y ello puede limitar la aplicabilidad de los modelos estadísticos en escalas de largo plazo (Apéndice C). Sin embargo los modelos presentados debiesen tener una gran aplicabilidad a las condiciones típicas de verano, en especial durante las horas de luz (10-17 hrs). Y es precisamente durante las horas de luz en verano cuando los organismos intermareales enfrentan un mayor riesgo de temperaturas corporales elevadas, desecación o daño de capacidad fotosintética de tejidos, por lo que el modelo para predecir emersiones prolongadas podría tener una gran aplicabilidad en estudios de biofísica y fisiología de organismos intermareales.

La telemetría del régimen de sumersión por medio del procesamiento de imágenes de videos representa una gran oportunidad para caracterizar la variación espacio temporal en las condiciones ambientales que enfrentan los organismos intermareales. De esta manera el monitoreo de regímenes de sumersión debiese favorecer la investigación de la ecología intermareal en una diversidad de ámbitos como, por ejemplo, la modelación de la temperatura corporal (ej. Denny et al. 2006; Helmuth 1999; Wethey et al. 2011) y desecación de especies intermareales (ej Bell 1995; Iacarella and Helmuth 2011), modelación de productividad primaria y secundaria (ej. Burrows et al. 2010; Colvard et al. 2014), explicación de variaciones temporales en reclutamiento de larvas al intermareal (Jacinto and Cruz 2008; Tapia and Navarrete 2010) y patrones generales de distribución de especies. El desarrollo de modelos cuantitativos de sumersión es esencial para mejorar las predicciones de las consecuencias ecológicas del cambio climático (Helmuth et al. 2006; Mislan et al. 2009), especialmente porque el cambio climático puede modificar, además de la temperatura del aire y radiación solar, la intensidad de viento sobre las cuencas

oceánicas (Rhein et al. 2013), la intensidad de los vientos costeros (Belmadani et al. 2014; Wang et al. 2015) y las propiedades del oleaje (Dobrynin et al. 2015).

Tablas

Tabla 1. Métricas de sumersión evaluadas desde series de tiempo de sumersión para la zona media y la zona baja del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Las Cruces, Chile central, durante el periodo de estudio (febrero 2012, 10-17 hrs).

Métrica de sumersión		Intermareal medio, zona de mitílidos (<i>Perumytilus purpuratus</i>)	Intermareal bajo, límite superior de algas laminariales (<i>Lessonia spicata</i>)
Porcentaje de sumersión (%)	Valor mensual	9,4	24,4
	Máxima diaria	31,2	58,8
	Mínima diaria	0,0	0,3
Emersión máxima	Promedio Mensual	57min 51seg 14,1 %	18min 20seg 4,5 %
	Máxima diaria	6h 25min 51seg 100 %	3h 29min 40seg 54,3 %
	Mínima diaria	1 min 40seg 0,45 %	53seg 0,2 %
Tasa de eventos de sumersión (h ⁻¹)	Valor mensual	153	225
	Máxima diaria	324	383
	Mínima diaria	0	9
Periodo para la sumersión (s)	Valor mensual	24	16
	Mínima diaria	11	9
Sumersión máxima (s)	Promedio Mensual	8	23
	Máxima diaria	12	82
Sumersión continua (%)	Promedio mensual	0,0%	0,0%
	Máxima diaria		
	Mínima diaria		
Sumersión intermitente (%)	Promedio mensual	80,8%	94,4%
	Máxima diaria	100%	100%
	Mínima diaria	0,0%	35,8%
Emersión continua (%)	Promedio mensual	19,2%	5,6%
	Máxima diaria	100,0%	68,9%
	Mínima diaria	0,0%	0,0%

Tabla 2. Modelos para predecir el porcentaje de sumersión en escala de 30min para la zona media y baja del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central. Todas las ecuaciones de regresión fueron estadísticamente significativas ($p < \alpha$, $\alpha=0,05$). Los coeficientes de determinación están presentados en la figura 2.

Zona	Variable predicha	Variable explicativa	Ecuaciones	Parámetros
Intermareal medio, zona mitílidos (<i>Perumytilus purpuratus</i>)	Porcentaje de sumersión (SP)	Altura de marea	Para marea $\leq c$ $SP = a_1 + b_1 \cdot marea$ Para marea $> c$ $SP = a_2 + b_2 \cdot marea$ $a_2 = a_1 + c \cdot (b_1 - b_2)$	$a_1 = -2,04$ $b_1 = 4,71$ $b_2 = 38,06$ $c = 0,85$
	Residuos de la regresión entre el porcentaje de sumersión y la altura de marea (R)	Altura de ola	Para marea $\leq c$ $R = a_3 + b_3 \cdot ola$ Para marea $> c$ $R = a_4 + b_4 \cdot ola$	$a_3 = -3,89$ $b_3 = 1,88$ $a_4 = -24,76$ $b_4 = 11,45$
Intermareal bajo, límite superior algas laminariales (<i>Lessonia spicata</i>)	Porcentaje de sumersión (SP)	Altura de marea	Para marea $\leq c$ $S = a_1 + b_1 \cdot marea$ Para marea $> c$ $S = a_2 + b_2 \cdot marea$ $a_2 = a_1 + c \cdot (b_1 - b_2)$	$a_1 = -10,82$ $b_1 = 24,97$ $b_2 = 76,25$ $c = 0,835$
	Residuos de la regresión entre el porcentaje de sumersión y la altura de marea (R)	Altura de ola	Para marea $\leq c$ $R = a_3 + b_3 \cdot ola$ Para marea $> c$ $R = a_4 + b_4 \cdot ola$	$a_3 = -13,37$ $b_3 = 6,43$ $a_4 = -46,09$ $b_4 = 21,44$

Tabla 3. Modelos logísticos y análisis de curva ROC para la predicción de la ocurrencia de emersión continua en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. Todos los modelos de la tabla fueron estadísticamente significativos ($p < \alpha$, $\alpha=0,05$)

Zona	Variable explicativa	Parámetros de la ecuación $p = \frac{1}{1 + e^{-SCORE}}$	Criterio de información de Akaike (AIC)	Área bajo la curva ROC (AUC)	Prueba de bondad de ajuste H-L	Punto de corte (score)	Sensibilidad
Intermareal medio, zona de mitílidos (<i>Perumytilus purpuratus</i>)	marea	$score = a + b \cdot marea$	376,05	0,9255	0,508	-0,8334	0,7672
		a=4,772					
	marea*ola	b=-9,227	296,43	0,9568	0,786	-1,0363	0,8362
		$score = a + b \cdot marea \cdot ola$					
Intermareal bajo, límite superior algas laminariales (<i>Lessonia spicata</i>)	marea	a=6,855	880,48	0,9089	0,676	-1,3858	0,6378
		b=-6,490					
	marea*ola	$score = a + b \cdot marea$	759,10	0,9385	0,852	-1,3502	0,8061
		a=3.270					
	b=-8.277						
		$score = a + b \cdot marea \cdot ola$					
		a=4,858					
		b=-5,679					

Tabla 4. Desempeño de los modelos estadísticos para predecir el porcentaje diario de sumersión y la emersión continua diaria en el intermareal medio o zona de mitflidos (*Perumytilus purpuratus*) y en el intermareal bajo o límite superior de algas laminariales (*Lessonia spicata*) en la costa expuesta al oleaje de Chile central, Las Cruces.

Variable reconstruida	Zona	Indicador de desempeño	Modelo	
			marea	marea y ola
Porcentaje diario de sumersión	Intermareal medio	Promedio del error (%)	-0,051	-0,057
		Promedio del error absoluto (%)	2,963	1,680
	Intermareal bajo	Promedio del error (%)	-0,178	-0,161
		Promedio del error absoluto (%)	6,190	3,334
Emersión continua diaria	Intermareal medio	Promedio del error (min)	0,5	5,7
		Promedio del error absoluto (min)	34,4	29,0
		Subestimación de la emersión continua máxima $\frac{\text{Valor observado día 4}}{\text{Valor modelado día 4}} - 1$	1,86	0,43
	Intermareal bajo	Promedio del error (min)	-3,0	3,4
		Promedio del error absoluto (min)	28,5	25,0
		Subestimación de la emersión continua máxima $\frac{\text{Valor observado día 4}}{\text{Valor modelado día 4}} - 1$	5,37	0,48

Figures

Figura 1. Régimen de sumersión en escala diaria en el intermareal rocoso expuesto al oleaje

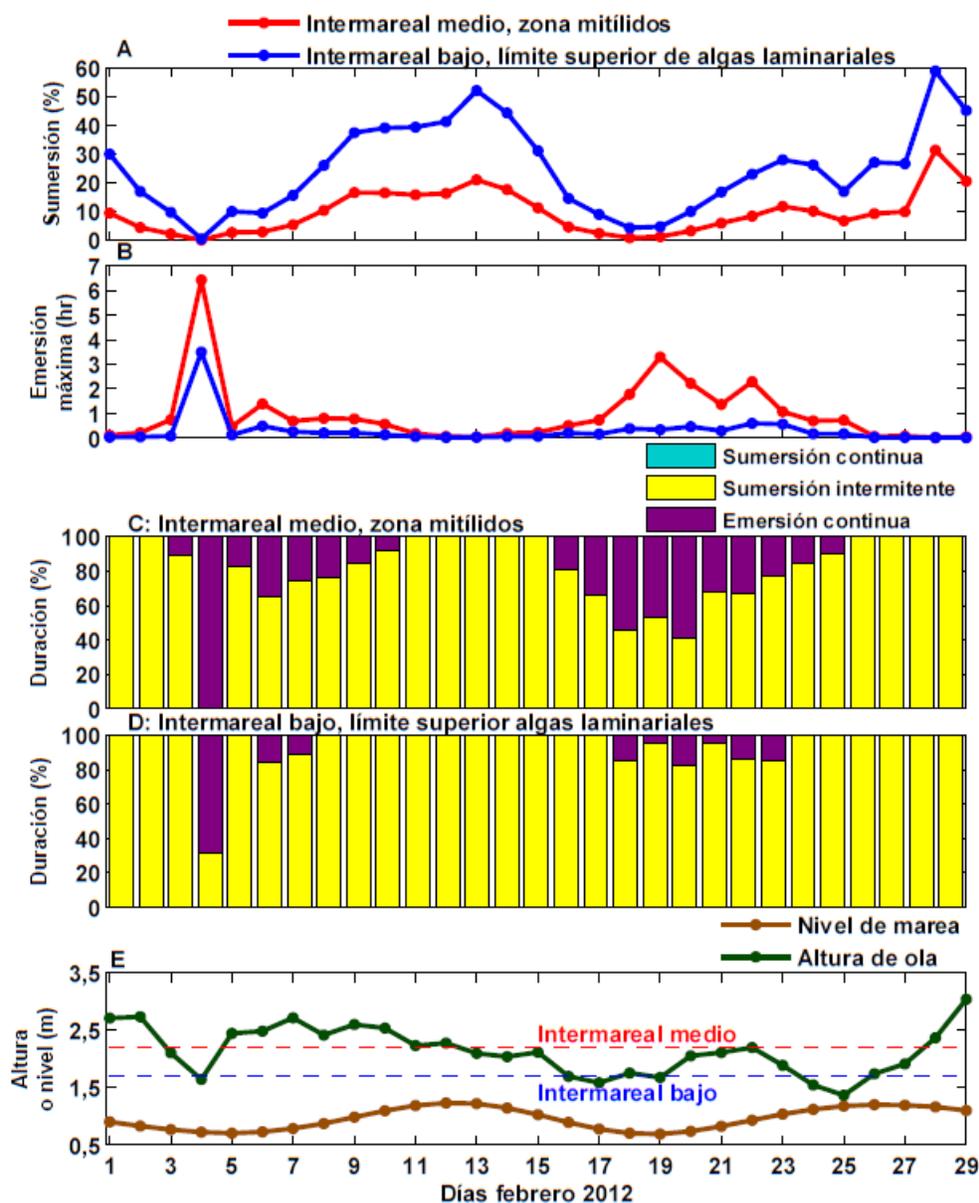


Figura 1. Régimen de sumersión en escala diaria en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. A: Porcentaje de sumersión. B: Emersión máxima. C y D: Clasificación del tiempo diario en sumersión continua, sumersión intermitente y emersión continua para el intermareal medio y bajo, respectivamente. E: Promedio diario de altura de marea y de ola, en comparación con la posición vertical de las referencias visuales para intermareal medio y bajo.

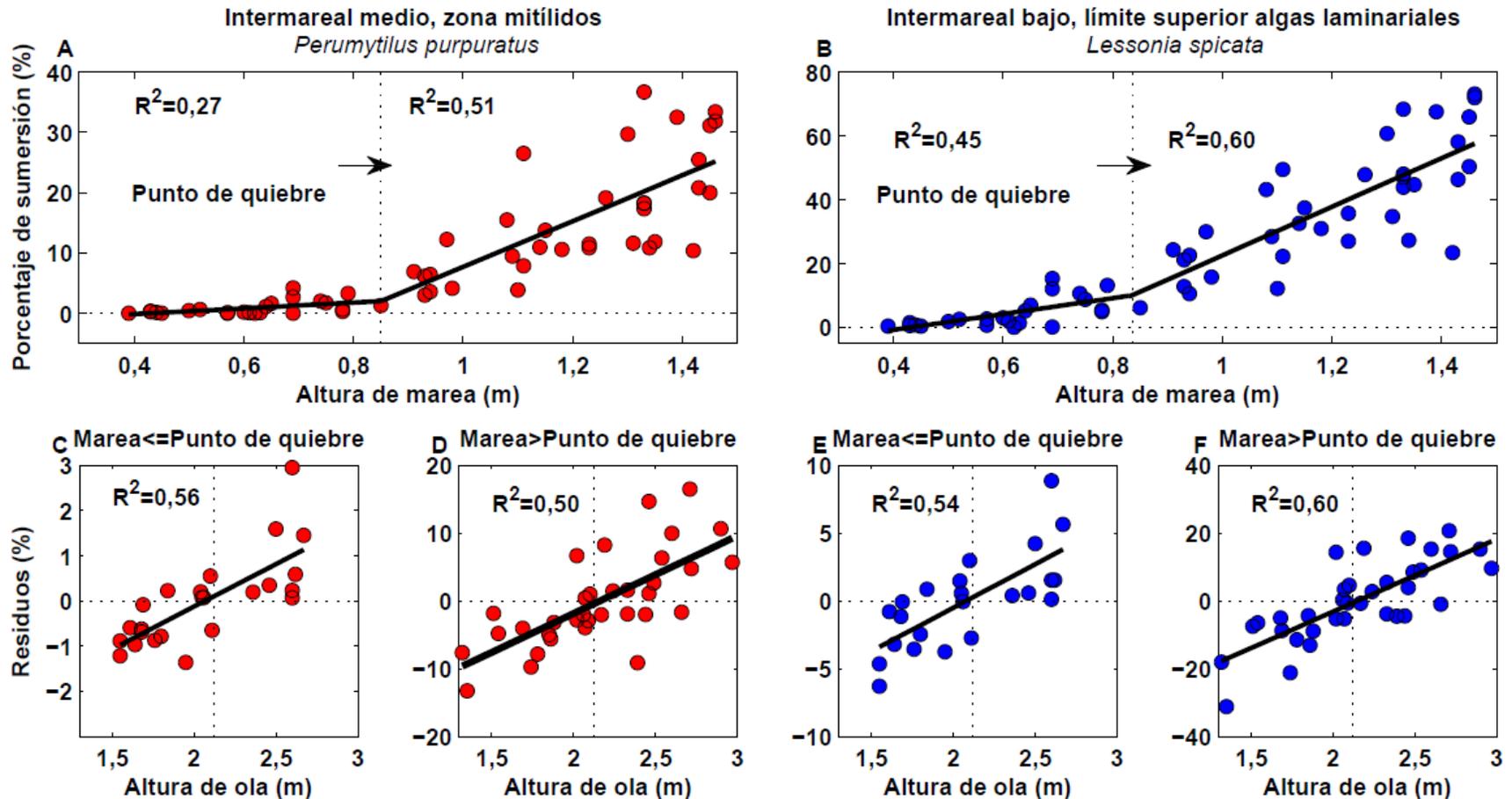


Figura 2. Relaciones de altura de marea y ola con el porcentaje de sumersión, en escala de 30min, para el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. Las gráficas de la fila superior muestran la relación entre altura de marea y el porcentaje de sumersión, para el intermareal medio (A) y bajo (B). El ajuste corresponde a regresión no lineal “piecewise”. En la fila inferior se muestra la relación entre la altura de ola y los residuos del porcentaje de sumersión (modelados desde altura de marea), para el intermareal medio (C,D) y bajo (E,F) separando para el primer (C,E) y segundo (D,F) segmento de marea. La línea punteada vertical marca el promedio de altura de ola.

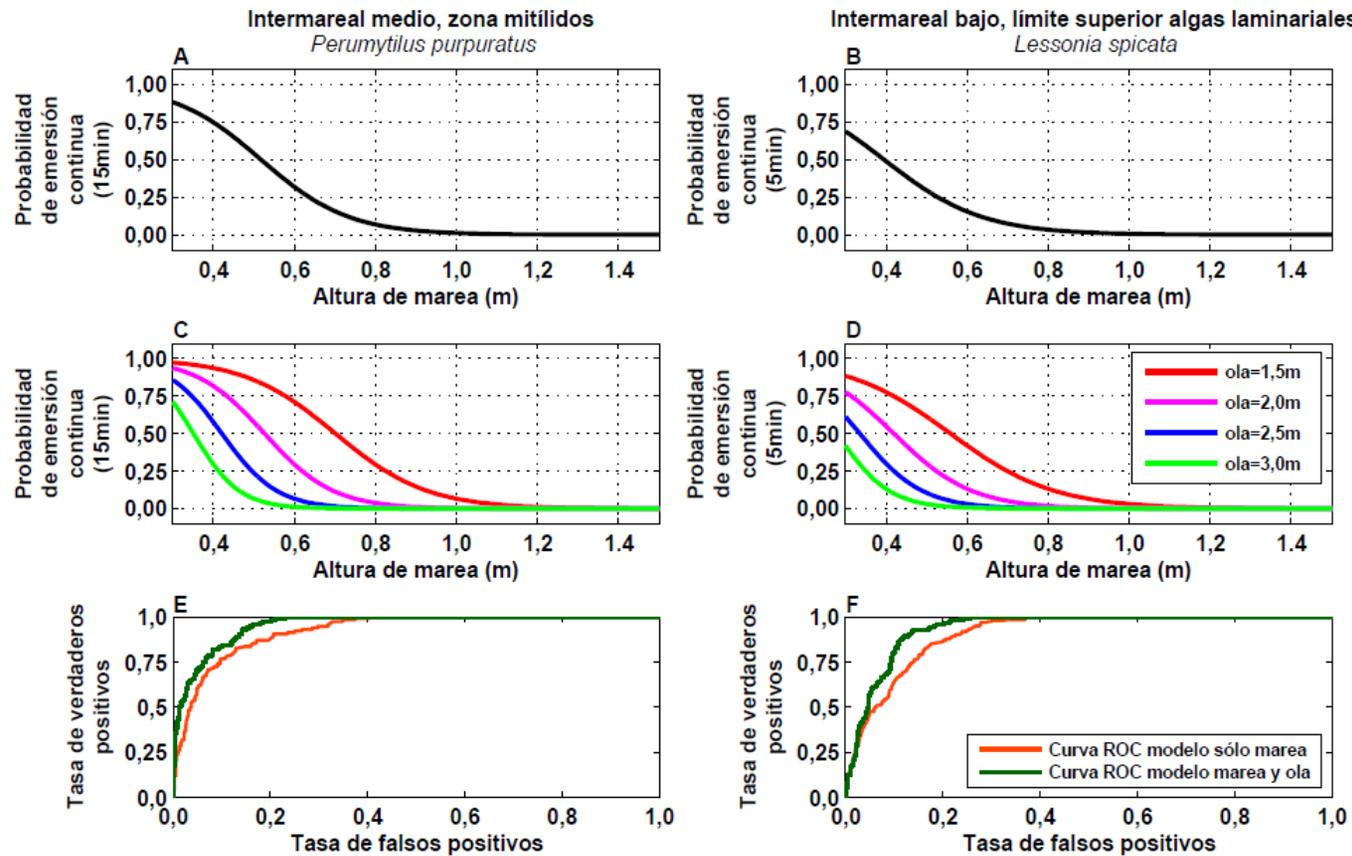


Figura 3. Modelo de regresión logística para la emersión continua en escala de minutos, para el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. Las gráficas para el intermareal medio se muestran en la columna izquierda (A,C,E) y aquellas para el intermareal bajo en la columna derecha (B,D,F). En la primera fila (A,B) se ilustra el modelo de emersión continua a partir de altura de marea solamente, mientras que en la segunda fila (C,D) se ilustra el modelo que incorpora altura de marea y ola, como una interacción. En la tercera fila (E,F) las gráficas de curva ROC ilustran la capacidad de los modelos para discriminar la emersión continua.

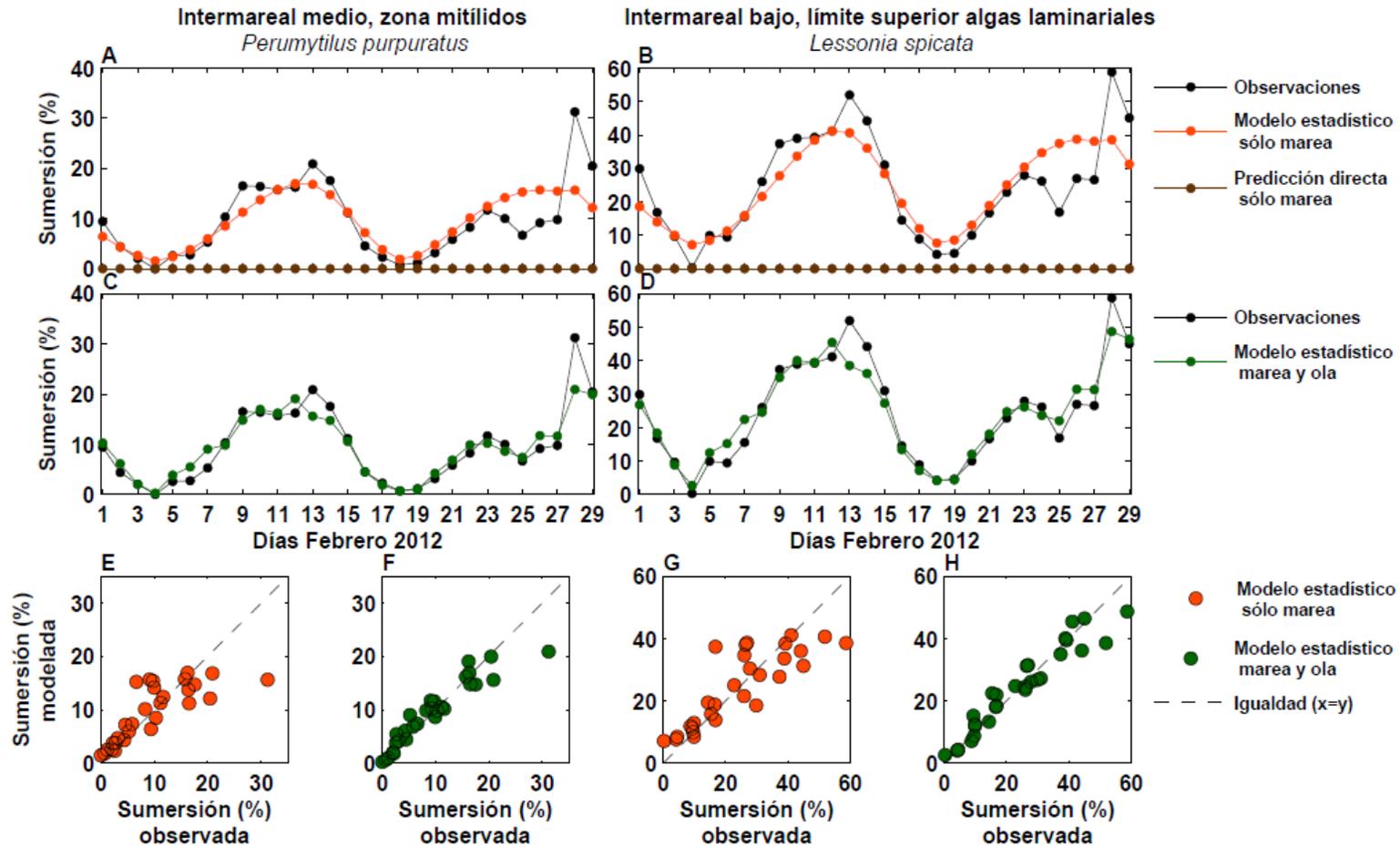


Figura 4. Uso de modelos para simular el porcentaje de sumersión en escala diaria en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. Las figuras de la izquierda (A,C,E,F) corresponden al intermareal medio y las de la derecha (B,D,G,H), al intermareal bajo. Las figuras A y B ilustran el ajuste temporal entre las observaciones y las predicciones de los modelos basados en la marea (predicción directa vs predicción estadística). Las figuras C y D ilustran el ajuste temporal entre las observaciones y las predicciones de los modelos estadísticos basados en marea y ola. En las figuras E–H se muestra la correspondencia entre el porcentaje diario de sumersión predicho por los modelos estadísticos y las observaciones desde el método telemétrico.

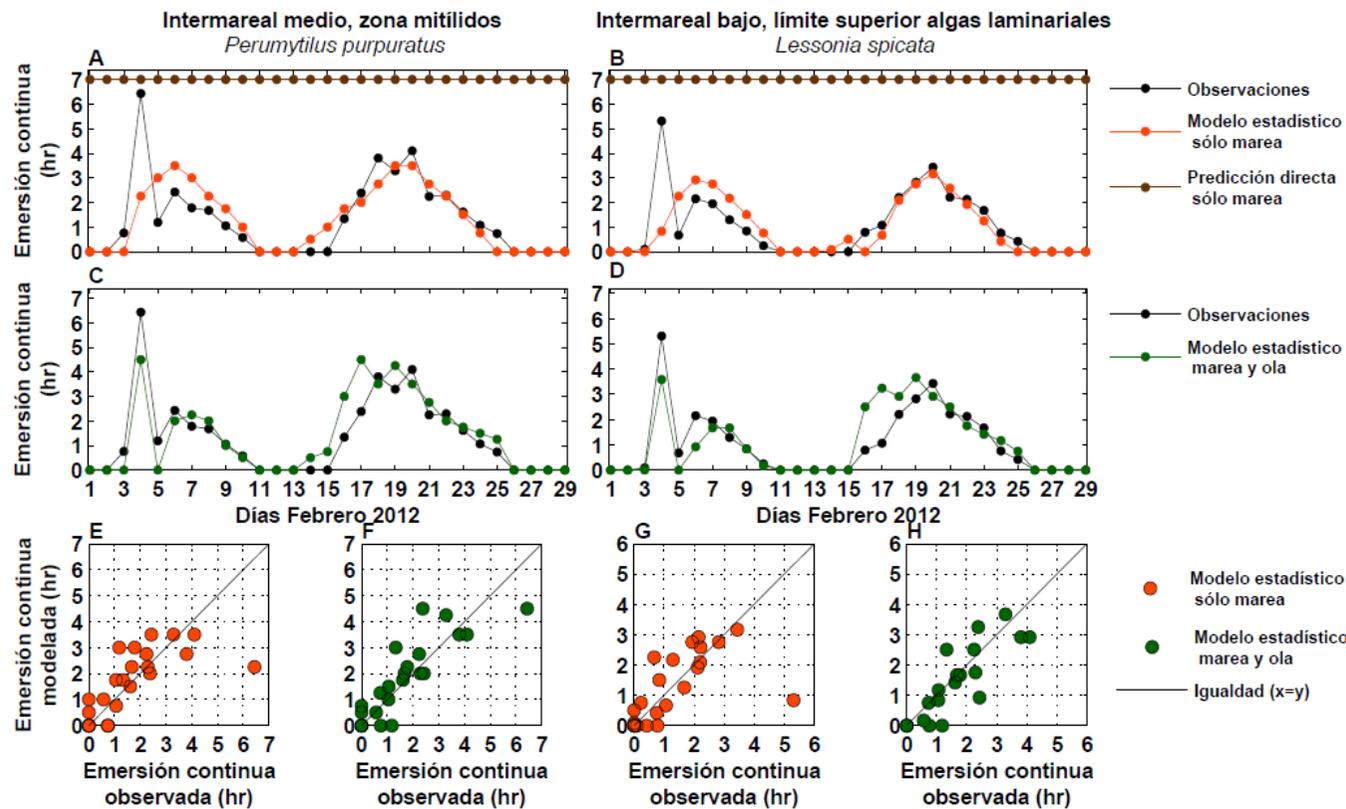


Figura 5. Uso de modelos estadísticos en escala de minutos, para simular la emersión continua en escala diaria, en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. Las figuras de la izquierda (A,C,E,F) corresponden al intermareal medio, mientras que las figuras de la derecha (B,D,G,H), al intermareal bajo. Las figuras A y B ilustran el ajuste temporal entre las observaciones y las predicciones desde los modelos estadísticos basados solamente en altura de marea y su comparación con predicciones directas altura de marea. Las figuras C y D ilustran el ajuste temporal entre las observaciones y las predicciones desde los modelos estadísticos basados en la interacción de marea y ola. En las figuras E–H se muestra la correspondencia entre la emersión continua diaria predicha por los modelos estadísticos y las observaciones desde el método telemétrico.

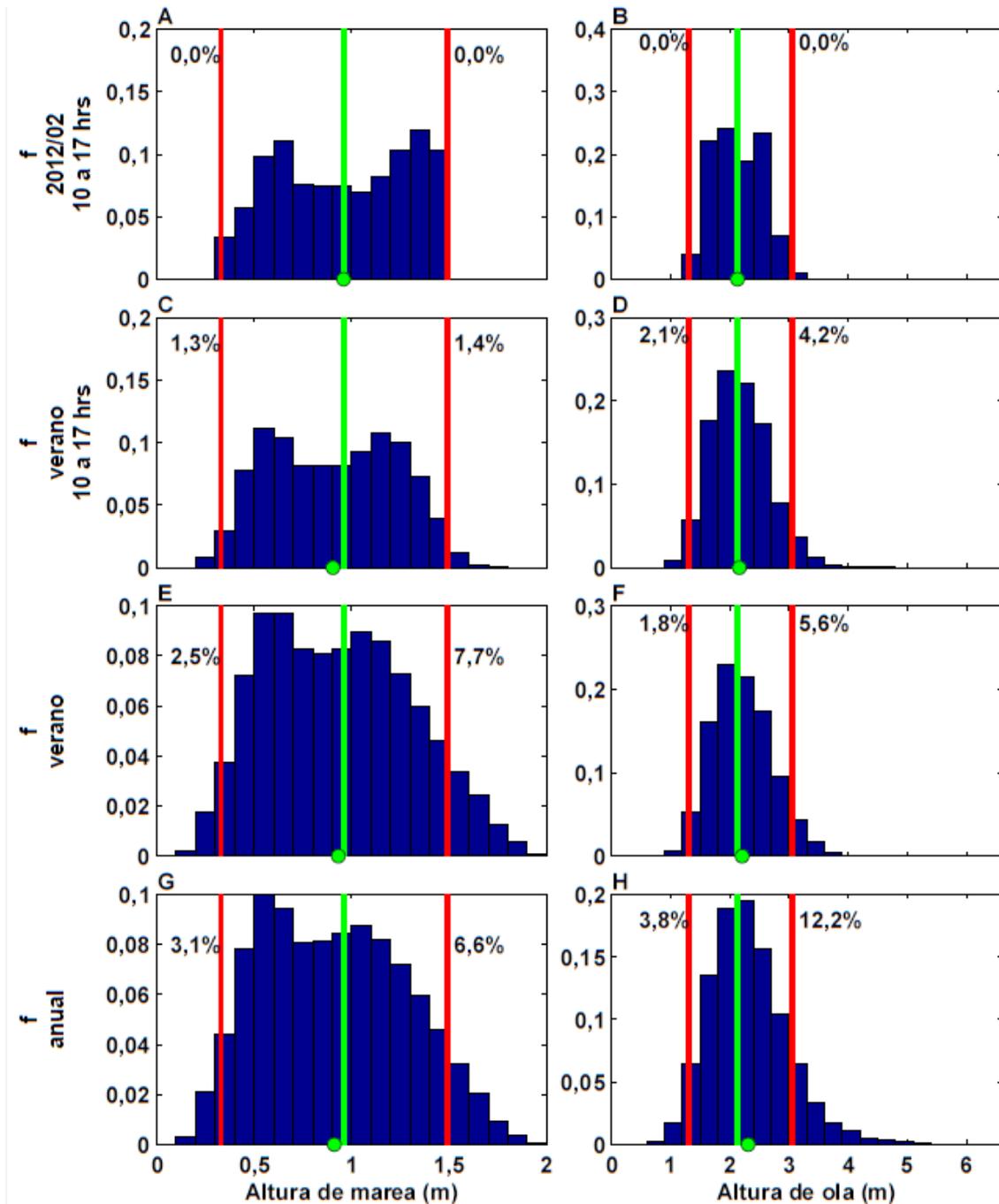
Apéndices

Apéndice A. Propiedades de la adquisición de videos realizada para la caracterización del patrón de sumersión en el intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile Central.

Día de inicio	01-02-2012
Día de término	29-02-2012
Hora de inicio	10:00:00
Hora de término	17:00:00
Horas esperadas de grabación	203
Horas efectivas de grabación	201,1
Horas de grabación analizadas	199,8

Apéndice B. Detalle y resumen de las pérdidas de imágenes.

Causa del gap	Día	Inicio	Duración		Gap total (HH:MM:SS)
			(s)	(min)	
Unión de videos	08-02-2012	14:59:56	3	0,1	00:00:16
	14-02-2012	10:14:56	3	0,1	
	16-02-2012	14:29:56	3	0,1	
	16-02-2012	15:29:56	3	0,1	
	21-02-2012	13:29:56	3	0,1	
Falla en la ejecución del programa de grabación	01-02-2012	15:41:57	123	2,0	01:52:02
	03-02-2012	13:59:28	1124	18,7	
	04-02-2012	16:25:51	2049	34,1	
	10-02-2012	10:34:56	57	1,0	
	10-02-2012	10:55:10	184	3,1	
	12-02-2012	14:46:50	1335	22,2	
	13-02-2012	10:00:00	216	3,6	
	14-02-2012	10:01:31	19	0,3	
	14-02-2012	10:06:08	19	0,3	
	14-02-2012	10:06:53	32	0,5	
	16-02-2012	14:16:35	687	11,5	
21-02-2012	13:12:58	878	14,6		
Limpieza de la cámara durante la grabación	06-02-2012	16:36:07	533	8,9	00:11:29
	08-02-2012	16:23:27	15	0,3	
	08-02-2012	16:25:09	141	2,4	
Niebla	10-02-2012	14:16:24	815	13,6	01:05:27
	10-02-2012	14:36:37	302	5,0	
	28-02-2012	10:00:00	2810	46,8	



Apéndice C. Caracterización de largo plazo del régimen de mareas (1990-2020) y olas (2000-2013) y su comparación con el periodo de estudio. Las líneas verticales rojas muestran los rangos de altura de marea y de ola durante el periodo de estudio. Las líneas verticales verdes muestran el promedio de altura de marea y de ola durante el periodo de estudio. Los círculos verdes muestran el promedio de altura de marea y de ola durante el periodo analizado en el histograma. Dentro de las gráficas se indica el porcentaje de datos por debajo o por sobre los rangos del periodo de estudio.

Referencias

- Agresti, A. 2002a. Chapter 5: Logistic Regression, p. 165-210. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc.
- . 2002b. Chapter 6: Building and Applying Logistic Regression Models, p. 211-266. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc.
- Barnes, R. S. K., and R. N. Hughes. 1988. *An introduction to marine ecology*. Oxford Blackwell.
- Bell, E. C. 1995. Environmental and morphological influences on thallus temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus-papillatus* kutzing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **191**: 29-55.
- Belmadani, A., V. Echevin, F. Codron, K. Takahashi, and C. Junquas. 2014. What dynamics drive future wind scenarios for coastal upwelling off Peru and Chile? *Climate Dynamics* **43**: 1893-1914.
- Bird, C. E., E. C. Franklin, C. M. Smith, and R. J. Toonen. 2013. Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* **1**.
- Burrows, M. T., S. R. Jenkins, L. Robb, and R. Harvey. 2010. Spatial variation in size and density of adult and post-settlement *Semibalanus balanoides*: effects of oceanographic and local conditions. *Marine Ecology Progress Series* **398**: 207-219.
- Cancino, J., and B. Santelices. 1984. Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **57**: 23-22.
- Castilla, J. C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* **5**: 190-215.
- Castilla, J. C., and L. R. Durán. 1985. Human Exclusion from the Rocky Intertidal Zone of Central Chile: The Effects on *Concholepas Concholepas* (Gastropoda). *Oikos* **45**: 391-399.
- Castilla, J. C., C. Luxoro, and S. A. Navarrete. 1989. Galleries of the crabs *Acanthocyclus* under intertidal mussel beds: their effects on the use of primary substratum. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**: 199-204.
- Castilla, J. C., and R. T. Paine. 1987. Predation and community organization on Eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. *Revista Chilena de Historia Natural* **60**: 131:151.
- Castro, P. 2007. *Biología marina*. Madrid : McGraw-Hill.
- Colvard, N. B., E. Carrington, and B. Helmuth. 2014. Temperature-dependent photosynthesis in the intertidal alga *Fucus gardneri* and sensitivity to ongoing climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **458**: 6-12.
- Contreras-Porcia, L. and others 2012. Seaweeds early development: detrimental effects of desiccation and attenuation by algal extracts. *Planta* **235**: 337-348.
- Denny, M. W., L. P. Miller, and C. D. G. Harley. 2006. Thermal stress on intertidal limpets: long-term hindcasts and lethal limits. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2420-2431.
- Dobrynin, M., J. Murawski, J. Baehr, and T. Ilyina. 2015. Detection and Attribution of Climate Change Signal in Ocean Wind Waves. *Journal of Climate* **28**: 1578-1591.
- Fernandez, M. and others 2000. Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation. *Revista chilena de historia natural* **73**: 797-830.

- Finke, G. R., F. Bozinovic, and S. A. Navarrete. 2009. A Mechanistic Model to Study the Thermal Ecology of a Southeastern Pacific Dominant Intertidal Mussel and Implications for Climate Change. *Physiological and Biochemical Zoology* **82**: 303-313.
- Finke, G. R., S. A. Navarrete, and F. Bozinovic. 2007. Tidal regimes of temperate coasts and their influences on aerial exposure for intertidal organisms. *Marine Ecology Progress Series* **343**: 57-62.
- Flores-Molina, M. R. and others 2014. Desiccation stress in intertidal seaweeds: Effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance. *Aquatic Botany* **113**: 90-99.
- Gilman, S. E., C. D. G. Harley, D. C. Strickland, O. Vanderstraeten, M. J. O'donnell, and B. Helmuth. 2006. Evaluation of effective shore level as a method of characterizing intertidal wave exposure regimes. *Limnology and Oceanography-Methods* **4**: 448-457.
- Harley, C. 2007. Zonation. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Harley, C. D. G., and B. S. T. Helmuth. 2003. Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* **48**: 1498-1508.
- Helmuth, B. 1999. Thermal biology of rocky intertidal mussels: Quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology* **80**: 15-34.
- Helmuth, B. and others 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: Implications for climate change. *Ecological Monographs* **76**: 461-479.
- Helmuth, B., C. D. G. Harley, P. M. Halpin, M. O'Donnell, G. E. Hofmann, C. A. Blanchette. 2002. Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science* **298**: 1015–1017
- Helmuth, B., L. Yamane, S. Lalwani, A. Matzelle, A. Tockstein, and N. Gao. 2011. Hidden signals of climate change in intertidal ecosystems: What (not) to expect when you are expecting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**: 191-199.
- Hoffmann, A., and B. Santelices. 1997. *Flora marina de Chile central*. Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Iacarella, J. C., and B. Helmuth. 2011. Experiencing the salt marsh environment through the foot of *Littoraria irrorata*: Behavioral responses to thermal and desiccation stresses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **409**: 143-153.
- Jacinto, D., and T. Cruz. 2008. Tidal settlement of the intertidal barnacles *Chthamalus* spp. in SW Portugal: interaction between diel and semi-lunar cycles. *Marine Ecology Progress Series* **366**: 129-135.
- Kavanaugh, M. T., K. J. Nielsen, F. T. Chan, B. A. Menge, R. M. Letelier, and L. M. Goodrich. 2009. Experimental assessment of the effects of shade on an intertidal kelp: Do phytoplankton blooms inhibit growth of open-coast macroalgae? *Limnology and Oceanography* **54**: 276-288.
- Leigh, E. G., R. T. Paine, J. F. Quinn, and T. H. Suchanek. 1987. Wave energy and intertidal productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **84**: 1314-1318.
- Levinton, J. S. 2001. *Marine biology : function, biodiversity, ecology*. New York : Oxford University Press.
- Lewis, J. R. 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. English Universities Press.

- Lima, F. P., and D. S. Wethey. 2009. Robolimpets: measuring intertidal body temperatures using biomimetic loggers. *Limnology and Oceanography-Methods* **7**: 347-353.
- Lopez-Cristoffanini, C., F. Tellier, R. Otaiza, J. A. Correa, and L. Contreras-Porcia. 2013. Tolerance to air exposure: a feature driving the latitudinal distribution of two sibling kelp species. *Botanica Marina* **56**: 431-440.
- Lotus, P. 2000. Tides. Computer program for Windows.
- Mislan, K. A. S., C. A. Blanchette, B. R. Broitman, and L. Washburn. 2011. Spatial variability of emergence, splash, surge, and submergence in wave-exposed rocky-shore ecosystems. *Limnology and Oceanography* **56**: 857-866.
- Mislan, K. A. S., D. S. Wethey, and B. Helmuth. 2009. When to worry about the weather: role of tidal cycle in determining patterns of risk in intertidal ecosystems. *Global Change Biology* **15**: 3056-3065.
- Navarrete, S. A., and J. C. Castilla. 2003. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. *Oikos* **100**: 251-262.
- Paine, R. T., J. C. Castillo, and J. Cancino. 1985. Perturbation and Recovery Patterns of Starfish-Dominated Intertidal Assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State. *The American Naturalist* **125**: 679-691.
- Prado, L., and A. C. Castilla. 2006. The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca : Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **86**: 417-421.
- Rhein, M. and others 2013. Observations: Ocean. *In* T. F. Stocker et al. [eds.], *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Ricketts, E. F., and J. Calvin. 1939. *Between Pacific tides*. Stanford, Calif. : Stanford University Press.
- Rojas, J. M., S. B. Castillo, J. B. Escobar, J. L. Shinen, and F. Bozinovic. 2013. Huddling up in a dry environment: the physiological benefits of aggregation in an intertidal gastropod. *Marine Biology* **160**: 1119-1126.
- Rojas, J. M., J. M. Fariña, R. E. Soto, and F. Bozinovic. 2000. Variabilidad geográfica en la tolerancia térmica y economía hídrica del gastrópodo intermareal *Nodilittorina peruviana* (Gastropoda: Littorinidae, Lamarck, 1822). *Revista chilena de historia natural* **73**: 543-552.
- Ryan, S. E., and L. S. Porth. 2007. A tutorial on the piecewise regression approach applied to bedload transport data, p. 41. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Santelices, B. 1980. Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* **19**: 1-12.
- . 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* **192**: 35-57.
- Santelices, B., and F. P. Ojeda. 1984. Recruitment, growth and survival of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) at various tidal levels in exposed habitats of central Chile *Marine ecology progress series* **19**: 73-82.
- Simpfendorfer, R. W., M. V. Vial, D. A. López, M. Verdala, and M. L. González. 1995. Relationship between the aerobic and anaerobic metabolic capacities and the vertical distribution of three intertidal sessile invertebrates: *Jehlius cirratus* (Darwin) (Cirripedia), *Perumytilus purpuratus* (Lamarck) (Bivalvia) and *Mytilus*

- chilensis (Hupé) (Bivalvia). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **111**: 615-623.
- Soto, R. E., and F. Bozinovic. 1998. Behavioral thermoregulation of the periwinkle *Nodilittorina peruviana* inhabiting the rocky intertidal of central Chile: a laboratory and field study. *Revista Chilena De Historia Natural* **71**: 375-382.
- Stephenson, T. A., and A. Stephenson. 1972. *Life Between Tidemarks on Rocky Shores*. W. H. Freeman.
- Tapia, F. J., J. L. Largier, M. Castillo, E. A. Wieters, and S. A. Navarrete. 2014. Latitudinal Discontinuity in Thermal Conditions along the Nearshore of Central-Northern Chile. *Plos One* **9**.
- Tapia, F. J., and S. A. Navarrete. 2010. Spatial patterns of barnacle settlement in central Chile: Persistence at daily to inter-annual scales relative to the spatial signature of physical variability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **392**: 151-159.
- Thiel, M. and others 2007. The Humboldt Current System of northern and central Chile. *Oceanography and Marine Biology*, Vol 45 **45**: 195-344.
- Tomanek, L., and B. Helmuth. 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: A synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 771-775.
- Townsend, D. W. 2012. *Oceanography and marine biology : an introduction to marine science*. Sunderland, Mass. : Sinauer Associates.
- Underwood, A. J. 1978. Refutation of critical tidal levels as determinants of structure of inter-tidal communities on british shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **33**: 261-276.
- Vasquez, J. A., and B. Santelices. 1984. Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **57**: 131-154.
- Vasquez, J. A., S. Zuniga, F. Tala, N. Piaget, D. C. Rodriguez, and J. M. Alonso Vega. 2014. Economic valuation of kelp forests in northern Chile: values of goods and services of the ecosystem. *Journal of Applied Phycology* **26**: 1081-1088.
- Vega, J. M. A., B. R. Broitman, and J. A. Vasquez. 2014. Monitoring the sustainability of *Lessonia nigrescens* (Laminariales, Phaeophyceae) in northern Chile under strong harvest pressure. *Journal of Applied Phycology* **26**: 791-801.
- Venegas, R. M., S. A. Navarrete, and G. R. Finke. 2002. A simple and inexpensive device to measure immersion times in wave exposed shores *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**: 1023-1026.
- Wang, D., T. C. Gouhier, B. A. Menge, and A. R. Ganguly. 2015. Intensification and spatial homogenization of coastal upwelling under climate change. *Nature* **518**.
- Wethey, D. S., L. D. Brin, B. Helmuth, and K. A. S. Mislán. 2011. Predicting intertidal organism temperatures with modified land surface models. *Ecological Modelling* **222**: 3568-3576.
- Willmott, C. J., and K. Matsuura. 2005. Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance. *Climate Research* **30**: 79-82.

*CAPÍTULO III***IV. Reconstruyendo eventos climáticos de estrés****en organismos intermareales:****La importancia del oleaje****sobre temperaturas corporales de mitílidos y****blanqueamiento de algas**

Resumen

Identificar las múltiples condiciones ambientales que producen estrés agudo en organismos marinos es importante no sólo para entender las limitaciones fisiológicas y ecológicas que restringen sus distribuciones actuales, sino también para construir modelos predictivos sobre respuesta a cambio climático futuro. En el intermareal rocoso, el régimen de sumersión-emersión es reconocido como la principal condición que modula el estrés ambiental porque determina cuando, que tan seguido y por cuánto tiempo están los organismos expuestos al aire y a las condiciones meteorológicas terrestres. Tradicionalmente, el régimen de sumersión utilizado para cuantificar fuentes de estrés ha sido reconstruido desde alturas de marea predichas o medidas. Sin embargo, se reconoce actualmente que en la mayoría de las costas del mundo las olas modulan todas las características relevantes del régimen de sumersión que enfrentan los organismos intermareales. Aquí exploramos como el oleaje modula las condiciones ambientalmente estresantes que efectivamente experimentan los organismos en playas rocosas altamente expuestas al oleaje. Generamos un modelo estadístico de sumersión para reconstruir regímenes de sumersión modulados por marea y ola durante 14 años previos y usamos estos regímenes realistas para: a) aplicar un modelo biofísico de balance térmico para la predicción de temperaturas corporales de un mitílido y su exposición a umbrales de estrés térmico b) evaluar la utilidad del modelo de sumersión para predecir eventos de blanqueamiento en turf de algas formadoras de hábitat en el intermareal medio-bajo. Nuestros resultados muestran que en Chile central, el mitílido competitivamente dominante *Perumytilus purpuratus* experimenta principalmente sumersión intermitente y en menor medida la emersión continua, porque las olas cubren frecuentemente a los organismos. Este régimen de sumersión reduce enormemente la exposición a temperaturas corporales elevadas en comparación con los valores esperados bajo un régimen de sumersión teórico dominado por mareas. Estos resultados se contraponen a investigaciones previas que, considerando las bajas alturas de marea durante los medios días de verano y al ignorar el efecto del oleaje, sugerían condiciones térmicas en el intermareal medio de Chile central, notablemente más rigurosas que las reportadas aquí. La reconstrucción realista del régimen de sumersión permitió calcular series de tiempo diarias de exposición aérea ininterrumpida a radiación solar experimentada por el turf de *Gelidium chilense*, explicando la ocurrencia y magnitud de eventos de blanqueamiento observados durante cuatro años. Así, modelos estadísticos de regímenes de sumersión que incorporen explícitamente los efectos de marea y oleaje representan un avance muy significativo para mejorar nuestro entendimiento de las presiones evolutivas que dan forma a la fisiología de los organismos intermareales y representan una herramienta fundamental para modelar respuestas a variaciones climáticas actuales y futuras.

Abstract

Identifying the multiple environmental conditions that produce acute stress in marine organisms is important not only to understand the physiological and ecological constraints that shape their current distribution, abundance and overall fitness, but also to build predictive models about their responses to future climate change. In rocky shores, submersion-emersion regimes are recognized as the main condition modulating environmental stress because they determine when, how often and for how long organisms are exposed to air and meteorological conditions. Traditionally, submersion regimes that drive stress models have been reconstructed solely from tidal predictions or measurements. Recently, it has been recognized that in most shores of the world waves modulate all relevant characteristics of the submersion regime faced by intertidal organisms. Here we explore the consequences of this wave modulation on the stress conditions to which organisms are actually exposed in real wave-exposed shores. We generate a statistical model to hindcast tide and wave modulated submersion regimes over the past 14 years, and used these realistic regimes to: a) drive a bio-physical heat balance model that predicts mussel body temperature and time exposure to thresholds of heat stress, and b) evaluate the usefulness of submersion model to predict bleaching events of habitat-forming algal turfs recorded in the mid-low intertidal zone. Our results show that in central Chile, the competitively dominant mussel *Perumytilus purpuratus* is subjected to mainly to intermittent submersion and to a lesser extent to continuous emersion because waves frequently cover individuals. This submersion regime greatly reduces the exposure to elevated body temperatures as compared to expected values for a theoretical tide-dominated submersion regime. These results contrast to previous research that considering low tides at summer midday and ignoring wave influence, suggested significantly harsher thermal conditions in the middle intertidal of central Chile, than those reported here. Realistic hindcast of submersion regime allowed us to calculate daily time series of uninterrupted aerial exposure to solar radiation by *Gelidium chilense* turfs, which accurately predict occurrence and magnitude of bleaching events. Thus, statistical models of submersion regimes that explicitly include effects of tides and waves represent a very significant advance toward improving our understanding of the evolutionary pressures that shape intertidal organisms' physiology and represent a fundamental tool to model responses to current and future climatic variation.

Introducción

Hoy en día existe un amplio cuerpo teórico y un gran número de estudios empíricos que ilustran, modelan y predicen las consecuencias del régimen de sumersión en la determinación de respuestas fisiológicas, adaptaciones y en general sobre patrones ecológicos en organismos y comunidades del intermareal rocoso. Por una parte, se ha establecido el paradigma del gradiente vertical en el grado de exposición al aire y clima terrestre, que determinaría directa o indirectamente ‘patrones de zonación’, i.e. la ubicación y reemplazo de especies a distintas alturas verticales, formando bandas horizontales (paralelas a la línea de costa) con límites relativamente abruptos entre especies (Connell 1961; Gilman et al. 2006; Harley 2007; Helmuth et al. 2006; Lewis 1964; Ricketts and Calvin 1939; Santelices 1980; Wethey 2002). Por otra parte, está bastante bien establecido que variación en la topografía local genera variaciones importantes y persistentes en las fuerzas hidrodinámicas del oleaje, lo que lleva a la conformación de diferentes conjuntos de especies y diferentes patrones de zonación en comunidades de sitios expuestos y protegidos del oleaje que se encuentran a poca distancia unas de otras (Bustamante and Branch 1996; Dayton 1971; Denny 2006; Levinton 2001; Menge 1978; Menge 1976; Steffani and Branch 2003).

La interacción entre el ciclo de marea y el oleaje en la determinación de regímenes de sumersión fue recientemente explorada por Bird et al. (2013) a través de un modelo teórico simple que permite caracterizar muy a grueso modo la variación geográfica de a escala global en los regímenes de sumersión. Estos autores clasificaron las líneas de costa de todo el mundo en tres grandes tipos de regímenes de sumersión: a) Líneas de costa dominadas por marea, b) dominadas por ola y c) co-dominadas por marea y ola. Como bien ilustra Bird et al. (2013), las líneas de costa dominadas por marea no son comunes en el mundo y por ello, en la mayoría de las costas, los

regímenes de sumersión experimentados por organismos intermareales no pueden cuantificarse desde las predicciones de mareas, como fue asumido por ecólogos y fisiólogos durante varias décadas.

Lamentablemente, la cuantificación de regímenes de sumersión no es un problema fácil y hasta del día de hoy no existe una metodología universalmente aceptada y estandarizada. El método que usa series de tiempo de temperatura en alturas de interés en el intermareal o “método del ESL” (Gilman et al. 2006; Harley and Helmuth 2003) no mide directamente métricas sumersión, sino que métricas asociadas a alturas (ESL, AWR). El método más reciente es el de Mislán et al. (2011), en el que series de tiempo de presión en posiciones de interés en el intermareal, son utilizadas para calcular series de tiempo de columna de agua, desde las cuales se deducen series de tiempo de sumersión y emersión, a partir de las cuales se caracteriza el régimen de sumersión por medio de tres métricas o estados intermareales: La emersión continua que es la duración acumulada de emersiones con duración igual o mayor a un cierto umbral, la sumersión continua (usando el mismo umbral de duración) y la sumersión intermitente, en la que a causa del oleaje, se alternan eventos de emersión y sumersión. Nosotros hemos desarrollado un nuevo método, el método telemétrico (Flores et al., in review), que tiene grandes ventajas comparativas para la cuantificación de regímenes de sumersión, pues permite una elevada resolución temporal y cuenta con una validación empírica favorable (capítulo 1 y 2).

Hace cerca de dos décadas se inició el desarrollo de un cuerpo teórico-empírico que permite modelar las temperaturas corporales que experimentan organismos intermareales durante la exposición aérea, usando como especie modelo el mitílido *Mytilus californianus* en la costa oeste de USA, (Helmuth 1998). Actualmente, se han desarrollado modelos biofísicos mecanicistas de respuestas individuales para una

diversidad de otras especies y costas del mundo, como por ejemplo cirripedios en la costa este de USA (Wethey 2002), lapas en la costa oeste de USA (Denny and Harley 2006), mitílidos en Chile central (Finke et al. 2009) y caracoles pequeños en la costa este de USA (Iacarella and Helmuth 2011). Más recientemente, se han comenzado a desarrollar modelos basados el concepto de presupuestos dinámicos de energía (DEB models), los que prometen estimar de manera más precisa sobrevivencia, tasas de crecimiento y de mortalidad frente a variabilidad ambiental (Matzelle et al. 2015; Monaco et al. 2014; Van Der Meer 2006). Sin embargo, tanto los modelos biofísicos de temperatura corporal como los modelos de presupuesto dinámico de energía requieren como input series de tiempo de sumersión, tales como duración y horarios de emersiones prolongadas en que los organismos quedan expuestos al clima terrestre y porcentaje de sumersión que es necesario para estimar la ingesta de alimento en organismos filtradores como mitílidos.

Las series de tiempo de sumersión requeridas por modelos mecanicistas biofísicos y de presupuesto dinámico de energía pueden ser válidamente estimadas desde el nivel vertical de interés y el ciclo de mareas, en costas donde el rango de mareas es muy amplio en comparación con el rango de olas, como en ejemplo en la costa este de USA (Iacarella and Helmuth 2012; Wethey 2002) o como una primera aproximación cuando se carece de datos o modelos para estimar el régimen de sumersión efectivo (Finke et al. 2009; Helmuth 1999) o para la exploración de “peor escenario posible” (Miller et al. 2009). Denny et al. (2006) estimaron la duración de emersiones prolongadas comparando la altura de la posición intermareal de interés con respecto al nivel máximo del mar, el cual calcularon como la suma entre el nivel del mar y el ascenso de ola, calculando este último como la multiplicación entre altura de ola y un factor empíricamente determinado. Diferentes trabajos (e.g. Helmuth et al.

2011; Sara et al. 2011; Sara et al. 2013; Wetthey et al. 2011a) han utilizado el método del ESL para generar el input de series de tiempo de sumersión requeridos por modelos mecanicistas, aunque al hacerlo se pierden aspectos importantes del régimen de sumersión.

La exposición aérea de los invertebrados intermareales durante las cercanías del medio día de los meses cálidos, se asocia frecuentemente con temperaturas corporales elevadas (Helmuth et al. 2006) que pueden ser estresantes, es decir que conllevan un costo energético de prevención o reparación de daños y que por consiguiente pueden afectar el crecimiento, la inversión reproductiva y la sobrevivencia en el largo plazo (Petes et al. 2008; Somero 2002) o en casos más extremos con consecuencias letales directas (Chan et al. 2006; Harley 2008). En el caso de algas intermareales el estrés ambiental puede producir degradación de los pigmentos fotosintéticos, manifestándose muy visiblemente en la forma de blanqueamiento de las frondas (Davison and Pearson 1996). Predecir la ocurrencia de estos eventos extremos de estrés es un enorme desafío y en general resulta muy complicado pues la respuesta de blanqueamiento depende de la interacción entre las condiciones ambientales, el estado fisiológico del alga en ese momento, la época del año y la historia de aclimatación de los individuos (Davison and Pearson 1996; Harley et al. 2012). Harley and Paine (2009) presentan un caso de estudio de largo plazo (30 años) en que lograron demostrar que la coincidencia de emersiones en los medios días de verano y condiciones meteorológicas inusualmente cálidas, aunque infrecuentes, tendrían mayor efecto sobre límite superior de un alga intermareal, que las tendencias meteorológicas y oceanográficas de largo plazo.

La línea costa de Chile central es del tipo co-dominada por mareas y olas (Bird et al. 2013) y hemos demostrado que una amplia región del intermareal experimenta sumersión intermitente y con menor frecuencia emersión continua, pero nunca

sumersión continua (Flores et al., in review). A través de mediciones mediante el método telemétrico, validadas con observaciones directas de terreno (ver Capítulo 1), se han desarrollado modelos estadísticos para predecir regímenes de sumersión basado en datos de altura de marea y de oleaje (ver Capítulo 2). Aquí perfeccionamos el modelo para predecir emersiones prolongadas en el intermareal medio y los utilizamos para: a) alimentar un modelo biofísico de balance térmico que permite examinar las temperaturas corporales experimentadas por el mitílido *Perumytilus purpuratus*, especie característica del intermareal medio y b) explicar la ocurrencia de eventos de blanqueamiento en el alga *Gelidium chilense*, característica de la zona intermareal baja y media. El mitílido *P. purpuratus* es un competidor dominante en el uso del sustrato primario en la zona intermareal media de la mayoría de los sitios expuestos al oleaje de Chile central (Castilla and Durán 1985; Navarrete and Castilla 2003). Las estructuras tri-dimensionales que forma esta especie (Alvarado and Castilla 1996) proveen un ambiente heterogéneo y galerías que favorecen el establecimiento y proveen refugio a otros invertebrados y algas (Castilla et al. 1989; Prado and Castilla 2006). Debido a su importancia ecológica esta especie ha sido objeto de una gran número de estudios científicos y Finke et al. (2009) desarrollaron un modelo biofísico para estudiar el régimen de temperatura corporal que experimentan los individuos. El alga roja *Gelidium chilense* puede cubrir grandes extensiones de la zona intermareal media baja y baja, especialmente en zonas relativamente protegidas del impacto directo de las olas (Santelices 1990; Wieters 2005; Wieters et al. 2009). Esta alga forma “colchones” (“turfs”) que actúan como un importante mediador del asentamiento de mitílicos (Navarrete et al. 2005) y de otras especies de invertebrados intermareales. Por ello es también considerada una de las principales especies formadoras de hábitat en la zona intermareal (Kelaher et al. 2007; Wieters 2005). Durante las temporadas de primavera-

verano la cobertura de esta alga puede verse afectada por blanqueamiento, lo que aparentemente ocurre por exposición a radiación UV durante emersiones prolongadas (Wieters et al. 2013).

En este sistema intermareal y utilizando estas dos especies modelo, los objetivos de este capítulo son: (1) Perfeccionar el modelo estadístico para la predicción de emersiones prolongadas experimentadas por especies de la zona media del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central (2) Caracterizar condiciones típicas y extremas del régimen de sumersión de largo plazo al que están expuestos los organismos de la zona media del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central (3) Cuantificar la importancia del oleaje en la exposición a temperaturas corporales elevadas de invertebrados intermareales (4) Evaluar la utilidad de modelos estadísticos de sumersión para explicar y predecir eventos de blanqueamiento en algas intermareales.

Materials and métodos

1. Sistema de estudio

La investigación se realizó en Las Cruces, Chile central (33°30'S, 71°38'W) al interior y en zonas aledañas a la reserva marina de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM). Las especies modelos son el mitílido *P. purpuratus* y el alga roja *G. chilense*, las que habitan en intermareal medio y bajo del área de estudio, según la clasificación típica usada por ecólogos marinos (Castilla 1981, Santelices 1990, Fernández et al, 2000).

2. Datos de altura de marea y ola

Para realizar predicciones de altura de marea se extrajeron los componentes armónicos del ciclo de mareas (Pawlowicz et al. 2002) usando series de tiempo altura de marea medidas cada un minuto en San Antonio (a menos de 10 km de Las Cruces, en

línea recta), para el año 2012 por SHOA (Servicio Hidrográfico y Oceanográfico de la Armada de Chile) y disponibles en internet (<http://www.ioc-sealevelmonitoring.org>). Datos de altura significativa de ola corresponden a predicciones retrospectivas (hindcast) del modelo global de olas NOAA's WAVEWATCH III para el nodo (33° 30'S, 72°W), ubicado a 34 km del sitio de estudio y con un intervalo de 3h. Investigaciones previas (Navarrete et al. 2015) han “validado” estas predicciones para altura máxima y dirección de oleaje, usando mediciones in situ mediante ADCP a 1 km del sitio de estudio.

3. Modelo estadístico para predecir regímenes de sumersión

En el capítulo anterior se presentó un modelo de regresión para predecir estados de emersión continua vs sumersión intermitente. En este trabajo ampliamos el número de días y horario de registro del régimen de sumersión para mejorar el ajuste y la aplicabilidad del modelo estadístico a un rango más amplio de condiciones ambientales. El número de días de registro se aumentó de 29 a 70 días y el número de horas de registro de 201.75h a 861.25h, lo que permitió registrar un mayor número de hora de emersión continua (de 29 a 160.5h). Además, para el análisis de los videos (de 15min de duración, equivalente a 900 frames) se diseñó un nuevo algoritmo de procesamiento de imágenes que permite clasificar los videos como emersión continua u otros estados, de una manera más simple y rápida que el algoritmo presentado en el capítulo 1 y utilizado en el capítulo 2, aunque esta no permite obtener el estado de sumersión frame a frame y por lo tanto no se puede calcular el porcentaje de sumersión. El algoritmo usa una coordenada aproximada del centro de la referencia visual (ver Cap. 1), desde la cual se recorta un campo de visión reducido, generando un nuevo video centrado en la referencia visual y la superficie de roca más cercana. Luego, las imágenes obtenidas de cada video de 15 min se ordenan según la intensidad de color azul promedio de los

frames y se genera una imagen compuesta que muestra los 6 frames más brillantes y los dos frames más oscuros. A partir de esta imagen compuesta el usuario puede determinar si no ocurrió ningún evento de sumersión (i.e. emersión continua) o ocurrió al menos algún evento de sumersión (i.e. otros estados) durante los 15min de cada video. Así, por ejemplo, el análisis de una jornada de grabación de 13 hrs (aprox 46.800 imágenes) implica que el usuario debe revisar en pantalla sólo 52 imágenes compuestas.

La emersión continua fue modelada en ventanas de 15min mediante un análisis de regresión logística binaria (Agresti 2002a), en que se incorporó como variables predictivas la altura de marea, la altura de ola y la interacción entre ambas. La regresión logística permite calcular un puntaje (score) que puede ser posteriormente ocupado para calcular la probabilidad de ocurrencia de la emersión continua (Fig. 1B). Para definir el punto de corte que separa entre emersión continua de la sumersión intermitente a partir de dichos puntajes (o score) se utilizó la aproximación de la curva ROC y el cálculo del punto óptimo de operación (Agresti 2002b).

4. Reconstrucción del régimen de sumersión de largo plazo

El modelo de regresión para predecir la emersión continua fue utilizado para reconstruir el régimen de sumersión para 14 años, del año 2000 al 2013, a partir de las series de tiempo de altura de marea y ola. Esto permitió calcular la emersión continua, o tiempo acumulado de exposiciones aéreas de duración mayor a 15min, para diferentes periodos de tiempo de interés como: días, meses, años y combinaciones hora*mes. Cuando la emersión continua se presenta como porcentaje respecto al periodo total evaluado representa también la probabilidad de ocurrencia de emersión continua para el periodo de tiempo de interés. También es posible expresar la emersión continua como un equivalente de horas acumuladas por día, como una manera alternativa de visualización, aunque el periodo evaluado haya sido mayor a un día (por ejemplo meses,

años). Como en este sistema no ocurre sumersión continua, la sumersión intermitente es el valor recíproco de la emersión continua. También se ocupó dicho modelo de regresión para estimar la duración de eventos individuales de emersión continua y sumersión intermitente. La diferencia entre emersión continua y duración de eventos de emersión continua, es que la primera evalúa tiempos acumulados de exposiciones aéreas por sobre un umbral de duración (15min), para un periodo de tiempo de interés mientras que la segunda evalúa la duración de intervalos ininterrumpidos de emersión continua. Otra diferencia, es que las duraciones de eventos de sumersión intermitente no son valores recíprocos de la duración de los eventos de emersión continua, como ocurre con la emersión continua y la sumersión intermitente.

Se realizó exploraciones de variabilidad mensual, estacional y diurna en la emersión continua y en las duraciones de eventos de emersión continua y sumersión intermitente. Se definió una ventana de medio-día de acuerdo con Finke et al. (2007) (1h antes a 2 h después del medio día solar) y de manera similar, se definió una ventana de amanecer (2h antes a 1 h después del amanecer), como una manera de cuantificar el posible riesgo de experimentar temperaturas elevadas o frías en diferentes meses del año.

Se utilizó el software Minitab para realizar el análisis de regresión logística. El software Matlab se utilizó para el procesamiento de imágenes de video, para el análisis de curva ROC y para la reconstrucción del régimen de sumersión de largo plazo.

5. Influencia del oleaje sobre la temperatura corporal del mitílido

Para evaluar las consecuencias del régimen de sumersión sobre exposición a temperaturas corporales elevadas se utilizó un modelo biofísico de intercambio de calor para el mitílido *P. purpuratus* desarrollado y validado previamente por Finke et al. (2009). Este modelo, implementado en Matlab, se modificó levemente para aumentar la

flexibilidad de su aplicación. El modelo anterior asumía un régimen de sumersión mareal, por lo tanto estimaba los tiempos de exposición aérea a partir de dos input solicitados al usuario: la serie de tiempo de altura de marea y la posición vertical del organismo. El nuevo modelo tiene como input la serie de tiempo de sumersión, lo que permite al usuario explorar diferentes regímenes de sumersión, tanto efectivos como hipotéticos. Otro cambio es que se eliminó el componente de desecación, ya que en el modelo de Finke et al. (2007) éste efecto se incluía como un elemento pasivo y de efecto marginal (la desecación no interactuaba con temperatura ni afectaba el contenido de humedad del organismo y su efecto sobre la temperatura corporal no sobrepasaba los 0.14°C).

El modelo utilizado requiere, series de tiempo de radiación solar, temperatura del aire y velocidad de viento. Todos estos datos se obtuvieron de la estación meteorológica de ECIM, en Las Cruces. Series de tiempo de temperatura del mar (SST) entre inicios del año 2000 y fines del año 2012, con una alta resolución de 5-10min y medidas a app. 1 m de profundidad también se obtuvieron de las bases de datos de ECIM

En el caso de series de tiempo de temperatura del mar los gaps fueron interpolados con valores representativos de las tendencias diurnas y estacionales. Las series de tiempo meteorológicas presentaban gaps de diferentes duraciones, por lo que se incorporó al modelo la posibilidad de reiniciarse luego de un gap, usando como temperatura de partida la del aire o el mar, dependiendo si ocurría emersión continua o no. Para evitar que el reinicio de las simulaciones luego de un gap, afectará el cálculo de indicadores de exposición a temperaturas corporales elevadas, las que debiesen ocurrir durante las horas de luz, se estandarizó que el modelo se aplicara a escala de días, discriminando entre días con series de tiempo completas e incompletas.

Para examinar el efecto del oleaje sobre temperatura corporal, se realizaron simulaciones bajo tres escenarios de sumersión: a) Un régimen de emersión continua permanente, en donde los animales nunca reciben agua. Este escenario irreal permite estimar un límite teórico a las condiciones más extremas de temperatura corporal, sirviendo de referencia para visualizar el efecto de diferentes tipos de régimen de sumersión. b) un régimen de sumersión mareal para el intermareal medio. Es decir, asumiendo que la costa de Chile fuera dominada solamente por mareas. En este régimen de sumersión perfectamente mareal, los límites físicos del intermareal serían por definición la altura máxima y mínima de mareas en el largo plazo, entonces el intermareal medio correspondería a la posición central del rango de mareas. c) un régimen de sumersión 'realista' para el intermareal medio, i.e. co-dominado por mareas y oleaje, generado como se indica arriba. Para simplificar las comparaciones del efecto de diferentes regímenes de sumersión, las simulaciones de temperatura corporal se realizaron para un único tamaño corporal, individuos con un largo de concha de 3cm. Este es un tamaño corporal moderadamente grande dentro del rango de tamaños que se observa en el sitio de estudio, donde los individuos no sobrepasan los 4 cm (Finke et al. 2009).

La simulación de temperaturas corporales bajo el régimen de sumersión efectivo (o co-dominado) se realizó bajo el supuesto de que durante la sumersión intermitente (olas que cubren los individuos con periodo de menos de 15 min), la temperatura corporal se mantiene al mismo valor que la temperatura del mar. Este supuesto tiene asidero en la elevada conductividad térmica del agua y en la convección forzada que genera el flujo de agua al romper la ola sobre los individuos (Denny and American Society of Zoologists 1993) El modelo de temperatura corporal permite evaluar la sensibilidad a este supuesto (Apéndice C). Se realizó una simulación de temperatura

corporal en que los mitílidos estuvieron sometidos de manera permanente a una tasa de sumersión de 1 evento de 1s de duración cada 15min. En esta simulación se permitió el intercambio de calor entre el organismo y el aire por los intervalos de 14min y 59s entre eventos de sumersión. Los resultados de este ejercicio sugieren que para tasas de sumersión iguales o mayores a un evento cada 15min *P. purpuratus* alcanza temperaturas corporales máximas inferiores a 28.5°C.

No se encontró en la literatura información acerca de los niveles de temperatura corporal que generan estrés subletal en *P. purpuratus*. Sin embargo en otras especies de mitílidos intermareales temperaturas corporales superiores a 30°C producirían daños a nivel celular e inducirían la producción de proteínas protectoras (HSP) (Halpin et al. 2004). De hecho Helmuth et al. (2011) proponen que el grado de exposición a temperaturas corporales mayores a 30°C es un indicador de riesgo para mitílidos intermareales en general (Helmuth et al. 2011). Aquí utilizamos dos indicadores de eventos extremos: La temperatura corporal máxima y la máxima duración de un evento de exposición a temperatura corporal sobre 30°C. Además, cuantificamos el número de días y el tiempo acumulado de exposición a temperatura corporal elevada (mayor a 30°C) por año. Estas dos últimas métricas fueron calculadas a nivel de mes y luego integradas por año, para disminuir distorsiones producidas por gaps en las series de tiempo meteorológicas.

6. Predicción de intensidades de blanqueamiento

Los datos de blanqueamiento, proporcionados por el laboratorio de la Dra Evie Wieters en ECIM, consisten en el conteo de puntos de cobertura de frondas sanas y frondas blanqueadas mediante cuadrantes permanentes de 50 x 50 cm con 81 puntos de intersección monitoreados, en general, cada 2 a 5 días en la zona intermareal medio-

baja. Este monitoreo fue realizado para cuatro temporadas de primavera-verano, entre los meses de septiembre y marzo (años 2010 a 2015)

Se exploró la sincronía entre eventos de emersión prolongada que ocurren en la ventana de medio-día solar y la ocurrencia de peaks de blanqueamiento en el alga *G. chilense*. Se observó que eventos intensos de blanqueamiento estaban asociados a emersiones prolongadas durante el medio día de primavera-verano, pero que no todas las emersiones prolongadas estaban asociadas con blanqueamiento. Entonces, ya que experimentos previos de laboratorio (Wieters et al. 2013) sugieren que los eventos de blanqueamiento de *G. chilense* son causados por exposición a elevados niveles de radiación UV, se generó una nueva variable potencialmente explicativa: La exposición aérea ininterrumpida a radiación solar. Esta variable integró en escala diaria los estados de sumersión modelados (emersión continua vs otros estados) con los valores medidos de radiación solar total, ya que, según análisis previos con datos locales la radiación solar total presenta una relación directa con la radiación UV. Para ello, en la serie de tiempo de radiación solar total, los datos que no coincidían con predicciones de emersión continua, fueron reemplazados por cero, luego de lo cual se calculó el promedio diario (incluyendo las 24 hrs del día)

Se exploró la asociación entre categorías de intensidad de blanqueamiento y radiación solar ininterrumpida durante los días previos. Las categorías de blanqueamiento fueron 4: Sin blanqueamiento, blanqueamiento escaso, blanqueamiento moderado y blanqueamiento intenso. Los datos clasificados como sin blanqueamiento son aquellos con valores exactos de 0%, mientras que los valores mayores a cero pero menores a 5% fueron clasificados como blanqueamiento escaso. Las categorías de blanqueamiento moderado e intenso corresponden a valores peak de blanqueamiento desde 5% y hasta no más de 15% y a partir de 15%, respectivamente. Es decir en estas

dos últimas categorías no se incorporan todas las observaciones entre o por sobre ciertos límites, sino sólo los valores peaks. Se tomó esta decisión pensando que nuestro interés no es la predicción de trayectorias de blanqueamiento, sino de la ocurrencia de eventos de una cierta intensidad. Además la presencia de valores elevados de blanqueamiento durante las trayectorias de descenso del blanqueamiento dificultarían estos análisis, especialmente considerando que, al parecer, el descenso del blanqueamiento en esta alga no corresponde a una recuperación de los tejidos fotosintéticos, sino a un desprendimiento de estos tejidos dañados.

Resultados

1. Modelo Estadístico para predecir el régimen de sumersión

El modelo estadístico generado en este capítulo, con una base de datos más amplia, genera un modelo cualitativamente diferente al modelo generado en el capítulo 2. El modelo del capítulo 2 tenía como componente estadísticamente significativo sólo la interacción entre mareas y olas, pero no la altura de marea y la ola por separado. En cambio el nuevo modelo incorpora, además de la interacción mencionada, la altura de marea y ola como componentes separados (Tabla 1). Como era de esperar, estos tres factores tuvieron un efecto negativo en la probabilidad de ocurrencia de la emersión continua.

La reconstrucción de emersión continua mostró una alta similitud con la serie de tiempo real registrada por el método telemétrico (Fig. 1C). La única excepción notable ocurrió en dos días a principios de marzo 2012, cuando valores altos de emersión continua no fueron predichos por el modelo estadístico.

2. Reconstrucción del régimen de sumersión de largo plazo

La reconstrucción de largo plazo del régimen de sumersión a partir del modelo estadístico indica que predomina la sumersión intermitente, ya que la emersión continua

ocurrió solamente un 12,8% del tiempo, lo que equivale a una emersión continua diaria de 3,1h, si quisiéramos representar esos 14 años en sólo un día. Además, en el largo plazo, una alta proporción de días (43,5%) no presenta emersiones que duren más de 15min.

La duración de los eventos de emersión continua presentó un peak de entre 3 y 4h, con un rango de variación de dos órdenes de magnitud, desde 15min hasta 19,5h (Fig 2A). Para la duración de eventos de sumersión intermitente el peak es de 9-10hrs y el rango de variación es de tres órdenes de magnitud, desde 45min hasta 20,6 días (Fig. 2B y C)

La emersión continua presentó una variación estacional e interanual más bien moderada en los 14 años que analizamos (Apéndice A). En cambio, la ocurrencia de eventos extremos de emersión continua y de sumersión intermitente presentó un patrón estacional algo más evidente, con peaks en los meses de primavera e invierno, respectivamente. (Apéndice B).

Se observó importantes patrones de variación diurna de la emersión continua para los diferentes meses del año, que eran compatibles con el ciclo diurno y estacional de las mareas (Fig. 3). La mayor proporción de emersión continua se observó en septiembre (17:00), coincidiendo con las mareas bajas más extremas del año, mientras que el mínimo fue de 0,2% en abril (entre las 09:00 y 10:30 hrs). Durante la ventana de medio día sólo meses de primavera (septiembre, octubre y noviembre) alcanzaron valores de emersión continua mayores a 20% y de hasta 30% para alguna combinación hora*mes. En cambio, durante la ventana del amanecer, la mayoría de los meses presentó emersión continua sobre 20% (para alguna combinación hora*mes) siendo las excepciones los meses invernales de mayo, junio y julio.

3. Régimen de temperatura corporal del mitílido

El régimen de temperatura corporal experimentado por *P. purpuratus* (individuos de 3cm) en el intermareal medio expuesto al oleaje de Las Cruces presentó las siguientes características en los 14 años recreados por el modelo de sumersión: a) Una temperatura corporal máxima de 35.8°C, b) una duración máxima de exposiciones a temperaturas corporales por sobre 30°C de 270min, c) una exposición acumulada a temperaturas corporales elevadas (>30°C) de 13 días al año y por un total de 19,2 h (Fig. 4).

El régimen de sumersión realista, co-dominado por mareas y olas, proporcionó a *P. purpuratus* un ambiente extremadamente más benigno que un ambiente intermareal donde el régimen de sumersión está dominado solamente por mareas y, por supuesto más benigno que si los individuos estuvieran constantemente en emersión. El número máximo teórico, de días de exposición a temperaturas corporales por sobre 30°C, fue de 57 días anuales, mientras que en el régimen de sumersión mareal la exposición fue de 43 días, 30 días más que en el régimen realista que incluye oleaje. Además, el tiempo acumulado de exposición a temperatura corporal elevada fue de 144h por año en individuos en emersión permanente, y de 86 horas en el régimen mareal, 67 horas más que en el régimen realista con oleaje.

4. Blanqueamiento del alga

El alga intermareal *G. chilense*, presentó, durante 4 temporadas de primavera-verano en Las Cruces, un total de 26 eventos de blanqueamiento, que reflejan daño a la capacidad fotosintética de los tejidos, (Fig. 5). 8 de estos eventos de blanqueamiento alcanzaron niveles peak iguales o mayores al 15% de la cobertura del alga. Estos eventos, que clasificamos como “intensos”, ocurrieron entre 0 y 3 veces por año. Su ocurrencia fue más frecuente para los meses de diciembre y enero que para el resto de

los meses y el más intenso de ellos alcanzó casi un 50% de la cobertura del agua (Fig. 5). El resto de los eventos, con peaks entre 5 y 15% de cobertura blanqueada ocurrieron unas 4 a 5 veces por año.

Se apreció una correspondencia entre la ocurrencia de eventos de blanqueamiento y peaks de emersión continua cercanas al medio día de los meses de primavera-verano (Fig 5). Esto es claramente apreciable para los 8 eventos intensos de blanqueamiento, los cuales estuvieron asociados a emersiones continuas de entre 3 y 5h durante los días previos. En el caso de los blanqueamientos moderados, la mayoría de estos estuvieron también asociados a la ocurrencia de peaks de emersión continua (15 de 18 casos). Sin embargo, no todas las emersiones prolongadas durante los medios días de primavera-verano estuvieron asociadas a la ocurrencia de eventos de blanqueamiento. Esto sugiere que la ocurrencia de eventos de blanqueamiento depende de la interacción entre emersiones prolongadas y alguna variable meteorológica.

La radiación solar ininterrumpida, que representa la integración a escala diaria entre la magnitud de la radiación solar y la emersión continua, presentó valores entre 0 y $300\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$. Esta variable presentó una relación cuantitativa positiva con categorías de intensidad de blanqueamiento de *G. chilense* (Fig. 6). Los eventos de blanqueamiento intenso estuvieron asociados con valores máximos de radiación solar ininterrumpida que eran en promedio unas 4 veces mayores que para las observaciones sin blanqueamiento ($47,4$ vs $197,6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$). Además todas las observaciones de blanqueamiento intenso estuvieron asociadas a valores máximos de radiación solar ininterrumpida durante los días previos por sobre los $160 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Y en el caso de las observaciones sin blanqueamiento, todas ellas ocurrieron con valores de radiación solar ininterrumpida inferiores a $150 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ durante los días previos. La relación entre radiación solar ininterrumpida y la intensidad del blanqueamiento presentó una relación

positiva no lineal (Apéndice D). Por debajo de niveles de radiación solar ininterrumpida de $150 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ se observó una región donde se concentran todas las observaciones sin blanqueamiento, donde el blanqueamiento nunca supera el 15% y donde los incrementos en radiación solar ininterrumpida tienen un efecto moderado en el incremento de la intensidad de blanqueamiento. A partir de radiaciones solares ininterrumpidas de $150 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ el efecto de incrementos de radiación solar ininterrumpida sobre los niveles de blanqueamiento se intensifica notablemente.

Discusión

La reconstrucción de largo plazo del régimen de sumersión muestra que en Chile central los organismos que habitan en el intermareal medio están sujetos predominantemente (87% del tiempo) a sumersión intermitente ya que las olas cubren a los organismos frecuentemente. Más aún, una alta proporción de días (44%) no se observa emersión continua (i.e. los eventos de emersión tienen duraciones inferiores a 15min). Usando el modelo biofísico de balance térmico mostramos que este régimen de sumersión realista reduce fuertemente la exposición de *P. purpuratus* a temperaturas corporales elevadas respecto a valores teóricos esperados si el sistema de estudio fuera un régimen dominado por mareas, como se había asumido anteriormente para esta especie (Finke et al. 2009). Por ejemplo, el régimen de sumersión efectivo reduce la exposición anual a temperaturas corporales mayores a 30°C de 43 a 13 días y de 86 a 43 horas. Por otra parte, en el alga roja intermareal, *G. chilense*, se observaron 26 eventos de blanqueamiento durante los 4 años de monitoreo, la mayoría de ellos de menor magnitud (5%), pero algunos muy intensos (15-50%). La reconstrucción del régimen de sumersión incorporando alturas de marea y ola permitió calcular series de tiempo de exposición acumulada diaria a radiación solar y fue posible predecir la ocurrencia de la mayoría de los eventos de blanqueamiento y además estimar cualitativamente su

magnitud. Esto sugiere que el fenómeno de blanqueamiento en esta alga es esencialmente predecible y abre posibilidades promisorias para la reconstrucción de eventos de blanqueamiento en el pasado y su proyección bajo diferentes escenarios de cambio climático.

Trabajos recientes han recalcado la importancia de predecir eventos extremos de estrés ya que estos podrían forzar respuestas ecológicas abruptas, en contraposición a los cambios graduales que se esperarían basado en tendencias de largo plazo de las condiciones ambientales promedio (Harley and Paine 2009; Jentsch et al. 2007; Monaco and Helmuth 2011; Wethey et al. 2011b) Para poder reconstruir o predecir eventos de estrés en el ambiente intermareal es necesario contar con modelos que puedan simular regímenes de sumersión realistas, ya que estos determinan cuándo, que tan seguido y cuanto tiempo están los organismos expuestos al ambiente terrestre. Luego, este régimen de sumersión realista debe ser integrado con las variables meteorológicas de manera de representar los aspectos del clima que son relevantes a la escala de los organismos (Monaco and Helmuth 2011). Por otra parte, las tendencias (e.g. diurnas, estacionales) y los eventos extremos del régimen de sumersión, en interacción con variables climáticas permitirían visualizar de mejor manera las fuerzas de selección que operan sobre las respuestas adaptativas y plásticas de las especies del intermareal permitiendo una mejor estimación de factores de seguridad (o vulnerabilidad) de las especies frente a la variabilidad climática actual y bajo escenarios de cambio climático futuro (Bozinovic et al. 2011; Bozinovic and Poertner 2015; Somero 2012).

Nuestro modelo estadístico de emersión continua reconstruyó de manera muy satisfactoria la serie de tiempo diaria observada, mostrando alta precisión y desviaciones muy menores de los valores observados. Sin embargo el modelo falló en la predicción de dos días con altos valores de emersión continua que ocurrieron en marzo de 2012

(ver Fig. 1). Los factores que llevan a estas desviaciones puntuales entre el modelo y lo observado no son del todo claras, pero es posible que la dirección de propagación de la ola o bien propiedades del viento local en esos dos días se hayan traducido en emersión menor a la esperada. Estas posibilidades deben explorarse para determinar si se pueden incorporar como variables en el modelo de sumersión. Otro desafío pendiente es la obtención de set de datos del régimen de sumersión para múltiples plataformas rocosas de un sitio, para así mejorar la generalización de las observaciones puntuales.

Finke et al. (2007) propusieron que el intermareal de la costa templada de Chile puede ser una región del mundo particularmente estresante para los organismos que allí habitan pues presenta una alta exposición aérea durante la los medios días de verano, en comparación a muchas otras costas templadas del mundo. Ciertamente, basándose en predicciones de marea solamente, la posición media del rango de mareas de la costa templada de Chile presentaría emersión continua para los medios días de verano un 57% del tiempo, cerca de nuestra área de estudio (re-calculado desde la fig. 2 y apéndice 1 en Finke et al. 2007). Nuestros resultados muestran en cambio que la emersión continua en estas latitudes puede ser menor al 20%, para esta misma ventana de riesgo para temperaturas corporales elevadas. Esto no significa que el ambiente de la zona central de Chile sea poco estresante. Por ejemplo, las bajas alturas de marea durante las horas cercanas al medio día en verano, aunque no garantizan la ocurrencia de emersión continua, favorecerán la ocurrencia de bajas tasas de sumersión, las que si son muy bajas (e.g. 4 a 8 h⁻¹), pudieran determinar periodos prolongados en que los mitílidos experimentan oscilaciones térmicas amplias (e.g. 5-10°C en escala de unos pocos minutos), durante periodos extendidos de tiempo (hrs). Es importante entonces destacar que las diferencias entre el estudio basado en mareas de Finke et al. (2009) y nuestro estudio resaltan la enorme importancia de considerar el efecto combinado de marea y

oleaje al momento de caracterizar y comparar regímenes de sumersión y de desarrollar experimentos de laboratorio para entender las respuestas fisiológicas de estos organismos.

A pesar de que a nivel local, la exposición al oleaje puede reducir la exposición a temperaturas corporales extremas, a nivel de comparaciones geográficas una mayor exposición al oleaje no garantiza un ambiente térmico menos estresante. De hecho el número anual de días de exposición a temperaturas corporales sobre 30°C es mayor para los niveles medios del mitílido *P. purpuratus* en la costa de Chile central (33°30'S) que los predichos por Helmuth et al. (2011) para los niveles medios del mitílido *Mytilus californianus* en la costa de California (13 vs 5 días anuales). Esto se debe a que, a pesar de que las olas disminuyen la exposición aérea, la zona intermareal media de Chile está desplazada por sobre el nivel de marea (ver Cap 2). Helmuth et al. (2002) describen que en la costa de California las mareas altas predominan durante el medio día de verano, cubriendo a los mitílicos y previniendo temperaturas corporales elevadas, lo que en este caso explica que pueda ser la costa con mayor influencia del oleaje (Fig. 3B en Bird et al. 2013) la que presenta un riesgo térmico comparativamente mayor.

El blanqueamiento ha sido un potente foco de investigación en el caso de corales de zonas tropicales (Baker et al. 2008) y en mucho menor medida para macroalgas. La predicción de blanqueamiento es una tarea compleja ya que depende de la interacción entre diferentes factores de estrés ambiental y porque la vulnerabilidad al blanqueamiento dependerá también de factores biológicos y características locales del hábitat. A pesar de esta complejidad ha sido posible desarrollar modelos relativamente sencillos para predecir blanqueamiento de corales en escalas geográficas amplias a partir predominantemente de la temperatura del agua de mar (Berkelmans 2009) pero también más recientemente incorporando otras variables como radiación solar (Barnes

et al. 2015). En el caso de macroalgas, mientras uno aspiraría a construir un modelo relativamente sencillo con pocas variables explicativas, el blanqueamiento puede estar influido por la exposición simultánea a múltiples factores de estrés físico (temperaturas, radiación solar, radiación UV, desecación) y biológico (e.g. herbivoría, competencia, patógenos) y la vulnerabilidad al blanqueamiento puede variar dependiendo por ejemplo de la disponibilidad de nutrientes, la fenología (e.g. estado reproductivo) y la aclimatación previa (Davison and Pearson 1996; Harley et al. 2012). A partir del régimen de sumersión modelado y las mediciones de radiación solar total, estimamos la exposición aérea ininterrumpida a radiación solar experimentada diariamente por *G. chilense*, con resultados sorprendentemente promisorios en términos de predecir ocurrencia y niveles de blanqueamiento observado. Es importante notar, en primer lugar, que el régimen de sumersión modelado corresponde a otra plataforma rocosa que aquellas donde se realizaron las mediciones de blanqueamiento, de manera que podría construirse un modelo más preciso usando observaciones telemétricas de sumersión que parametricen un modelo de sumersión para las zonas de *G. chilense*. En segundo lugar, nosotros asumimos que cuando ocurre sumersión el alga no percibe radiación solar, cuando en la realidad el oleaje reduce pero no elimina la irradiación solar. Mediciones de radiación solar percibida por el alga en este sistema energético de oleaje serían muy útiles para mejorar el modelo. En todo caso, la acción del oleaje sobre el efecto de la radiación incidente puede ser más bien indirecta a través de mantener las frondas hidratada y hacerlas menos sensibles a radiaciones solares elevadas.

Nuestros resultados apoyan las conclusiones de Wieters et al. (2013) de que elevada de radiación solar (UV) serían la causa de los eventos de blanqueamiento. Los estudios experimentales de campo de Irving et al. (2004) y de Scrosati and Dewreede (1998) también apuntan al rol de la irradiación solar en la generación de eventos de

blanqueamiento en algas intermareales, pero con algunos matices. El estudio de Irving et al. (2004) apunta a la relevancia de interacción de una especie modelo con otra especie de alga que provee sombra, reduciendo así la irradiación solar y la magnitud del blanqueamiento. Y Scrosati and Dewreede (1998) apuntan a que la densidad del alga constituye un factor protector que reduce la irradiación de las algas y con ello la desecación de estas. Los experimentos de laboratorio de Martone et al. (2010) indican también que el principal factor que determina el blanqueamiento en algas intermareales es la desecación. Nosotros no evaluamos la asociación entre desecación y blanqueamiento de *G. chilense*. En nuestro caso y a pesar de la complejidad del problema y de las limitaciones metodológicas, la radiación solar ininterrumpida diaria se muestra como una variable explicativa relevante y promisoría en términos de realizar reconstrucciones (hindcast) o proyecciones de blanqueamiento bajo escenarios de cambio climático.

Modelos de sumersión que permitan reconstruir o proyectar regímenes de exposición a variables climáticas que producen estrés en organismos marinos son fundamentales para mejorar nuestro entendimiento de las presiones evolutivas que han dado forma a la fisiología de estos organismos. Sin una recreación realista del ambiente al cual los organismos están expuestos, resulta difícil la interpretación de resultados de experimentos de laboratorio que evalúan tolerancias y capacidad fisiológica como herramientas proyectar respuestas ecológicas a variaciones climáticas pasadas o futuras (Wernberg et al. 2012). Tal como hemos abordado en este capítulo, modelos que predigan la temporalidad de emersiones prolongadas favorecen la predicción de temperaturas corporales elevadas en mitílidos y de blanqueamiento en macroalgas. También debieran favorecer la reconstrucción y proyección de regímenes de desecación y la modelación de ocurrencia e intensidad de eventos de mortalidad masiva que se

registran ocasionalmente en el intermareal (Chan et al. 2006; Harley 2008). A su vez, como sugieren los modelos de dinámicos de presupuesto energético (Matzelle et al. 2015; Van Der Meer 2006) caracterización realista de regímenes de sumersión permiten modelar efectos ecológicos más sutiles de cambio climático, que no estén mediados necesariamente por eventos de estrés agudo o letal, pero que pueden en el largo plazo tener enormes consecuencias sobre la estructura de la biota marina.

Tablas

Tabla 1. Modelo de regresión logística para predecir la ocurrencia de emersión continua en el nivel medio del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. El número total de días analizado fue de 70 y el número total de horas fue 861.25. El modelo de regresión y todos sus componentes fueron estadísticamente significativos.

B1: Las propiedades de los datos ingresados para construir el modelo.

Rango	Mínimo	Máximo
Fechas (dd-mmm-yyyy)	19-ene-2012	31-mar-2012
Característica	Valor	
Parámetros:		
Intercepto (b0)	14,1751	
Pendiente marea (b1)	-7,4539	
Pendiente ola (b2)	-3,7308	
Interacción (b3)	-2,4495	
AUC (Área bajo la curva ROC)	0,9624	
Ecuación score	Score=b0+b1*Marea+b2*Ola+b3*Marea*Ola	
Punto de corte:		
Valor (score)	0,3693	
Sensibilidad	0,6791	
Especificidad	0,9729	
Valor predictivo positivo	0,8516	
Valor predictivo negativo	0,9298	

Figures

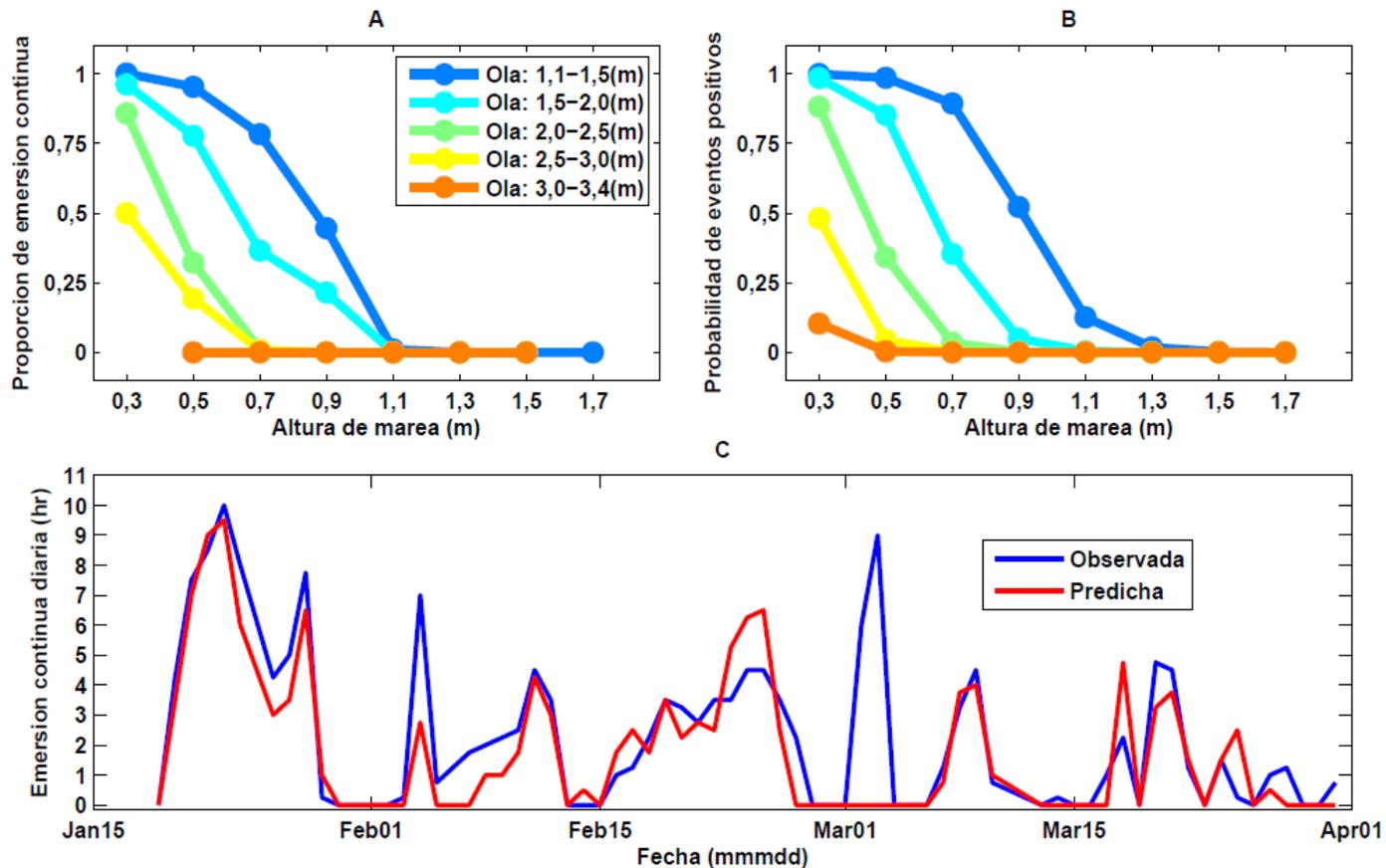


Figura 1. Figura 1. Modelo de regresión logística para predecir emersión continua a partir de la altura de marea y ola, para la zona media del intermareal rocoso expuesto al oleaje en Chile central, Las Cruces. A) Proporciones empíricas de emersión continua, para diferentes combinaciones de altura de marea y ola. B) Probabilidad modelada de ocurrencia de emersión continua para diferentes combinaciones de altura de marea y ola. C) Serie de tiempo observada y modelada de emersión continua diaria.

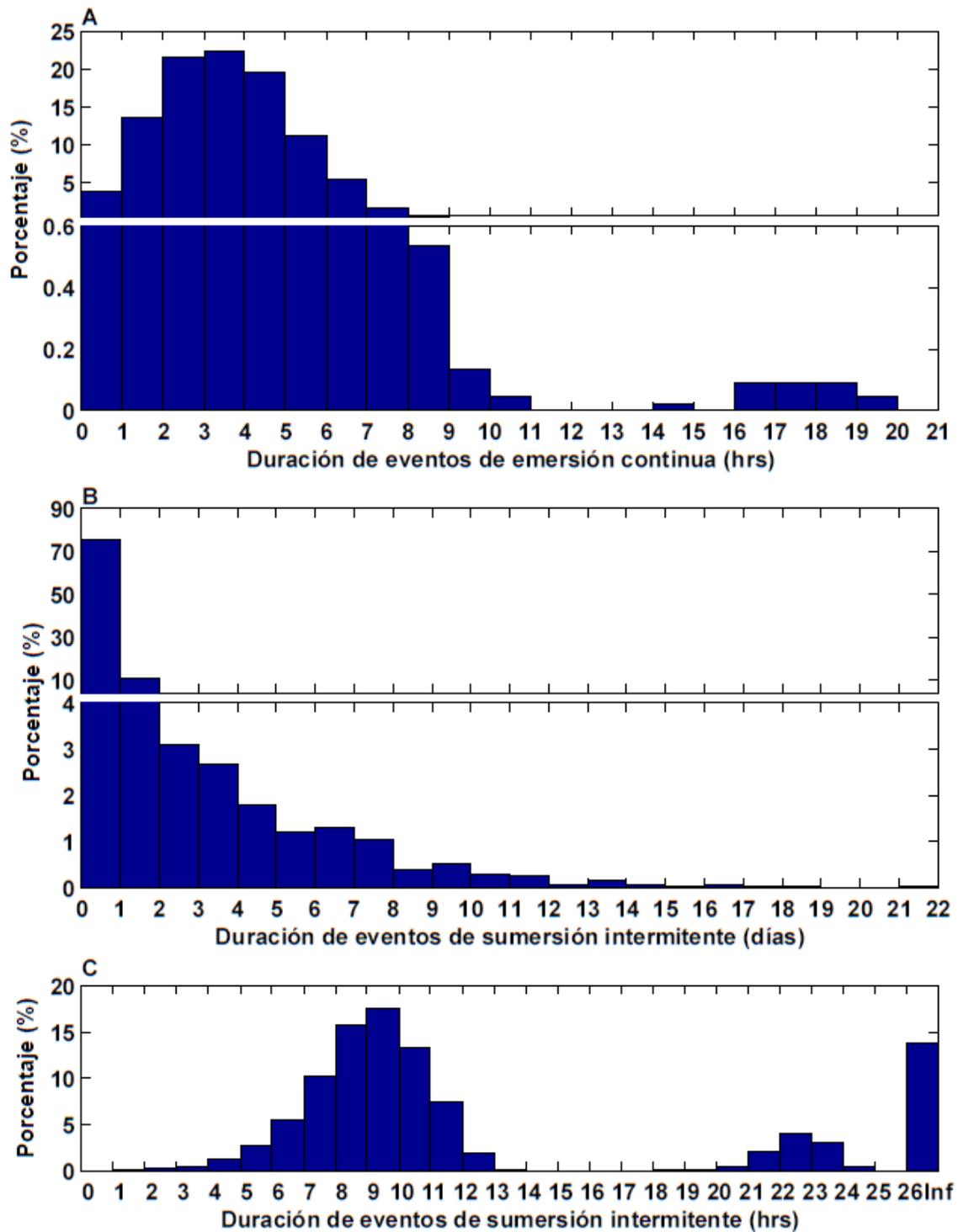


Figura 2. Distribución de las duraciones de eventos de emersión continua (A) y sumersión intermitente (B–C) para el intermareal medio en Chile central, Las Cruces. Los datos corresponden a 14 años (2000–2013) de simulación (hindcast) basada en un modelo estadístico a partir de alturas de marea y ola. Notar cambios de escala en eje Y para las gráficas A y B y el cambio de escala en eje X entre B y C.

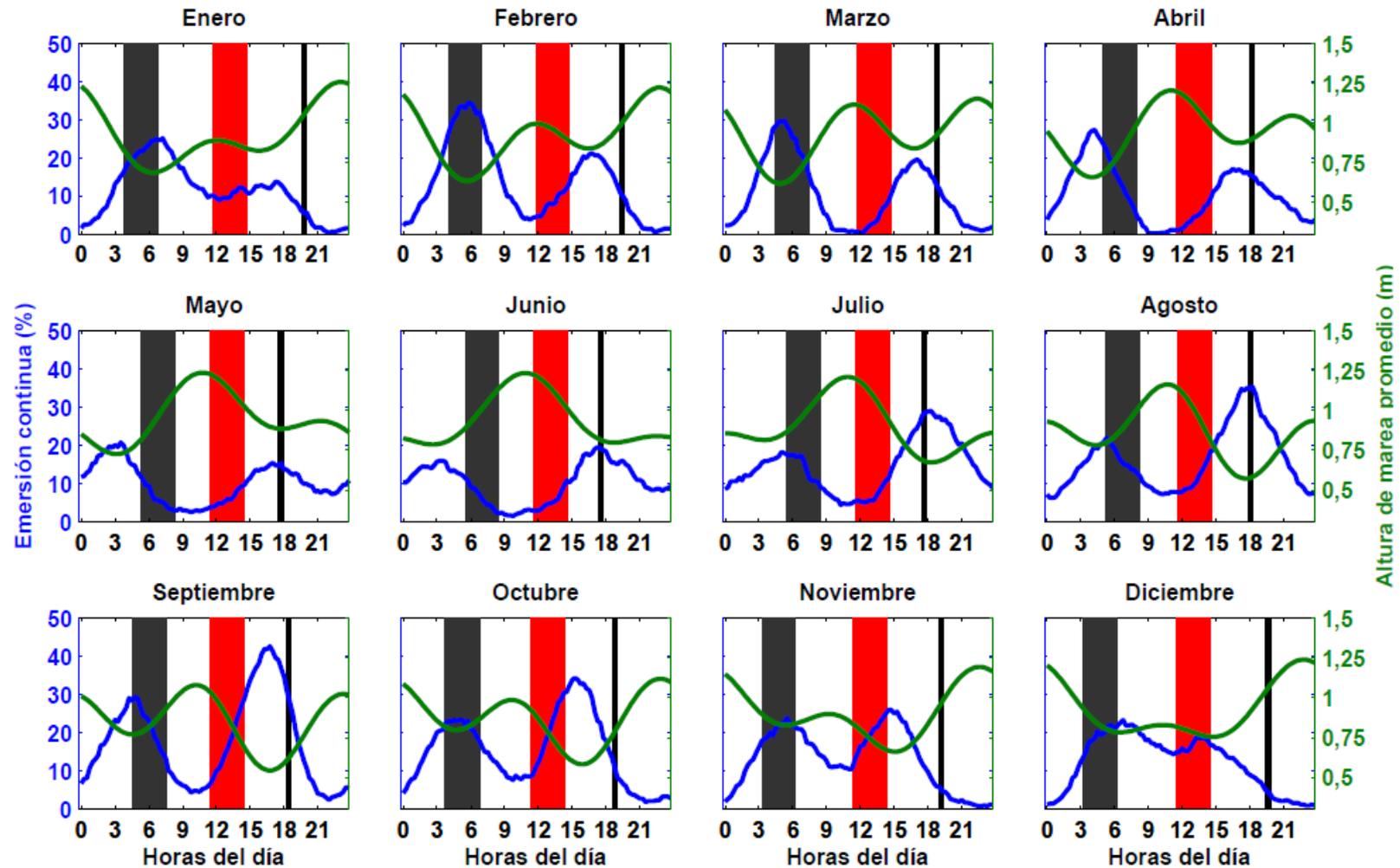


Figura 3. Porcentaje de ocurrencia de emersión continua para diferentes combinaciones de hora–mes y su comparación con los niveles promedio de marea respectivos, para el nivel medio (zona mitílidos) del intermareal rocoso expuesto al oleaje en Chile central, Las Cruces. Basado en 14 años (2000–2013) de simulación retrospectiva (hindcast) mediante un modelo estadístico a partir de alturas de marea y ola.

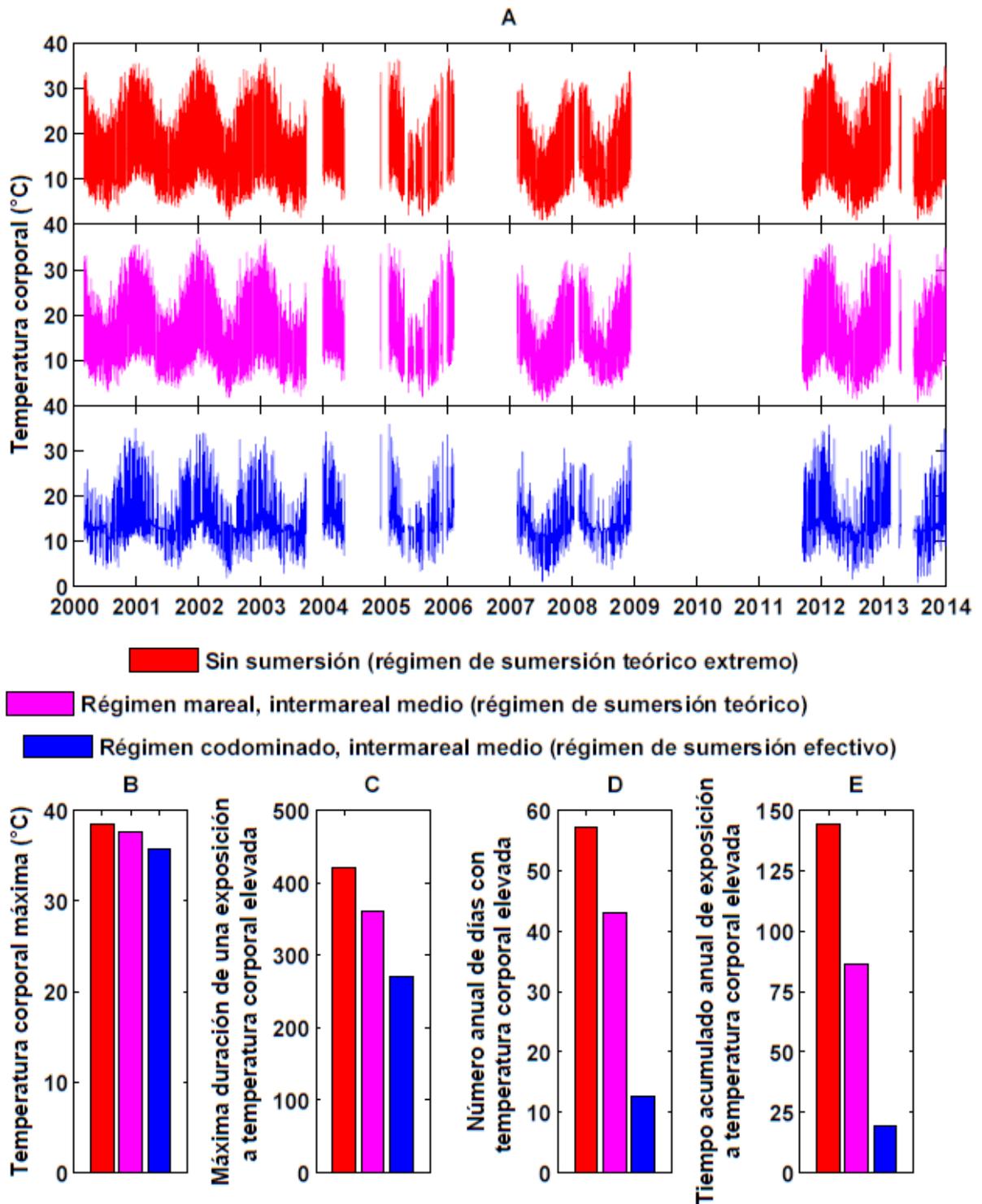


Figura 4. Efecto del régimen de sumersión sobre la exposición a temperaturas corporales elevadas ($\geq 30^{\circ}\text{C}$). A) Series de tiempo de temperatura corporal simuladas para el mitílido *Perumytilus purpuratus* (individuos 3 cm) en Chile central, Las Cruces. B–E: Efecto del tipo de régimen de sumersión sobre la exposición a temperaturas corporales elevadas.

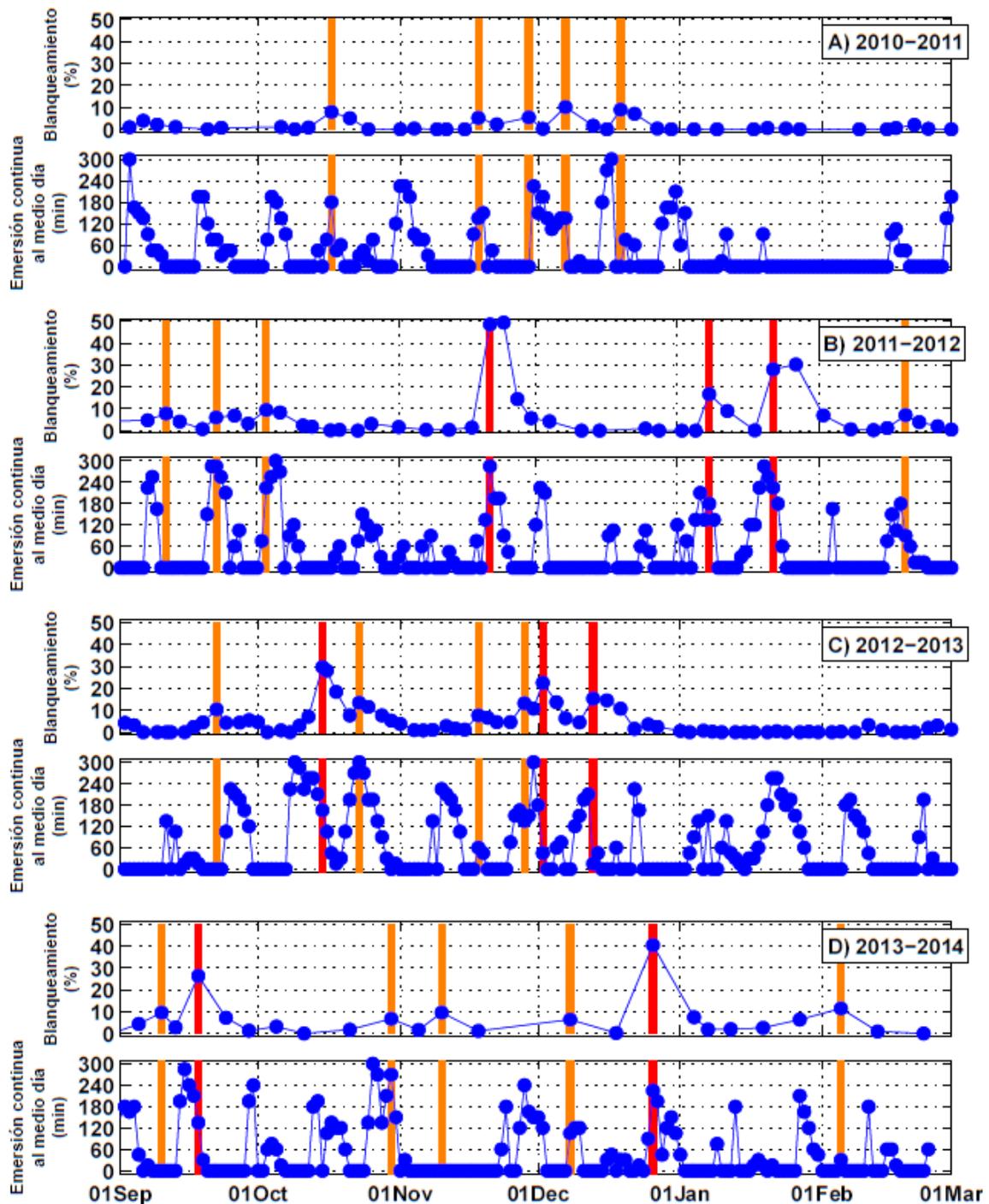


Figura 5. Asociación entre el blanqueamiento del alga intermareal *Gelidium chilense* y la emersión continua (modelada) al medio día (2hr antes a 3hr después del mediodía solar) en Chile central, Las Cruces. Las líneas verticales rojas y naranjas marcan eventos de blanqueamiento intenso ($15\% \leq \text{Blanqueamiento}$) y moderado ($5\% \leq \text{Blanqueamiento} < 15\%$), respectivamente.

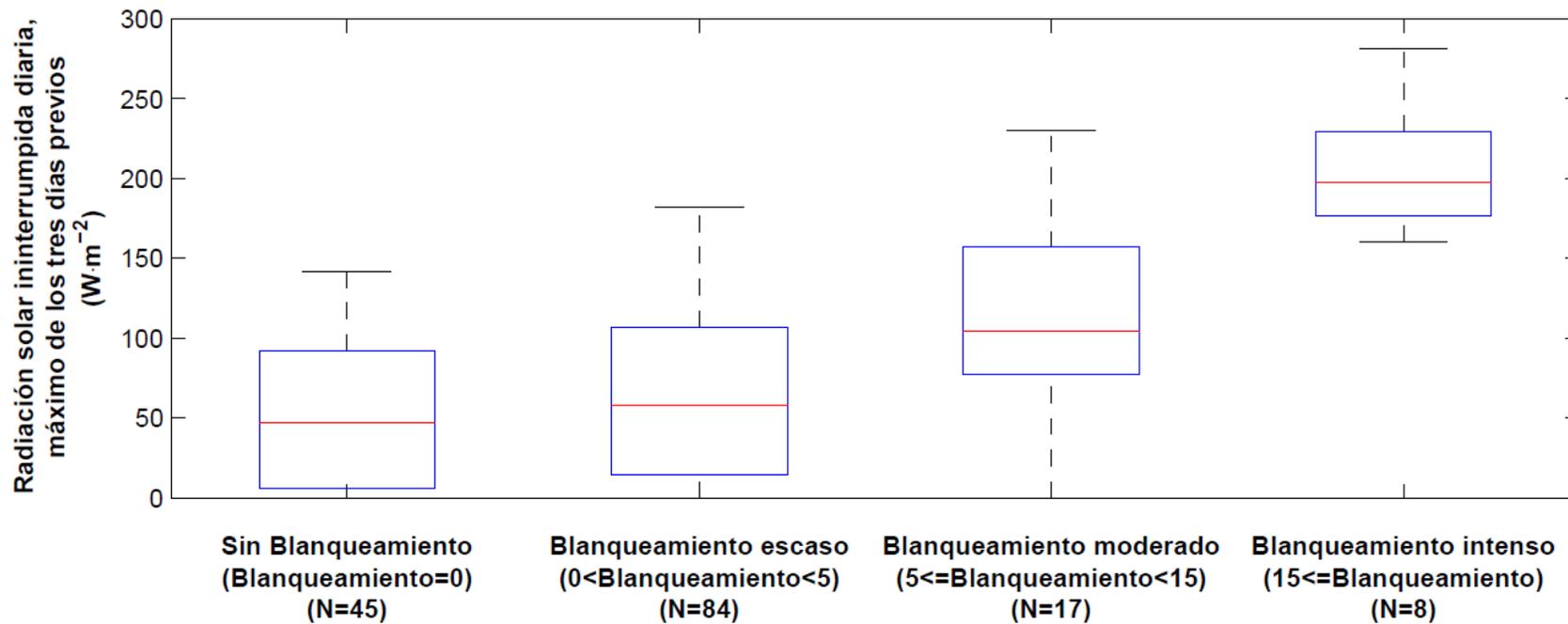
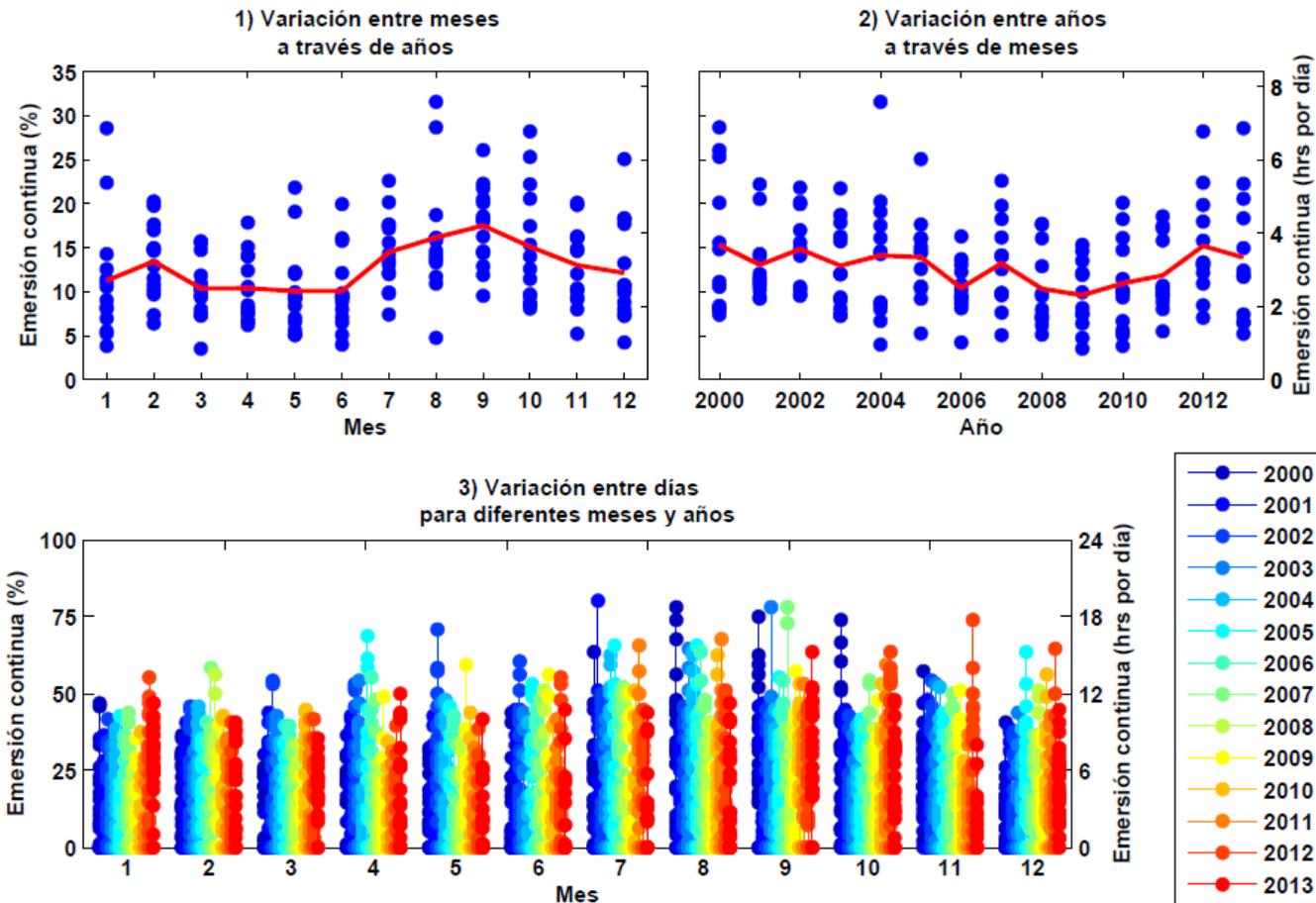
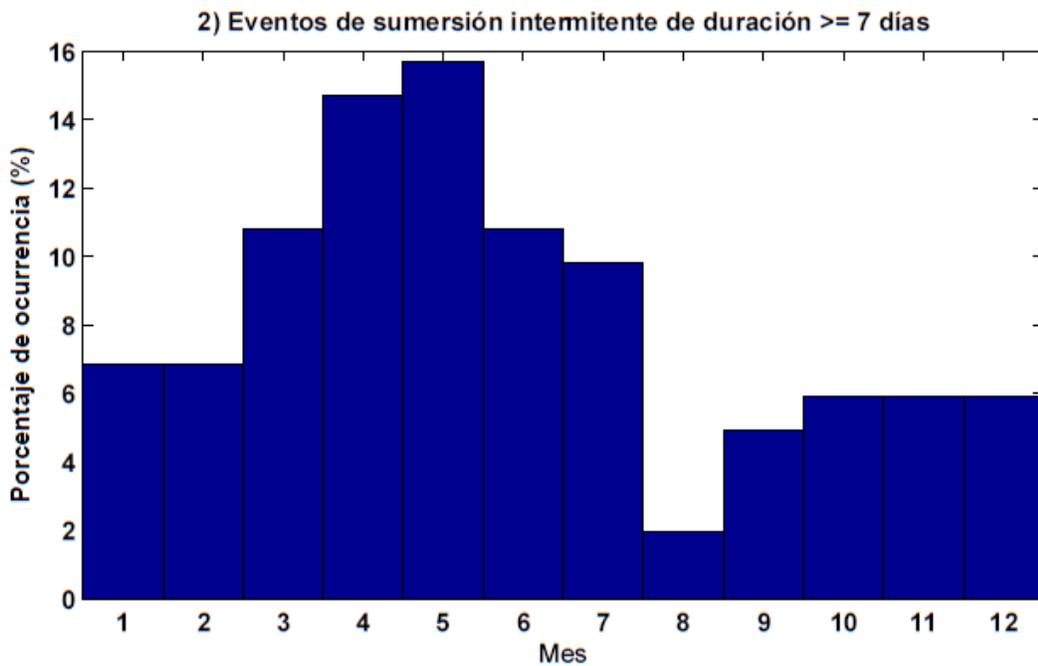
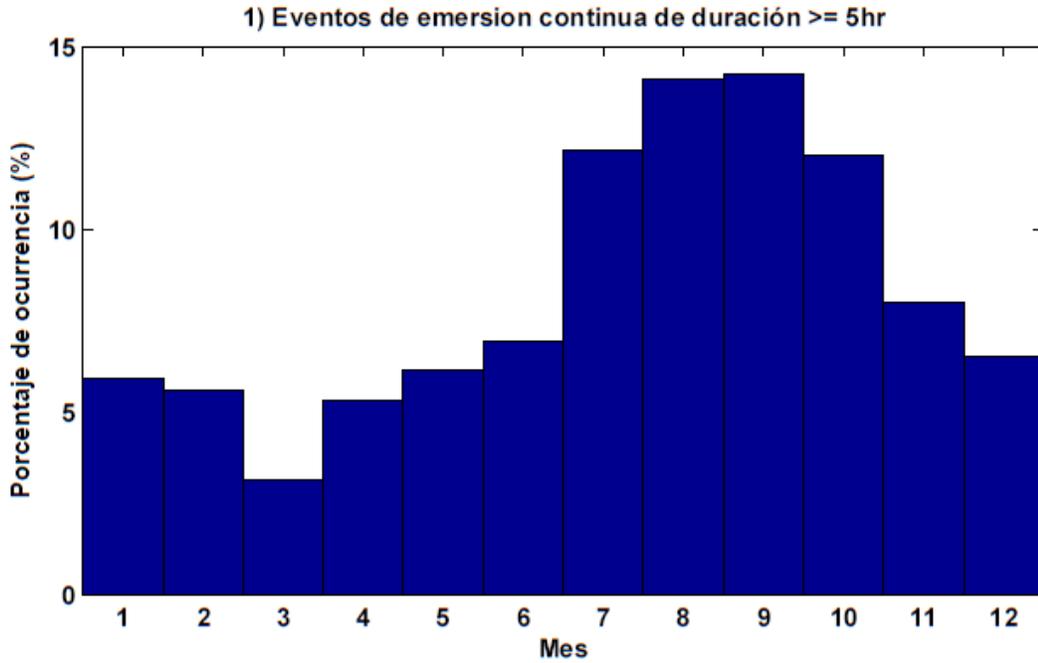


Figura 6. Asociación entre categorías de intensidad de blanqueamiento de la cobertura del alga *Gelidium chilense* y niveles de radiación solar ininterrumpida, en el intermareal expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces. La radiación solar ininterrumpida integra el régimen de sumersión (modelado) con la radiación solar total (medida) asumiendo que la sumersión intermitente proporcionada por las olas impide el daño al tejido fotosintético que altos valores de radiación solar (total o UV) pudieran potencialmente generar.

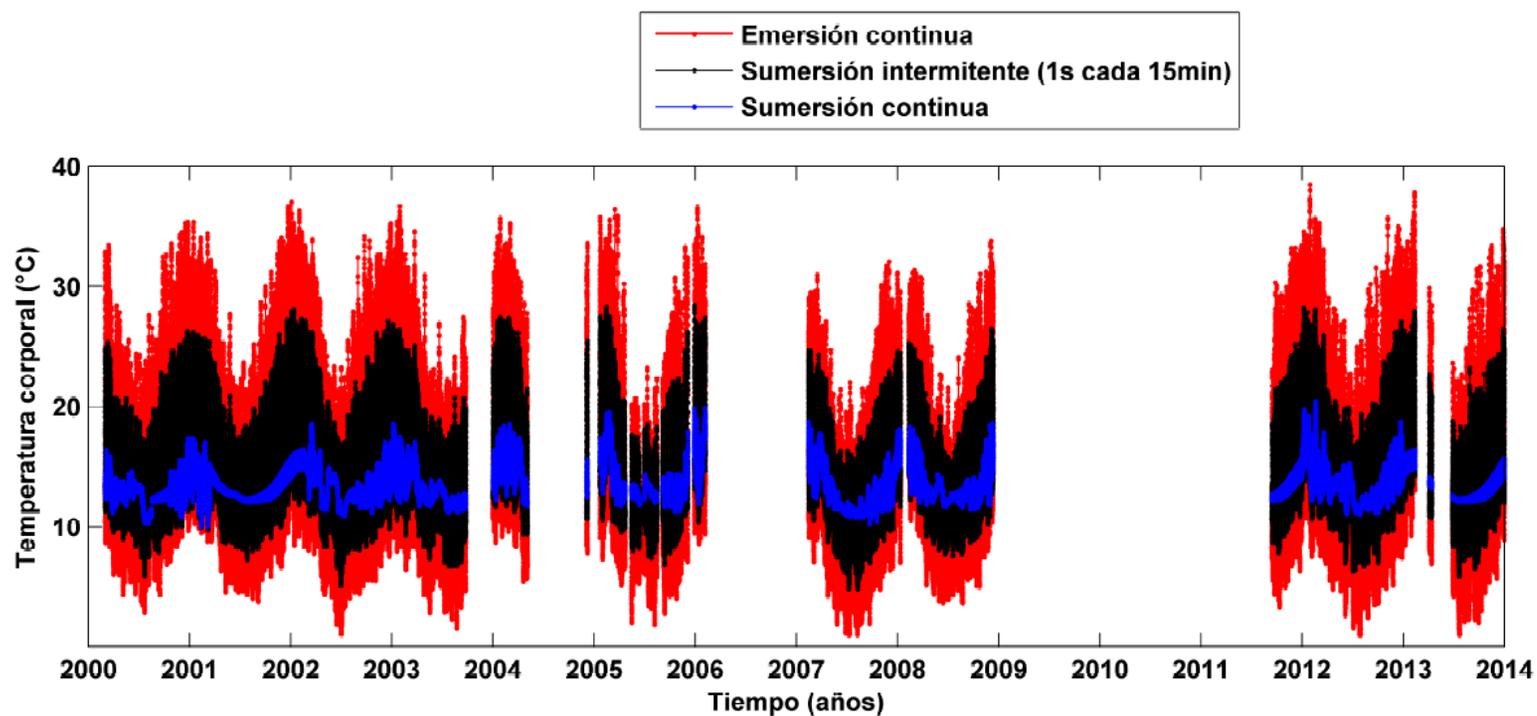
Apéndice



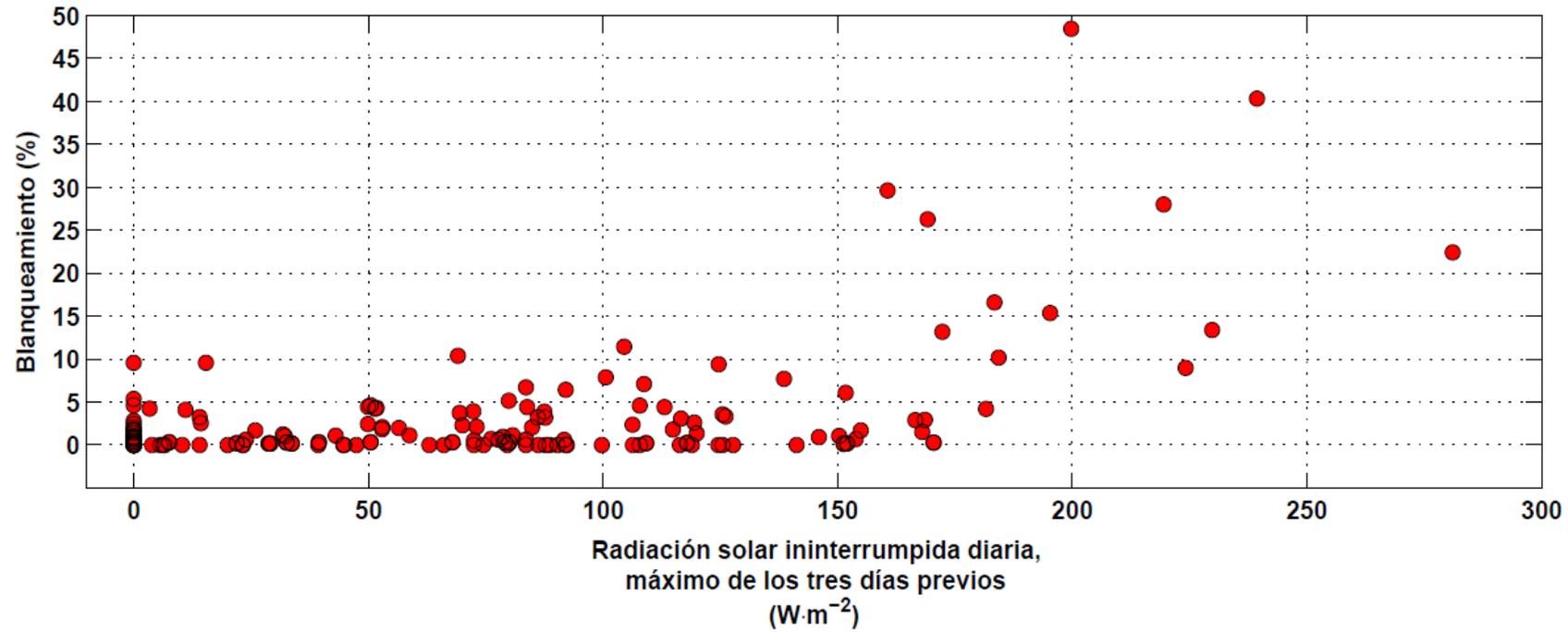
Apéndice A: Variación de la emersión continua a nivel de meses, años y días, para el nivel medio del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces, de acuerdo con una simulación para 14 años utilizando en un modelo estadístico a partir de altura de marea y ola.



Apéndice B. Estacionalidad en la ocurrencia de eventos extremos de emersión continua y sumersión intermitente en el nivel medio del intermareal rocoso expuesto al oleaje de Chile central, Las Cruces, de acuerdo con una simulación para 14 años utilizando en un modelo estadístico a partir de altura de marea y ola. El porcentaje de ocurrencia se eventos extremos se calcula en base al total de eventos extremos simulados



Apéndice C. Efecto de la sumersión intermitente en el régimen de temperatura corporal del mitílido *P. purpuratus* en Chile central (Las Cruces). Para ello se utilizó un modelo biofísico de temperatura corporal para un individuo de 3cm de largo, asumiendo que el individuo no experimenta enfriamiento por evaporación. La simulación consideró una tasa de sumersión baja, de 1 evento de 1s cada 15min. A modo de comparación se realizó la simulación bajo dos escenarios adicionales: Emersión continua y sumersión continua.



Apéndice D. Relación no lineal entre la radiación solar ininterrumpida diaria y el nivel de blanqueamiento del alga intermareal *Gelidium chilense* en Chile central, Las Cruces.

Referencias

- Agresti, A. 2002a. Chapter 5: Logistic Regression, p. 165-210. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc.
- . 2002b. Chapter 6: Building and Applying Logistic Regression Models, p. 211-266. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc.
- Alvarado, J. L., and J. C. Castilla. 1996. Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* **133**: 135-141.
- Baker, A. C., P. W. Glynn, and B. Riegl. 2008. Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **80**: 435-471.
- Barnes, B. B. and others 2015. Prediction of coral bleaching in the Florida Keys using remotely sensed data. *Coral Reefs* **34**: 491-503.
- Berkelmans, R. 2009. Bleaching and Mortality Thresholds: How Much is Too Much?, p. 103-119. *In* M. H. van Oppen and J. Lough [eds.], *Coral Bleaching. Ecological Studies*. Springer Berlin Heidelberg.
- Bird, C. E., E. C. Franklin, C. M. Smith, and R. J. Toonen. 2013. Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* **1**.
- Bozinovic, F., P. Calosi, and J. I. Spicer. 2011. Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 42 **42**: 155-179.
- Bozinovic, F., and H.-O. Poertner. 2015. Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution* **5**: 1025-1030.
- Bustamante, R. H., and G. M. Branch. 1996. Large scale patterns and trophic structure of southern African rocky shores: The roles of geographic variation and wave exposure. *Journal of Biogeography* **23**: 339-351.
- Castilla, J. C., and L. R. Durán. 1985. Human Exclusion from the Rocky Intertidal Zone of Central Chile: The Effects on *Concholepas Concholepas* (Gastropoda). *Oikos* **45**: 391-399.
- Castilla, J. C., C. Luxoro, and S. A. Navarrete. 1989. Galleries of the crabs *Acanthocycclus* under intertidal mussel beds: their effects on the use of primary substratum. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**: 199-204.
- Chan, B. K. K., D. Morritt, M. De Pirro, K. M. Y. Leung, and G. A. Williams. 2006. Summer mortality: effects on the distribution and abundance of the acorn barnacle *Tetraclita japonica* on tropical shores. *Marine Ecology Progress Series* **328**: 195-204.
- Connell, J. H. 1961. Effects of Competition, Predation by *Thais lapillus*, and Other Factors on Natural Populations of the Barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* **31**: 61-104.
- Davison, I. R., and G. A. Pearson. 1996. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology* **32**: 197-211.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs* **41**: 351-389.
- Denny, M. W. 2006. Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology* **40**: 439-461.
- Denny, M. W., and M. American Society of Zoologists. 1993. *Air and Water: The Biology and Physics of Life's Media*. Princeton University Press.

- Denny, M. W., and C. D. G. Harley. 2006. Hot limpets: predicting body temperature in a conductance-mediated thermal system. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2409-2419.
- Denny, M. W., L. P. Miller, and C. D. G. Harley. 2006. Thermal stress on intertidal limpets: long-term hindcasts and lethal limits. *Journal of Experimental Biology* **209**: 2420-2431.
- Fernandez, M. and others 2000. Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation. *Revista chilena de historia natural* **73**: 797-830.
- Finke, G. R., F. Bozinovic, and S. A. Navarrete. 2009. A Mechanistic Model to Study the Thermal Ecology of a Southeastern Pacific Dominant Intertidal Mussel and Implications for Climate Change. *Physiological and Biochemical Zoology* **82**: 303-313.
- Finke, G. R., S. A. Navarrete, and F. Bozinovic. 2007. Tidal regimes of temperate coasts and their influences on aerial exposure for intertidal organisms. *Marine Ecology Progress Series* **343**: 57-62.
- Gilman, S. E., C. D. G. Harley, D. C. Strickland, O. Vanderstraeten, M. J. O'donnell, and B. Helmuth. 2006. Evaluation of effective shore level as a method of characterizing intertidal wave exposure regimes. *Limnology and Oceanography-Methods* **4**: 448-457.
- Halpin, P. M., B. A. Menge, and G. E. Hofmann. 2004. Experimental demonstration of plasticity in the heat shock response of the intertidal mussel *Mytilus californianus*. *Marine Ecology Progress Series* **276**: 137-145.
- Harley, C. 2007. Zonation. *In* M. W. Denny and D. G. Steven [eds.], *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Berkeley : University of California Press.
- Harley, C. D. G. 2008. Tidal dynamics, topographic orientation, and temperature-mediated mass mortalities on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **371**: 37-46.
- Harley, C. D. G. and others 2012. Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology* **48**: 1064-1078.
- Harley, C. D. G., and B. S. T. Helmuth. 2003. Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* **48**: 1498-1508.
- Harley, C. D. G., and R. T. Paine. 2009. Contingencies and compounded rare perturbations dictate sudden distributional shifts during periods of gradual climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 11172-11176.
- Helmuth, B. 1999. Thermal biology of rocky intertidal mussels: Quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology* **80**: 15-34.
- Helmuth, B., C. D. G. Harley, P. M. Halpin, M. O'donnell, G. E. Hofmann, and C. A. Blanchette. 2002. Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science* **298**: 1015-1017.
- Helmuth, B., N. Mieszkowska, P. Moore, and S. J. Hawkins. 2006. Living on the edge of two changing worlds: Forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change, p. 373-404. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews.
- Helmuth, B., L. Yamane, S. Lalwani, A. Matzelle, A. Tockstein, and N. Gao. 2011. Hidden signals of climate change in intertidal ecosystems: What (not) to expect

- when you are expecting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**: 191-199.
- Helmuth, B. S. T. 1998. Intertidal mussel microclimates: Predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs* **68**: 51-74.
- Iacarella, J. C., and B. Helmuth. 2011. Experiencing the salt marsh environment through the foot of *Littoraria irrorata*: Behavioral responses to thermal and desiccation stresses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **409**: 143-153.
- . 2012. Body temperature and desiccation constrain the activity of *Littoraria irrorata* within the *Spartina alterniflora* canopy. *Journal of Thermal Biology* **37**: 15-22.
- Irving, A. D., S. D. Connell, and T. S. Elsdon. 2004. Effects of kelp canopies on bleaching and photosynthetic activity of encrusting coralline algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **310**: 1-12.
- Jentsch, A., J. Kreyling, and C. Beierkuhnlein. 2007. A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**: 365-374.
- Kelaher, B. P., J. C. Castilla, and L. Prado. 2007. Is there redundancy in bioengineering for molluscan assemblages on the rocky shores of central Chile? *Revista Chilena De Historia Natural* **80**: 173-186.
- Levinton, J. S. 2001. *Marine biology : function, biodiversity, ecology*. New York : Oxford University Press.
- Lewis, J. R. 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. English Universities Press.
- Martone, P. T., M. Alyono, and S. Stites. 2010. Bleaching of an intertidal coralline alga: untangling the effects of light, temperature, and desiccation. *Marine Ecology Progress Series* **416**: 57-67.
- Matzelle, A. J., G. Sara, V. Montalto, M. Zippay, G. C. Trussell, and B. Helmuth. 2015. A bioenergetics framework for integrating the effects of multiple stressors: Opening a 'black box' in climate change research. *American Malacological Bulletin* **33**: 150-160.
- Menge, B. 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. *Oecologia* **34**: 1-16.
- Menge, B. A. 1976. Organization of the New England Rocky Intertidal Community: Role of Predation, Competition, and Environmental Heterogeneity. *Ecological Monographs* **46**: 355-393.
- Miller, L. P., C. D. G. Harley, and M. W. Denny. 2009. The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Functional Ecology* **23**: 756-767.
- Mislan, K. A. S., C. A. Blanchette, B. R. Broitman, and L. Washburn. 2011. Spatial variability of emergence, splash, surge, and submergence in wave-exposed rocky-shore ecosystems. *Limnology and Oceanography* **56**: 857-866.
- Monaco, C. J., and B. Helmuth. 2011. Tipping points, thresholds and the keystone role of physiology in marine climate research p. 123-160. *In* M. Lesser [ed.], *Advances in Marine Biology*, Vol 60. *Advances in Marine Biology*. Elsevier Academic Press Inc.
- Monaco, C. J., D. S. Wetthey, and B. Helmuth. 2014. A Dynamic Energy Budget (DEB) Model for the Keystone Predator *Pisaster ochraceus*. *Plos One* **9**: 19.
- Navarrete, S. A., and J. C. Castilla. 2003. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. *Oikos* **100**: 251-262.

- Navarrete, S. A. and others 2015. Tumbling under the surf: wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. *Marine Ecology Progress Series* **520**: 101-121.
- Navarrete, S. A., E. A. Wieters, B. R. Broitman, and J. C. Castilla. 2005. Scales of benthic-pelagic and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 18046-18051.
- Pawlowicz, R., B. Beardsley, and S. Lentz. 2002. Classical tidal harmonic analysis including error estimates in MATLAB using T_TIDE. *Computers & Geosciences* **28**: 929-937.
- Petes, L. E., M. E. Mouchka, R. H. Milston-Clements, T. S. Momoda, and B. A. Menge. 2008. Effects of environmental stress on intertidal mussels and their sea star predators. *Oecologia* **156**: 671-680.
- Prado, L., and A. C. Castilla. 2006. The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca : Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **86**: 417-421.
- Ricketts, E. F., and J. Calvin. 1939. *Between Pacific tides*. Stanford, Calif. : Stanford University Press.
- Santelices, B. 1980. Muestreo cuantitativo de comunidades intermareales de Chile central. *Archivos de Biología y Medicina Experimental* **13**: 413-424.
- . 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* **192**: 35-57.
- Sara, G., M. Kearney, and B. Helmuth. 2011. Combining heat-transfer and energy budget models to predict thermal stress in Mediterranean intertidal mussels. *Chemistry and Ecology* **27**: 135-145.
- Sara, G., V. Palmeri, A. Rinaldi, V. Montalto, and B. Helmuth. 2013. Predicting biological invasions in marine habitats through eco-physiological mechanistic models: a case study with the bivalve *Brachidontes pharaonis*. *Diversity and Distributions* **19**: 1235-1247.
- Scrosati, R., and R. E. Dewreede. 1998. The impact of frond crowding on frond bleaching in the clonal intertidal alga *Mazzaella cornucopiae* (Rhodophyta, Gigartinales) from British Columbia, Canada. *Journal of Phycology* **34**: 228-232.
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: Optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 780-789.
- . 2012. *The Physiology of Global Change: Linking Patterns to Mechanisms*. Annual Review of Marine Science, Vol 4 **4**: 39-61.
- Steffani, C. N., and G. M. Branch. 2003. Spatial comparisons of populations of an indigenous limpet *Scutellastra argenvillei* and an alien mussel *Mytilus galloprovincialis* along a gradient of wave energy. *African Journal of Marine Science* **25**: 195-212.
- Van Der Meer, J. 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research* **56**: 85-102.
- Wernberg, T., D. A. Smale, and M. S. Thomsen. 2012. A decade of climate change experiments on marine organisms: procedures, patterns and problems. *Global Change Biology* **18**: 1491-1498.

- Wethey, D. S. 2002. Biogeography, competition, and microclimate: The barnacle *Chthamalus fragilis* in New England. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 872-880.
- Wethey, D. S., L. D. Brin, B. Helmuth, and K. A. S. Mislan. 2011a. Predicting intertidal organism temperatures with modified land surface models. *Ecological Modelling* **222**: 3568-3576.
- Wethey, D. S., S. A. Woodin, T. J. Hilbish, S. J. Jones, F. P. Lima, and P. M. Brannock. 2011b. Response of intertidal populations to climate: Effects of extreme events versus long term change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **400**: 132-144.
- Wieters, E. A. 2005. Upwelling control of positive interactions over mesoscales: a new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **301**: 43-54.
- Wieters, E. A., B. R. Broitman, and G. M. Branch. 2009. Benthic community structure and spatiotemporal thermal regimes in two upwelling ecosystems: Comparisons between South Africa and Chile. *Limnology and Oceanography* **54**: 1060-1072.
- Wieters, E. A., A. Medrano, and G. Quiroga. 2013. Spatial variation in photosynthetic recovery of intertidal turf algae from acute UVB and temperature stress associated with low tides along the central coast of Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **449**: 340-348.

V. Conclusion General

Conclusión

En esta tesis se desarrolló y validó un nuevo método para cuantificar el régimen de sumersión en el intermareal rocoso, al que llamamos método telemétrico. Este método se basa la instalación de referencias visuales en posiciones de interés dentro del intermareal y su monitoreo mediante una cámara de video. Procesamiento computacional, desarrollado en esta tesis, permite discriminar entre sumersión y emersión a nivel de las imágenes que componen los videos. A diferencia de los métodos propuestos previamente, que se basan en instrumentos in situ, el método telemétrico captura y almacena de manera remota la información, lo que favorece un registro de series de tiempo de sumersión por periodos prolongados de tiempo y con una alta resolución temporal. La alta resolución temporal de las series de tiempo de sumersión permite cuantificar diferentes aspectos del régimen de sumersión que son relevantes para los organismos que habitan estos ambientes, como lo son el porcentaje de sumersión y la duración máxima de eventos de emersión en un periodo de tiempo determinado. Además una única cámara de video permite monitorear el régimen de sumersión en diferentes posiciones intermareales de interés, las que deben caber en el campo de visión de la cámara.

En el intermareal rocoso expuesto de Chile central, los organismos que habitan por sobre el límite superior de algas laminariales dependen fundamentalmente del oleaje para su subsistencia, debido a que esta zona se encuentra por sobre el límite de las mareas más altas. Por ejemplo, la alimentación de invertebrados filtradores como mitílidos depende de la ocurrencia de los numerosos pero breves (en escala de segundos) eventos de sumersión que caracterizan la costa central. En días con oleaje inusualmente bajo los mitílidos quedan expuestos a condiciones aéreas y no pueden alimentarse. Por esta razón no es posible predecir directamente el régimen de sumersión

desde predicciones o datos medidos de altura de marea. Sin embargo modelos estadísticos del porcentaje de sumersión y de la exposición a emersiones prolongadas basados únicamente en la altura de marea, presentaron un buen desempeño, debido, al parecer, a que la altura del mar determina la penetración de las olas hacia la zona intermareal alta. Se debe enfatizar que sin saber la relación estadística para un sitio determinado del intermareal no es posible predecir el régimen de sumersión. La incorporación de la altura de ola en los modelos estadísticos, permitió mejorar mucho la calidad y precisión de las predicciones, en especial durante días cuya altura de ola se desviaba de los valores promedio.

La reconstrucción del régimen de sumersión de largo plazo mediante un modelo estadístico basado en altura de marea y ola, permitió forzar un modelo biofísico de balance térmico para predecir la temperatura corporal del mitílido *Perumytilus purpuratus*. Los resultados ilustran muy claramente que el oleaje reduce enormemente la exposición a temperaturas corporales elevadas, en comparación con los valores esperados bajo un régimen de sumersión teórico dominado por mareas solamente. Por otra parte, esta reconstrucción realista del régimen de sumersión y su efecto sobre la radiación solar incidente permitió explicar la ocurrencia e intensidad de eventos de blanqueamiento (i.e. daño tejido fotosintético) en el alga *Gelidium chilense* ocurridos durante un periodo de 4 años de observaciones.

En su conjunto, esta tesis demuestra la importancia de desarrollar modelos realistas del régimen de sumersión, para lo cual es necesario contar con métodos de medición que sean confiables y validados, como el método telemétrico aquí desarrollado. Los modelos del régimen de sumersión son necesarios para estudios de bio-física, fisiología, evolución y ecología de los organismos intermareales. Modelos realistas del régimen de sumersión son fundamentales como forzantes para reconstruir

el régimen de temperatura corporal y desecación y también, la disponibilidad de nutrientes y energía para el crecimiento y reproducción. La reconstrucción de largo plazo del régimen de sumersión nos proporciona un contexto ambiental para una mejor interpretación y diseño de experimentos fisiológicos y para comprender las adaptaciones de las especies intermareales (e.g. tolerancias fisiológicas). Finalmente, los modelos de sumersión son fundamentales para estudiar las causas de patrones ecológicos actuales (e.g. distribución) y por ende, para poder reconstruir o anticipar respuestas a cambios climáticos.