

COMENTARIO

Procesos regionales y fitogeografía en el Pacífico Suroriental: el efecto de “El Niño - Oscilación del Sur”

Regional processes and phytogeography in the Southeastern Pacific:
the effect of “El Niño - Southern Oscillation”

PATRICIO A. CAMUS

Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

La flora marina litoral en el Pacífico Suroriental presenta dos grandes discontinuidades biogeográficas en los 6 y 30°S, las que han sido explicadas por los patrones de circulación oceánica en la región. Sin embargo, un proceso de gran escala y baja frecuencia, como el fenómeno de El Niño, el que representa la mayor fuente de variabilidad interanual en el océano, podría ser en gran parte responsable por la formación y mantención de estos límites. Su efecto recurrente, a través de mortalidad catastrófica y alteración de la diversidad y estructura comunitaria, podría reflejarse en el grado comparativamente alto de endemismo y riqueza específica de macroalgas en la región 6-30°S, un área que podría ser inestable en una escala temporal amplia.

Palabras claves: Macroalgas, dispersión, catástrofe, discontinuidad fitogeográfica, diversidad.

ABSTRACT

The marine littoral flora in the Southeastern Pacific exhibits two large biogeographical discontinuities at 6 and 30°S, which have been explained by regional patterns of oceanic circulation. However, large scale, low-frequency processes such as the El Niño phenomenon, the greatest source of inter-annual variability in the ocean, may be responsible for the origin and maintenance of these boundaries. Its recurrent effect, involving catastrophic mortality and modification of community structure and diversity, may be reflected in a comparatively high degree of endemism and species richness of macroalgae in the 6-30°S region, an area which might be unstable in a long temporal scale.

Key words: Macroalgae, dispersal, catastrophe, fitogeographical discontinuance, diversity.

En los ecosistemas marinos costeros del Pacífico Suroriental, gran parte de la variabilidad física es explicada por procesos de gran escala espacial y baja frecuencia, los cuales alteran la estructura del sistema de corrientes marinas en la región (Bernal *et al.* 1982). Este sistema puede, en muchos casos, influir directamente a la biota litoral, imponiéndole restricciones que son detectables en una escala biogeográfica de variación (véase Guiler 1959).

La costa pacífica suroriental está bajo la influencia de dos grandes sistemas de circulación, uno con masas de agua fría, el sistema de corrientes Chile-Perú, y otro

cálido con aguas ecuatoriales (Guiler 1959, Rollins *et al.* 1986). Ambos parecen ser los determinantes de la estructura biogeográfica de la región (Bernal *et al.* 1982).

Un componente biótico que muestra esta influencia es el formado por las macroalgas bentónicas, las que poseen en general límites de distribución coincidentes y asociados al reemplazo de masas de agua en el gradiente latitudinal. Santelices (1980) documentó un incremento en riqueza de especies, desde norte a sur en Sudamérica y señaló discontinuidades latitudinales (quiebres) en el conjunto de la flora que, aparentemente, responden al término de las

distribuciones hacia el sur (en 6°S) y hacia el norte (en 30°S) de los componentes tropicales y subantárticos, respectivamente. Estos patrones han sido explicados por la influencia de los flujos de agua, predominantes en cada área, los cuales representarían barreras a la dispersión algal hacia zonas adyacentes (véase Santelices 1980, 1982).

Sin embargo, es posible que estas características biogeográficas sean influidas por procesos regionales, cuyo impacto real puede haber sido seriamente subestimado, en particular si dichos procesos son capaces de generar patrones de gran escala no atribuibles a procesos locales o que resulten de la interacción de efectos locales.

El Niño y su efecto regional

Un importante agente de cambio biogeográfico es el fenómeno conocido como "El Niño-Oscilación del Sur" (referido como ENSO en adelante: El Niño-Southern Oscillation), un proceso desarrollado a escala global y resultante del acoplamiento océano-atmósfera, el cual es la mayor fuente de variación interanual conocida en el océano (Cane 1983, Rasmusson & Wallace 1983). ENSO es una perturbación de gran escala que, originándose en la banda ecuatorial, afecta fuertemente las costas de Sur y Norteamérica, especialmente las de Perú y el norte de Chile, donde se manifiesta como un derrame muy superficial hacia el sur de aguas ecuatoriales de alta temperatura y baja salinidad. Asimismo, provoca el cese o debilitamiento de los frentes de surgencia (afloramiento en superficie de masas de agua fría) en la región, permitiendo la invasión de la costa por aguas oceánicas de alta temperatura (Zuta *et al.* 1980, Bernal *et al.* 1982).

El evento ENSO puede tener un gran impacto sobre la biota litoral, dependiendo de su frecuencia e intensidad. Su efecto se traduce en baja concentración de nutrientes en la costa, mortalidades masivas (que van desde reducciones drásticas en abundancia, hasta la extinción local), sobrecompensación de densidades en especies previamente poco abundantes, migraciones batimétricas e intrusión de especies

exóticas, entre otros (Barber & Chávez 1983, Arntz 1984, Soto 1985, Tarazona *et al.* 1985, Tomicić 1985). Estos efectos pueden ser reconocidos propiamente como catastróficos, y los cambios muestran una secuencia postcatástrofe común a otras perturbaciones de gran escala: un colapso en biomasa (reducción drástica del nivel precatástrofe), cambio en la composición, abundancia o estructura de las comunidades y recuperación gradual a niveles "normales" (Orensanz & Gallucci 1982).

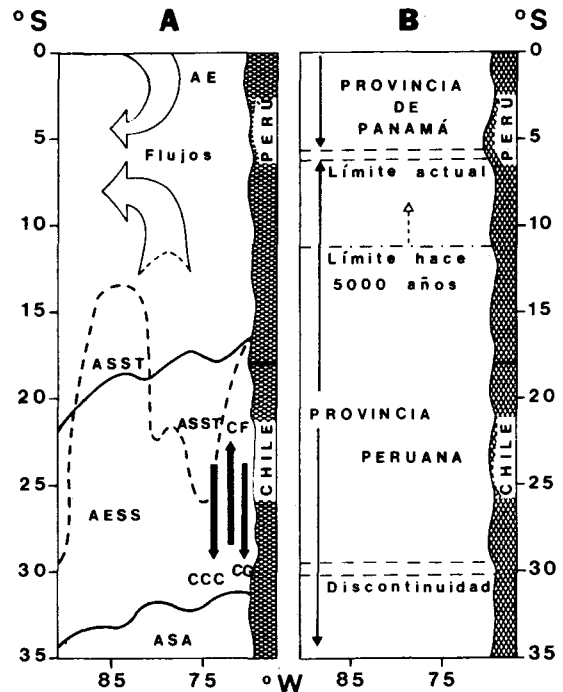


Fig. 1: Esquema de la región septentrional del Pacífico Sudeste. A. Masas de agua (líneas) y flujos principales (flechas). AE: agua ecuatorial; ASST: agua superficial subtropical y su límite sur en invierno (—) y verano (---); AESS: agua ecuatorial subsuperficial; ASA: agua subantártica; CF: corriente de los fiordos; CCC: corriente costera de Chile; CG: corriente de Gunther. Extraído de Bernal *et al.* (1982). B. Caracterización biogeográfica y discontinuidades fitogeográficas (==).

Sketch of the septentrional region of the Southeastern Pacific. A. Water masses (lines) and main fluxes (arrows). AE: equatorial water; ASST: superficial subtropical water and its southern limit in winter (—) and summer (---); AESS: subsuperficial equatorial water; ASA: subantarctic water; CF: fjords current; CCC: coastal current of Chile; CG: Gunther current. Extracted from Bernal *et al.* (1982). B. Biogeographical characterization and phytogeographical discontinuities (==).

De este modo, por su escala espacial, el evento ENSO puede considerarse un proceso regional en su efecto, cuyas consecuencias dependerán de las características físicas y biológicas de los sistemas particulares que afecta. Aunque ENSO es un proceso con una simetría bihemisférica afectando, también, el Pacífico Norte (Bernal 1979), su impacto parece ser menos drástico, menos frecuente y diferente al experimentado en el Hemisferio Sur (Dayton & Tegner 1984, Gunnill 1985, Paine 1986). A pesar de su mayor frecuencia de ocurrencia en el Pacífico Suroriental, la capacidad de predecir su manifestación sigue siendo aún muy baja o nula (véanse Rasmusson 1984, Glynn 1988).

Los efectos de ENSO han sido registrados con alta confiabilidad desde 1900, y menos, precisamente desde hace 450 años (Glynn 1988). Sin embargo, el registro más antiguo, documentado por evidencias geológicas, se ha datado hace aproximadamente 5.000 años (Rollins *et al.* 1986), fecha que marca la estabilización del nivel del mar y de la estructura del sistema de corrientes en el Pacífico Suroriental, dentro de los límites actuales. Por otra parte, el intervalo medio de recurrencia de ENSO es cercano a 4 años, con un rango de variación de 2 a 10 años (Cane 1983). Es razonable pensar, por tanto, en una influencia continuada sobre la biota que va más allá de un efecto perturbador recurrente o de incrementos anómalos ocasionales en la temperatura del mar.

El Niño y sus implicancias biogeográficas

Retornando a los patrones fitogeográficos descritos para la costa pacífica de Sudamérica, hay dos aspectos que pueden no ser claramente concordantes con el concepto de una flora marina dependiente de los patrones de circulación oceánica, cuales son las dos grandes discontinuidades fitogeográficas encontradas por Santelices (1980).

Tradicionalmente se reconocen dos grupos biogeográficos principales en el Pacífico Suroriental, afines a aguas cálidas y a aguas frías-templadas. La separación entre ambos es encontrada en los 6°S (Rollins *et al.* 1986), y es el mismo límite descrito

por Santelices (1980) para los grupos de macroalgas bentónicas. Esta separación coincide aproximadamente con el alejamiento definitivo de la costa de las aguas frías de la corriente de Humboldt (véase Bernal *et al.* 1982), la cual constituiría una barrera mayor a la dispersión de componentes tropicales hacia el sur. Cabe hacer notar que en ninguna otra parte del mundo el límite trópico-subtrópico se encuentra tan cercano al Ecuador (Guiller 1959).

En el caso de macroalgas, este límite ha sido explicado como un efecto de la extensión hacia el norte de las áreas de surgencia (aguas frías) en Perú (Santelices 1980, 1989). Aparte del hecho de que este sistema de surgencias puede perder su influencia durante un evento ENSO, debe considerarse que el origen de ENSO hace 5.000 años configuró la situación actual del límite de los 6°S. Este se encontraba desplazado previamente unos 500 km al sur, entre los 11 y 12°S (Rollins *et al.* 1986), de modo que cualquier interpretación sobre asociaciones florísticas o faunísticas en la región del Pacífico Suroriental debe evaluar primeramente los cambios históricos que han ocurrido en ella.

La existencia de la discontinuidad florística de los 30°S, por otra parte, se ha explicado como resultante del límite de penetración sur de la masa de Agua Superficial Subtropical (ASST) y de aguas ecuatoriales durante la ocurrencia de ENSO (Santelices 1980, 1989). No obstante, es probable que el flujo de agua cálida hacia el sur no sea la única determinante de esta discontinuidad. El ASST, aun cuando puede ejercer influencia hasta los 28°S en verano, se encuentra principalmente al norte de los 25°S, y su penetración es detectada a 150 km de la costa (Bernal *et al.* 1982). El desarrollo de los eventos ENSO, por otro lado, podría ser visto como un componente crítico de la dinámica regional, en lugar de ser un factor causal secundario unido al anterior (Santelices 1980, 1982). Aunque la temperatura muestra una acción directa sobre la biota, no es un factor aislado, ni el más importante en el efecto de ENSO. Algunos estudios del impacto de descargas termales sobre algas, sometidas por largos períodos a temperaturas entre 7

y 15°C más altas que lo normal, muestran alteraciones de los niveles de biomasa y tasas de crecimiento entre otros efectos, pero sin registrarse pérdida de especies en el sistema (Vadas *et al.* 1976a), el cual es capaz de recuperarse totalmente o sólo con alteraciones menores (Vadas *et al.* 1976b, 1978).

En una perspectiva histórica (abarcando los 5.000 años de existencia de El Niño), el rango latitudinal delimitado por las discontinuidades fitogeográficas de los 6 y 30°S se corresponde con el área de mayor influencia de ENSO. Por ejemplo, El Niño 1982-83, uno de los más drásticos de este siglo (Cane 1983, Steele 1984), tuvo un impacto cuya extensión hacia el sur se estimó hasta al menos los 26°S. Podría, por lo tanto, inferirse una relación entre la región de los 6-30°S y el área de influencia de ENSO. De este modo, el límite de 30°S puede ser un epifenómeno resultante del efecto recurrente de ENSO (fenómeno que no tiene un límite fijo de penetración sur), y corresponder a una transición florística inducida y no a un contacto real entre dos grupos diferentes de biota (véase Shmida & Wilson 1985).

Es probable que El Niño tenga un papel importante como proceso perturbador y generador de un área de alta inestabilidad (Tomicić 1985) e impredecibilidad. La biota de esta región ha estado sometida con frecuencia a "cuellos de botella" (Wiens 1977) o extinciones locales no selectivas dentro de este régimen de perturbación. Estas condiciones podrían generar alta variabilidad interpoblacional (Slatkin 1987), e incluso propiciar el establecimiento de efectos fundadores (Barton & Charlesworth 1984, Carson & Templeton 1984).

A partir de estas características, es esperable que la región de los 6-30°S muestre alguna distinción respecto de las zonas adyacentes. La diversidad en esta región podría fluctuar en una escala temporal amplia, especialmente la diversidad local. Se han registrado cambios por efecto de ENSO en la composición (Glynn 1988), abundancia (Arntz 1986) y diversidad (Soto 1985, Tomicić 1985) de especies, frecuentemente unidos a cambios en la estructura comunitaria (Tarazona *et al.*

1985, Tomicić 1985). Estas "nuevas comunidades" sugieren que la región experimenta una sucesión de estados estacionarios no predecibles, que probablemente no se ajusta al concepto de estados alternativos estables (Glynn 1988) como ha sido sugerido en la literatura (véase, por ejemplo, Tarazona *et al.* 1985). Por otra parte, en cada evento ENSO se producen condiciones favorables para la invasión del sistema por parte de especies exóticas. Estas intrusiones pueden ser temporales o persistentes (Barber & Chávez 1983, Soto 1985, Glynn 1988), afectando la diversidad local o regional. No obstante, es probable que estos efectos dependan de la época del año en que ENSO se presente, la cual es variable entre eventos.

En la costa pacífica de Sudamérica la tendencia de incremento de la diversidad de macroalgas hacia el sur (con un mínimo en los 40°S y un máximo entre 55 y 60°S) muestra un máximo secundario entre 8 y 20°S (Santelices 1989). También se detecta un alto grado de endemismo entre los 11 y 12°S (en Perú central), sólo comparable al encontrado en Chile austral (véase Santelices 1980).

Es sugerente que tanto el grado de endemismo como la riqueza específica tengan valores altos en Perú central, dentro de la región de mayor impacto de ENSO. Si bien ello podría responder en parte a un efecto de mayor intensidad de muestreo en el área (Santelices 1980), es posible considerar algunas explicaciones alternativas. Esta zona de alta diversidad coincide con el límite que existió entre la provincia peruana y la provincia panameña (11-12°S) en un período anterior a los 5.000 años A.P., fecha en que se estabilizó su posición actual en 6°S (Rollins *et al.* 1986). Podría entonces inferirse que las características particulares de Perú central son un reflejo del desplazamiento del límite norte de la provincia peruana, sumando al inicio y posterior recurrencia del efecto de ENSO en la región. Viviani (1979) documentó que sobre un 70% de las especies litorales de Chile no superan los 12°S en su límite norte de distribución, lo que podría mostrar una inercia de la biota en respuesta a la frontera original trópico-subtrópico.

Un probable mecanismo para la formación y/o mantención del patrón de riqueza específica en la zona de los 6-30°S es el "efecto de masa", sugerido recientemente por Shmida & Wilson (1985). El efecto de masa se traduce en la ocurrencia de especies fuera de sus núcleos de hábitat y se relaciona a comunidades que pueden funcionar como sistemas abiertos (Shmida & Wilson 1985), donde la migración de propágulos asociada al efecto de perturbaciones frecuentes (como ENSO en este caso) puede inducir la formación de poblaciones locales poco viables en una escala de tiempo amplia. El resultado de este efecto es un incremento en la diversidad local, y el efecto recurrente de ENSO podría contribuir a mantener el patrón geográfico de diversidad observado en la zona de los 6-30°S. Sería interesante disponer de más antecedentes sobre el grado de persistencia temporal de las poblaciones en esta zona.

Complementariamente, el rango 11-12°S corresponde originalmente a una zona de transición florística o transición de contacto entre dos áreas núcleo de floras (Shmida & Wilson 1985), como puede serlo ahora el límite de los 6°S. El límite 11-12°S ha desaparecido como tal, y al ser desplazado podría haber expandido la biota transicional original hacia un área más amplia generada por la acción de ENSO.

Adicionalmente, el límite actual en 6°S puede visualizarse por la rápida reducción del número de componentes tropicales hacia el sur (Santelices 1980). Este gradiente de disminución es consistente con la hipótesis de una influencia cada vez más débil de las masas de agua cálida hacia el sur, las cuales incursionan hasta latitudes cercanas a los 30°S. No obstante, el efecto recurrente de debilitamiento de las surgencias costeras por ENSO podría aumentar, en una escala de tiempo amplia, la probabilidad de encontrar mayor número de especies tropicales o subtropicales en esta área. La migración de estas especies desde áreas insulares podría estar siendo efectivamente impedida por el desplazamiento de las masas de agua fría hacia el norte, que actuarían como barrera (Santelices 1980), provocando que los patrones florísticos en la zona de 6-30°S sean debidos fundamental-

mente a procesos propios de la costa Pacífica Suroriental.

En esta perspectiva, la documentación de nuevos registros y extensiones de rango de especies con afinidad tropical (Santelices & Abbott 1978, Camus & Ojeda, datos no publicados) y la descripción de nuevas especies endémicas para la región de los 6-30°S (Camus, en preparación) acentuarían las características distintivas del área y reforzarían su delimitación como una subregión biogeográfica dentro de la gran provincia peruana (véase Santelices 1989). Dicha subregión no mostraría patrones evidentes o fácilmente deducibles con respecto al carácter de la flora, y quizás podría caracterizarse por la dinámica de organización de sus comunidades en un contexto de inestabilidad temporal (véase Ricklefs 1987), así como por su alto grado de endemismo y riqueza de especies.

Se ha documentado que los cambios en nivel del mar, asociados a condiciones ecológicas variables y alta probabilidad de fragmentación de rangos geográficos, pueden inducir eventos rápidos de especiación (en un lapso de hasta 1.000-10.000 años) e incrementos en la diversidad marina (Wise & Schopf 1981). Asimismo, estos cambios en diversidad parecen estar asociados al cambio en número (más que en tamaño) de provincias biogeográficas (Wise & Schopf 1981). Este bien podría ser el caso para la costa pacífica suroriental, si se piensa que desde 10.000 años antes del origen de ENSO hubo un aumento pronunciado en el nivel del mar (Rollins *et al.* 1986), y su estabilización fue seguida por el desarrollo de los eventos ENSO hasta hoy.

Es reconocido que los episodios catastróficos en una escala geográfica pueden afectar la diversidad local y regional (véanse por ejemplo Wethey 1985, Castilla 1988). Por este motivo no debiera subestimarse el efecto de un proceso perturbador de gran magnitud, baja frecuencia y presencia a lo menos histórica (miles de años) como El Niño sobre la biota regional, tanto en su diversidad (integrando riqueza y abundancia de especies) como en sus patrones biogeográficos.

El efecto ENSO como una explicación o reinterpretación del complejo de patrones

distribucionales de la flora marina del Perú y norte de Chile constituye una hipótesis alternativa que debiera ser tomada en cuenta por el carácter único de este fenómeno. No obstante, la naturaleza misma de ENSO hace muy difícil el reunir evidencia directa de sus consecuencias en un contexto explicativo como el biogeográfico. Es esperable que el acúmulo progresivo de información más precisa sobre taxonomía y distribución de algas en la región señale cotas e introduzca parsimonia a las interpretaciones posibles acerca de la formación y persistencia de las discontinuidades de los 6 y 30°S, así como de las características de la zona que ellas definen.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Patricio Bernal, Patricio Ojeda, Pablo Marquet y un revisor anónimo por valiosas sugerencias a la primera versión del manuscrito. Doris Oliva aportó generosamente con su tiempo y paciencia. Este trabajo fue financiado por el proyecto FONDECYT 349/89.

LITERATURA CITADA

- ARNTZ WE (1984) El Niño and Perú: positive aspects. *Oceanus* 27: 36-39.
- ARNTZ WE (1986) The two faces of El Niño. *ERFEN (Estudios Regionales del Fenómeno El Niño)* 18: 14-22.
- BARBER RT & FP CHAVEZ (1983) Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203-1210.
- BARTON NH & B CHARLESWORTH (1984) Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 133-164.
- BERNAL PA (1979) Large-scale biological events in the California current. *California Cooperative Oceanic Fisheries, Investigations Reports* 20: 89-101.
- BERNAL PA, FL ROBLES & O ROJAS (1982) Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. En: Castilla JC (ed) *Bases biológicas para el uso y manejo de recursos naturales renovables: recursos biológicos marinos. Monografías Biológicas (P. Universidad Católica de Chile)* 2: 75-102.
- CANE MA (1983) Oceanographic events during El Niño. *Science* 222: 1189-1195.
- CARSON HL & AR TEMPLETON (1984) Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 97-131.
- CASTILLA JC (1988) Earthquake-caused coastal uplift and its effects on rocky intertidal kelp communities. *Science* 242: 440-443.
- DAYTON PK & MJ TEGNER (1984) Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224: 283-285.
- GLYNN PW (1988) El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 309-345.
- GUILER ER (1959) Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of northern Chile. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 35-58.
- GUNNILL FC (1985) Population fluctuations of seven macroalgae in southern California during 1981-1983 including effects of severe storms and an El Niño. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85: 149-164.
- ORENSANZ JM & VF GALLUCCI (1982) Post-catastrophic benthic recovery: process and management implications. En: Castilla JC (ed) *Bases biológicas para el uso y manejo de recursos naturales renovables: recursos biológicos marinos (P. Universidad Católica de Chile, Vicerrectoría Académica) Monografías Biológicas* 2: 181-198.
- PAINE RT (1986) Benthic community-water column coupling during the 1982-1983 El Niño. Are community changes at high latitudes attributable to cause or coincidence? *Limnology and Oceanography* 31: 351-360.
- RASMUSSEN EM (1984) The ocean/atmosphere connection. *Oceanus* 27: 5-13.
- RASMUSSEN EM & JM WALLACE (1983) Meteorological aspects of the El Niño/Southern Oscillation. *Science* 222: 1195-1202.
- RICKLEFS RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- ROLLINS HB, JB RICHARDSON III & DH SANDWEISS (1986) The birth of El Niño: geoarchaeological evidence. *Geoarchaeology* 1: 3-15.
- SANTELICES B (1980) Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* 19: 1-12.
- SANTELICES B (1982) Caracterización fitogeográfica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica: verificación de hipótesis y consecuencias ecológicas. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 15: 513-524.
- SANTELICES B (1989) Algas marinas de Chile: distribución, ecología, utilización, diversidad. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- SANTELICES B & IA ABBOTT (1978) New records of marine algae from Chile and their effect on phytogeography. *Phycologia* 17: 213-222.
- SHMIDA A & MV WILSON (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- SLATKIN M (1987) Gene flow and the geographical structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- SOTO R (1985) Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en ecosistemas de la I Región. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32: 199-206.
- STEELE JH (1984) Introduction: the 1982-83 El Niño. *Oceanus* 27: 3.
- TARAZONA J, C PAREDES, L ROMERO, V BLASKOVICH & S GUZMAN (1985) Características de la vida planctónica y colonización de los organismos bentónicos epilíticos durante el fenómeno "El Niño". En: Arntz W, A Landa & J Tarazona (eds) "El Niño": su impacto en la fauna marina: 41-50. *Boletín del Instituto del Mar del Perú, Callao*.
- TOMICIC JJ (1985) Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en las comunidades litorales de la Península de Mejillones. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32: 209-213.

- VADAS RL, KESER M & PC RUSANOWSKI (1976a) Influence of thermal loading on the ecology of intertidal algae. En: Esch GW & RW McFarlane (eds) Thermal Ecology II: 202-212. ERDA Symposium Series (CONF-750425) Augusta, Georgia.
- VADAS RL, M KESER, PC RUSANOWSKI & BR LARSON (1976b) The effects of thermal loading on the growth and ecology of a northern population of *Spartina alterniflora*. En: Esch GW & RW McFarlane (eds) Thermal Ecology II: 54-63. ERDA Symposium Series (CONF-750425) Augusta, Georgia.
- VADAS RL, M KESER & BR LARSON (1978) Effects of reduced temperatures on previously stressed populations of an intertidal algae. En: Thorp JH & JW Gibbons (eds) Energy and environmental stress in aquatic systems: 434-451. DOE Symposium Series (CONF-771114), National Technical Information Service, Springfield, Virginia.
- VIVIANI CA (1979) Ecogeografía del litoral chileno. Studies on Neotropical Fauna and Environment 14: 65-123.
- WETHEY DS (1985) Catastrophe, extinction, and species diversity: a rocky intertidal example. Ecology 66: 445-456.
- WIENS JA (1977) On competition and variable environments. American Scientist 65: 590-597.
- WISE KP & TJM SCHOPF (1981) Was marine faunal diversity in the Pleistocene affected by changes in sea level? Paleobiology 7: 394-399.
- ZUTA S, D ENFIELD, J VALDIVIA, P LAGOS & C BLANDIN (1980) Physical aspects of the 1972-73 "El Niño" phenomenon. Proceedings of the workshop on the phenomenon Known as "El Niño": 11-62. UNESCO ROSTLAC, Montevideo.