

# Variación espacio-temporal del reclutamiento en ensamblajes intermareales sésiles del norte de Chile

Spatio-temporal variation of recruitment in sessile  
intertidal assemblages from northern Chile

PATRICIO A. CAMUS<sup>1</sup> y NELSON A. LAGOS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile,  
Casilla 114-D, Santiago, Chile. E-mail: epcamus@genes.bio.puc.cl

<sup>2</sup>Departamento de Ciencias del Mar, Campus Huaiquique,  
Universidad Arturo Prat, Casilla 126, Iquique, Chile

## RESUMEN

Se evaluaron patrones espacio-temporales del reclutamiento de especies sésiles durante 14 meses en dos ensamblajes intermareales rocosos del norte de Chile: Chanavayita y Yape (ca. 20° 41' S), distantes 4 km. Cuadrantes experimentales en cada sitio situados a tres alturas en la zona intermareal medio-alta se denudaron periódicamente cada 1,33 meses para obtener estimados de reclutamiento independientes. Registramos un total de 25 y 20 especies para Chanavayita y Yape, respectivamente, durante el estudio. La similitud en composición específica fue menor entre sitios ( $40 \pm 10\%$ ; índice de Jaccard) que dentro de sitios (sobre 55%). Sólo tres especies reclutaron en todos los períodos: los cirripedios *Jehlius cirratus* (Darwin) y *Notochtamalus scabrosus* (Darwin) y la clorofita *Ulva rigida* C. Agardh, los dominantes del ensamblaje adulto. El reclutamiento siguió un patrón estacional a nivel del cuadrante y del sitio, principalmente para algas, y no hubo interacción entre tiempo y nivel mareal. Un análisis de correlación cruzada no mostró dependencia temporal entre sitios. A nivel del ensamblaje, el reclutamiento disminuyó desde el nivel bajo al alto, pero hubo tendencias opuestas entre especies individuales. La frecuencia espacial y temporal del reclutamiento mostraron una relación positiva en ambos sitios. Discutimos la utilidad de conceptos como calendario de reclutamiento y especie sucesional temprana o tardía, y algunas predicciones de la ecología del abastecimiento.

**Palabras clave:** reclutamiento comunitario, variabilidad, nivel mareal, estacionalidad.

## ABSTRACT

In this paper we assessed temporal and spatial variation patterns of recruitment of sessile species during a 14 month period for two similar rocky intertidal assemblages in northern Chile: Chanavayita and Yape (ca. 20° 41' S), which were 4 km apart. A set of experimental quadrants in each site located at three tidal levels within the mid-high intertidal zone were repeatedly denuded every 1.33 months to obtain time-independent recruitment estimates. We recorded a total of 25 and 20 species for Chanavayita and Yape respectively during the study period. Compositional similarity was lower between sites ( $40 \pm 10\%$ ; Jaccard's index) than within sites (more than 55%). Only three species recruited in all periods: the barnacles *Jehlius cirratus* (Darwin) and *Notochtamalus scabrosus* (Darwin) and the Chlorophyta *Ulva rigida* C. Agardh, which are the dominants in the adult assemblage. Community recruitment showed a seasonal pattern both at site and quadrat levels, mainly for algal species, and there was no interaction between time and tidal level. A cross-correlation analysis showed no temporal dependence between sites. At the assemblage level, recruitment decreased from low to high tidal levels, but there were opposite trends among individual species. Spatial and temporal recruitment frequencies were positively correlated in both sites. We discuss the adequacy of traditional concepts such as recruitment schedule and early and late successional species, and some predictions of the supply-side ecology frame.

**Key words:** community recruitment, variability, tidal level, seasonality.

## INTRODUCCION

Aunque el reclutamiento ha sido tradicionalmente considerado un fenómeno importante en la dinámica de las poblaciones marinas, su variabilidad espacio-temporal ha sido reco-

nocida sólo recientemente (ver Grosberg & Levitan 1992) como un factor crucial en procesos de nivel poblacional y comunitario (e.g., Underwood & Denley 1984, Connell 1985, Gaines & Roughgarden 1985, Roughgarden et al. 1985, Menge & Sutherland

1987, Butler & Chesson 1990, Fogarty et al. 1990).

En 1986 el estudio de la variación en las tasas y temporalidad del reclutamiento y sus efectos sobre la distribución, abundancia e interacciones entre las poblaciones adultas (ver Underwood & Fairweather 1989) fue bautizado por J. Roughgarden como "supply-side ecology" (Lewin 1986), o "ecología del abastecimiento" en una traducción libre. Sin embargo, ya desde mediados de los setenta varios autores llamaron la atención sobre la dificultad de conciliar ciertos aspectos del reclutamiento con la teoría ecológica tradicional (Grosberg & Levitan 1992). Desde 1986 los estudios sobre el tema aumentaron marcadamente, y tendieron a corroborar una generalización temprana propuesta sobre bases teóricas (Roughgarden et al. 1985) y empíricas (Connell 1985), en especial aplicable a organismos bentónicos en hábitats intermareales y submareales, que goza actualmente de aceptación general: "la teoría ecológica tradicional puede aplicarse sólo a aquellas poblaciones o comunidades donde el asentamiento larval es consistentemente denso. Cuando esta condición no se cumple, la distribución y la abundancia reflejan la historia del asentamiento y están más cercanamente relacionadas a eventos en el agua que a eventos sobre la costa" (Sutherland 1987).

Sin embargo, la información disponible es todavía muy insuficiente para validar esta proposición como una regla empírica, que además no incorpora un aspecto particularmente importante del reclutamiento, como es su variabilidad, y lo transforma en una condición dicotómica (alto/bajo) para asignar mayor o menor importancia relativa a las interacciones biológicas. En términos ecológicos, el rol del reclutamiento como proceso no ha sido completamente entendido hasta el momento, y su relación con otros procesos como la sucesión primaria y secundaria dentro de la comunidad lo ha sido todavía menos. Por ejemplo, Jara & Moreno (1983), estudiando el reclutamiento de especies intermareales móviles en el sur de Chile, sugirieron tempranamente que el resultado de una manipulación experimental para estudiar interacciones puede quedar aclarado si se conoce el calendario de reclutamiento de las especies, y por ello las interacciones que se

produzcan y las especies involucradas dependerían de la época del año en que se efectúe el estudio. Posteriormente, Jara & Moreno (1984), estudiando la sucesión intermareal en función del reclutamiento y ofreciendo sustrato primario en momentos independientes en el tiempo, descubrieron que la trayectoria observada en el desarrollo de una comunidad puede ser muy dependiente de la época el año en que se inicia. No obstante, llama la atención que la importancia de resultados de este tipo no fuera advertida por casi una década. Santelices (1990) sugirió que la composición y dominancia específica de un parche en el intermareal puede cambiar según la época en que el sustrato primario está disponible. Más tarde, Underwood & Anderson (1994) documentaron básicamente el mismo resultado que Jara & Moreno (1984) y en un contexto similar, aunque encontraron una mayor variabilidad en las trayectorias comunitarias y una mayor dependencia de la variación temporal en la composición específica del reclutamiento. Sin embargo, casi la totalidad de los trabajos en sucesión intermareal son efectuados ofreciendo espacio (natural o artificial) en un solo tiempo y registrando los cambios subsiguientes, aunque esta situación sólo aporta generalizaciones válidas si la composición del reclutamiento se mantiene constante a través del tiempo. Los estudios actuales sugieren que esta última condición es difícilmente sustentable, y algunos autores abogan por abandonar definitivamente el concepto del mar como una "bien mezclada sopa de reclutamiento" (Baxter & Munford 1992). La creciente aceptación del concepto de población abierta en sistemas marinos ha contribuido decisivamente a abandonar la idea de homogeneidad asociada a la organización y estructura de comunidades marinas litorales.

En Chile existen muy pocos estudios multiespecíficos de reclutamiento en sistemas intermareales. Uno de los primeros, ya mencionado, fue realizado por Jara & Moreno (1983), quienes examinaron el reclutamiento como un "calendario" de llegada de especies, lo que permite inferir distintos tipos de patrones temporales de reclutamiento (e.g., estacionales, permanentes o episódicos). No obstante, otro estudio por Hoffmann & Ugarte (1985) sobre composición específica de

propágulos de algas contenidos en el agua que llega al intermareal, aunque no examinó el reclutamiento, reveló una alta heterogeneidad espacio-temporal. Esto permite suponer que la variación del reclutamiento en distintos años y en distintas localidades podría ser todavía mayor, aunque ciertamente puede haber especies con un patrón marcadamente anual o estacional. A pesar del precario conocimiento actual sobre temporalidad e intensidad del reclutamiento en el intermareal chileno, los pocos datos disponibles permiten sugerir que en general, a nivel multiespecífico, el grado de predictibilidad del reclutamiento puede ser muy bajo como para abordar a priori el estudio de estas comunidades en una perspectiva determinista.

En este trabajo analizamos la composición específica e intensidad del reclutamiento para especies sésiles que habitan la zona intermareal medio-alta en dos localidades del norte de Chile, a través de un registro simultáneo y periódico en dos ensambles cercanos y de similares características. Además sugerimos que conceptos como calendario de reclutamiento y especie sucesional temprana o tardía son poco apropiados para entender la dinámica de estos ensambles.

#### MÉTODOS

Las localidades de estudio (sitios en adelante) fueron Yape y Chanavayita, situadas al sur de Iquique (alrededor de los 20° 41' S) y distantes ca. 4 km entre sí. Ambos sitios corresponden a costas moderadamente expuestas formadas por amplias plataformas rocosas de baja pendiente.

El muestreo se efectuó en la zona situada sobre la franja del alga parda *Lessonia nigrescens* Bory, donde en los niveles medio y alto se encuentran básicamente las mismas especies sésiles dominantes (Lagos 1995, Camus & Lagos datos no publicados), por lo que se consideró como un mismo tipo de ensamble. En cada localidad se establecieron 12 cuadrantes permanentes de 20 x 20 cm, los cuales fueron dispuestos en 3 niveles verticales (con 4 cuadrantes cada uno) en la franja intermareal medio-alta, para evaluar posibles diferencias debidas a la posición vertical de los cuadrantes. Estos niveles se-

rán denominados bajo, medio y alto, en adelante, y estuvieron separados entre sí por una distancia vertical aproximada de ca. 0,6 m, donde el nivel bajo se ubicó a su vez a aproximadamente 50 cm de altura sobre el límite superior de la franja de *Lessonia*.

En mayo de 1992 cada cuadrante en cada sitio fue denudado removiendo todos los organismos presentes usando espátula y cincel, eliminando los posibles propágulos remanentes por medio de quemado con soplete a gas butano, raspado, y luego lavado con alcohol etílico 96°. Para registrar el reclutamiento independientemente en cada tiempo, cada cuadrante fue luego denudado periódicamente a intervalos de 1,33 meses en promedio ( $40 \pm 6,7$  [2EE] días), mediante raspado y lavado con alcohol del substrato. Este método se siguió de acuerdo a un experimento preliminar donde, por sugerencias en la literatura, se probó la hipótesis de que el uso repetido del método de quemado con soplete modifica el substrato resultando en una menor colonización. Para ello, 10 cuadrantes de 10 x 10 cm fueron denudados mensualmente por 4 meses, 5 de ellos fueron quemados y 5 lavados con alcohol etílico 96°. Se observó que el quemado reducía el número de especies colonizando el substrato, mientras el lavado con alcohol, el cual se evapora rápidamente y sus posibles restos son fácilmente eliminados por el agua, no produjo reacción apreciable con el substrato y permitió obtener un mejor registro de especies. Esta diferencia fue consistente en los 4 meses de prueba, por lo que el lavado con alcohol fue adoptado como medio menos artefactual de remoción.

Los registros periódicos de reclutamiento se efectuaron desde julio de 1993 hasta septiembre de 1994, y en cada período de tiempo se registró la composición de especies que reclutó en cada cuadrante. Se consideró como recluta a un organismo individualizable y ya establecido en el substrato, para diferenciarlo del organismo recién asentado sujeto a otros tipos de proceso (ver Rodríguez et al. 1993).

Usando el índice de Jaccard, el registro de presencia/ausencia de especies permitió comparar la similitud en composición específica del reclutamiento entre períodos de tiempo para cada sitio, y en cada tiempo entre sitios. Además se estimó el número de especies que

reclutó en cada unidad experimental para cada nivel vertical y cada intervalo de tiempo. De los datos anteriores se evaluó la frecuencia de ocurrencia espacial y temporal de las especies que reclutaron en cada sitio. Para cada especie se estimó: a) su frecuencia de ocurrencia temporal, definida como la proporción de meses en que fue registrada en una localidad, denominada frecuencia de reclutamiento en adelante; b) su frecuencia de ocurrencia espacial, definida como el número de cuadrantes en que fue registrada cada mes en cada localidad a través del período de estudio, denominada intensidad de reclutamiento en adelante.

La variación temporal del número de especies que reclutó por cuadrante y por nivel vertical dentro del intermareal medio-alto se evaluó mediante un modelo fijo de ANDEVA de dos vías para los factores nivel y tiempo (ya que cada registro fue independiente del anterior) para cada localidad. En particular, el tiempo se consideró fijo ya que, aunque cada nivel fue estadísticamente independiente de otros, el muestreo se programó para incluir un potencial ciclo estacional en función de antecedentes anteriores (Camus 1994, Camus & Fuentes no publicado). Además, para las tres especies dominantes del sistema, *Jehlius cirratus* (Darwin), *Notochthamalus scabrosus* (Darwin) y *Ulva rigida* C. Agardh, se analizó separadamente su intensidad de reclutamiento (usando el número de cuadrantes en que cada especie fue registrada en un mes dado) mediante un ANDEVA jerárquico, en función de diferencias entre sitios y entre especies dentro de cada sitio.

Dado que la dirección predominante de las corrientes en el área es hacia el norte, se estimó la función de correlación cruzada (con un máximo de 6 retrasos) entre las series temporales de reclutamiento para ambos sitios. Esto permite detectar si el reclutamiento a un tiempo dado en Chanavayita se refleja en un intervalo de tiempo posterior en Yape, que se ubica al norte del anterior, por el posible efecto de arrastre de propágulos en la masa de agua. El análisis mide la asociación entre una serie a tiempo  $t$  y otra a tiempo  $t + k$ , donde  $k$  es un retraso que en este caso va desde 0 hasta 6 y -6. Esto es, dos series que se corresponden temporalmente (retraso = 0)

son progresivamente desfasadas desde 1 a 6 intervalos de tiempo hacia atrás y adelante, lo que permite hipotetizar si lo registrado en una serie es consecuencia, luego de un cierto retraso, de lo registrado en la otra (e.g., ver Chatfield 1992).

## RESULTADOS

### Composición específica

La Tabla 1 muestra el listado de especies sésiles que reclutó en ambos sitios a través del período de estudio, con un total de 25 y 20

TABLA 1

Listado de especies intermareales sésiles que se reclutaron a través de 12 intervalos de tiempo (1,33 meses cada uno en promedio), desde julio 31 de 1993 hasta septiembre 7 de 1994, en las localidades de Yape y Chanavayita, norte de Chile.

X: indica reclutamiento de una especie en el período de estudio

List of sessile intertidal species that recruited throughout 12 time intervals (1.33 months each on average), from July 31 1993 to September 7 1994, in the localities of Yape and Chanavayita, northern Chile.

X: indicates recruitment of a given species during the study period

Especie	Yape	Chanavayita
<i>Jehlius cirratus</i>	X	X
<i>Notochthamalus scabrosus</i>	X	X
<i>Balanus flosculus</i>	X	
<i>Ulva rigida</i>	X	X
Chlorophyta postrada	X	X
<i>Cladophora</i> sp.	X	X
<i>Cladophoropsis</i> sp.	X	X
<i>Enteromorpha</i> sp.		X
<i>Perumytilus purpuratus</i>		X
<i>Colpomenia phaeodactyla</i>	X	
<i>Colpomenia sinuosa</i>	X	X
<i>Colpomenia tuberculata</i>	X	X
<i>Petalonia fascia</i>	X	X
<i>Ectocarpus</i> sp.	X	X
<i>Halopterys hordacea</i>		X
Phaeophyta incrustante (no Ralfsia)	X	X
<i>Porphyra columbina</i>	X	X
<i>Corallina officinalis</i>	X	
<i>Hildenbrandtia lecalleanieri</i>	X	X
Rodhophyta incrustante no calcificada	X	
<i>Lithophyllum</i> sp.	X	
<i>Bangia fuscopurpurea</i>	X	X
<i>Gelidium</i> sp.	X	
Ceramial no identificada	X	
<i>Phymactis clematis</i>	X	X
<i>Bunodactes</i> sp.	X	X
Celenterado no identificado	X	
Demospongiae no identificada	X	
Phoronidos		X

especies para Chanavayita y Yape respectivamente. Cuantitativamente, el reclutamiento fue muy similar entre sitios y compuesto por una mayor proporción de algas que de invertebrados sésiles: 72 y 28 % en Chanavayita y 70 y 30 % en Yape respectivamente. No obstante, la similitud en composición específica entre sitios a través del tiempo fue en general baja, alcanzando un promedio de  $40 \pm 10\%$  (DE) por intervalo de tiempo. En contraste, la similitud entre intervalos de tiempo consecutivos dentro de cada sitio fue más alta, alcanzando en promedio un  $58 \pm 12\%$  para Chanavayita y un  $55 \pm 14\%$  para Yape. El grado de similitud alcanzado entre sitios se debió en gran parte a un grupo de tres especies, los cirripedios *Jhelius cirratus* y *Nothochthamallus scabrosus* y la clorofita *Ulva rigida*, que estuvieron presentes en todos los registros en ambos sitios.

Es importante acotar que la composición específica del reclutamiento muestra una alta correspondencia con la del ensamble de poblaciones adultas. Todos los componentes principales del ensamble de adultos característico en cada sitio (Lagos 1995, Camus datos no publicados) fueron registrados como reclutas, y no hubo reclutamiento de especies exóticas ni de especies que no están habitualmente presentes en el sistema. Cabe destacar que el bivalvo *Perumytilus purpuratus* (Lamarck), aunque registrado en un solo período en Yape, al igual que otras especies de mitílidos, fue capaz de colonizar el sustrato sin requerir de facilitadores, fenómeno que ha mostrado ser de gran importancia a nivel intraespecífico (e.g., Bayne 1964) y que resalta la plasticidad en el asentamiento de estas especies (e.g., ver Moreno 1995).

#### *Número de especies*

En términos de riqueza específica, el reclutamiento total a escala del sitio durante el período de registro fue irregular, pero mostró una tendencia estacional, siendo en general más alto en la época de invierno en los dos sitios de estudio (Fig. 1). Esta tendencia fue causada principalmente por las algas, ya que el número de invertebrados mostró poca variabilidad debido a la alta tasa de reclutamiento de cirripedios. Debe notarse que a esta latitud la tendencia estacional observa-

da fue prácticamente contraria a la esperable en áreas como Chile central, y es un factor que incide en forma similar en la mayoría de las especies de la comunidad (e.g., Camus 1994).

Por otra parte, la función de correlación cruzada de las series temporales de reclutamiento entre ambos sitios (Fig. 2) indicó una correlación positiva máxima para un retraso igual a cero. Es decir, la dinámica del reclutamiento fue sincrónica entre los sitios probablemente debido a un efecto zonal, sin desfase aparente.

Al considerar la variación en el número de especies reclutado en el tiempo y en distintos niveles verticales dentro de la zona intermareal medio-alta, se observó que dentro de cada sitio hubo diferencias entre niveles mareales y entre los períodos de registro (Fig. 3, Tabla 2). En ambos casos el número de especies que reclutaron fue menor en el nivel alto de la zona intermareal de estudio (Scheffe;  $P < 0.05$ ), y las diferencias temporales se deberían al factor estacional antes señalado. Para Yape el nivel medio dentro de la franja medio-alta alcanzó el mayor reclutamiento (Scheffe;  $P < 0.05$ ), mientras que para Chanavayita hubo una clara disminución del reclutamiento desde los niveles bajos hacia el alto (Scheffe;  $P < 0.05$ ). Dado que para ambos sitios la interacción entre tiempo y nivel mareal no fue significativa (Tabla 2), sugerimos que el reclutamiento de especies sésiles decrece con la altura intermareal independientemente de su variabilidad en el tiempo. Por otra parte, la prueba a posteriori (Scheffe) confirmó que el reclutamiento en época de invierno es mayor que en otras estaciones, sugiriendo que puede tener una mayor relación con factores físico-climáticos que biológicos.

#### *Intensidad del reclutamiento*

Al analizar la intensidad del reclutamiento a escala del sitio en el lapso de estudio para las tres especies que aparentemente guían el desarrollo de los ensambles de estudio (Tabla 3), el ANDEVA jerárquico muestra que tanto las diferencias entre sitios como entre especies dentro de cada sitio no fueron significativas. De hecho el componente de varianza (i.e., contribución aislada de cada nivel de

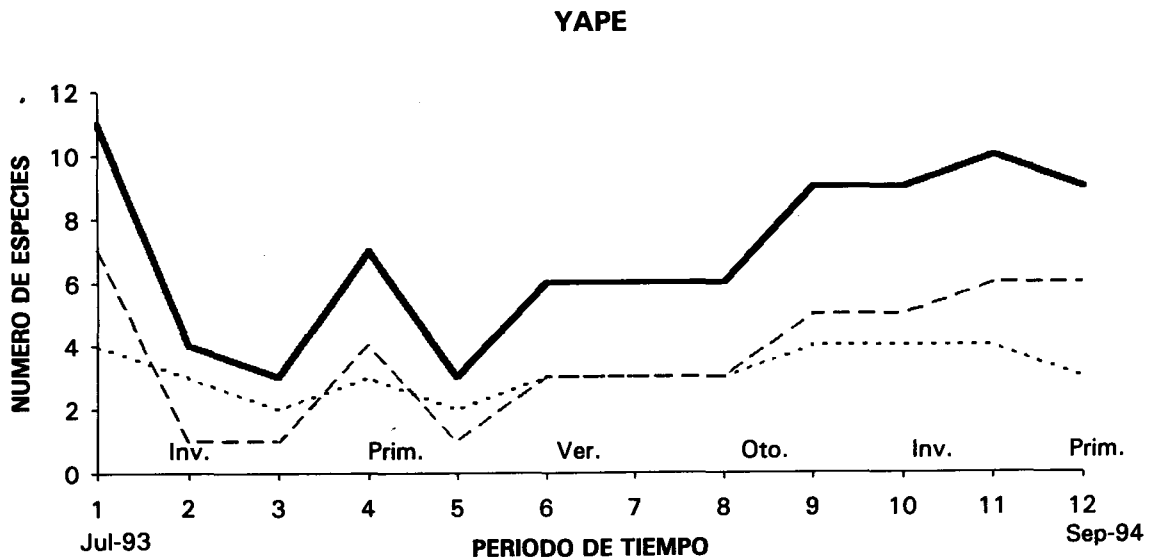
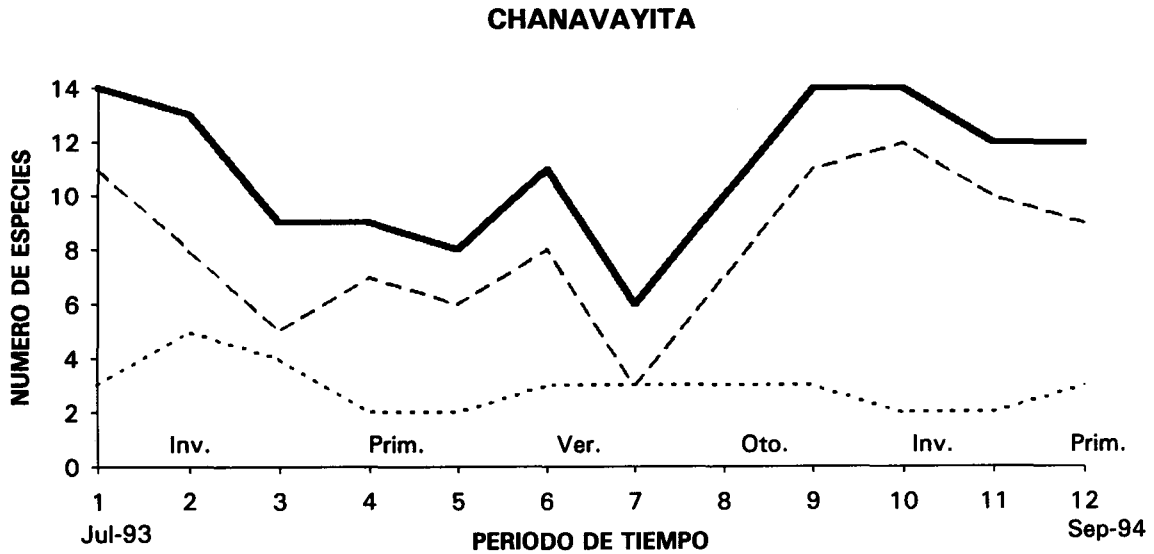


Fig. 1: Reclutamiento a escala del sitio (N° de especies registradas por localidad) en el período de estudio. Línea de puntos: invertebrados; línea segmentada: algas; línea continua: total.

Recruitment at the site level (N° of species recorded per locality) throughout the study period. Dotted line: invertebrates; dashed line: algae; solid line: total.

análisis a la varianza total) para el nivel sitios fue nulo y sólo alcanzó al 7,6% para el nivel especies dentro de sitios. Esto indica que, dentro de cada sitio, la variabilidad del reclutamiento de las tres especies dominantes fue similar, y en estos términos ambas localidades son comparables.

Sin embargo, al examinar la intensidad del reclutamiento por nivel mareal para las mis-

mas especies se observan algunas diferencias. La Tabla 4 muestra que *Jehlius* tendió a reclutar con mayor frecuencia hacia niveles más altos en ambos sitios, y lo contrario ocurrió con *Ulva*, mientras *Notochtamalus* mostró una independencia relativa del nivel vertical. Por otro lado, a escala del sitio incluyendo todos los niveles (Total en Tabla 4), se observa que *Jehlius* tendió a reclutar más in-

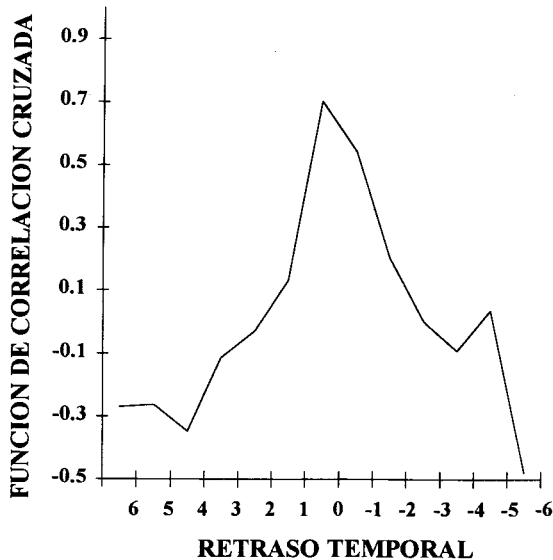


Fig. 2: Función de correlación cruzada entre las series temporales del reclutamiento de Chanavayita (serie de entrada) y Yape (serie de salida), considerando seis retrasos temporales hacia atrás y adelante de la serie de entrada. Retraso cero: series superpuestas.

Cross-correlation function between the recruitment time series of Chanavayita (input series) and Yape (output series), considering six time lags forward and backward the input series. Lag zero: overlapped series.

tensamente en Yape, y *Notochtamalus* y *Ulva* en Chanavayita.

Por otra parte, al considerar el conjunto de especies registradas en cada sitio (Fig. 4), se detectó una clara asociación positiva entre la frecuencia e intensidad del reclutamiento tanto en Chanavayita ( $r$  Spearman = 0,952;  $P < 0,0001$ ) como en Yape ( $r$  Spearman = 0,923;  $P = 0,0001$ ), un resultado importante en relación al comportamiento dinámico de estas poblaciones, como se discutirá más adelante.

#### DISCUSION

En los sitios estudiados, el reclutamiento comunitario tuvo tres características principales: a) un componente taxonómico, indicado por las diferencias entre algas e invertebrados en términos de mostrar o no un comportamiento estacional; b) un fuerte componente especie-específico, que permite reconocer un grupo de especies con reclutamiento frecuente y de alta intensidad y separarlo del resto

de las especies, que son altamente variables; c) un componente comunitario (patrón multi-específico), evidenciado por la relación positiva entre frecuencia e intensidad que emerge como resultado de las diferencias entre especies.

La estacionalidad incide directamente en el número de especies que recluta a través del tiempo, y ha sido mostrada como un factor que además impacta fuertemente a las poblaciones adultas incluso en la zona intermareal inferior (Camus 1994). La época de invierno es cuando recluta el mayor número de especies, prácticamente a la inversa de lo observado por Jara & Moreno (1983 y 1984) para especies móviles en el sur de Chile, pero en general el patrón menos recurrente es el de épocas de reclutamiento discretas en el tiempo y distintas entre especies. No obstante es importante señalar que una respuesta estacional clara no necesariamente implica una alta predictibilidad de la estructuración de una comunidad, ya que ésta dependerá además de la abundancia de reclutas y de procesos postreclutamiento que pudieran generar patrones de mortalidad diferencial. Por ejemplo, Hurlbut (1991) ha mostrado que el reclutamiento y la mortalidad juvenil en invertebrados sésiles puede mostrar grandes variaciones entre organismos del mismo tipo

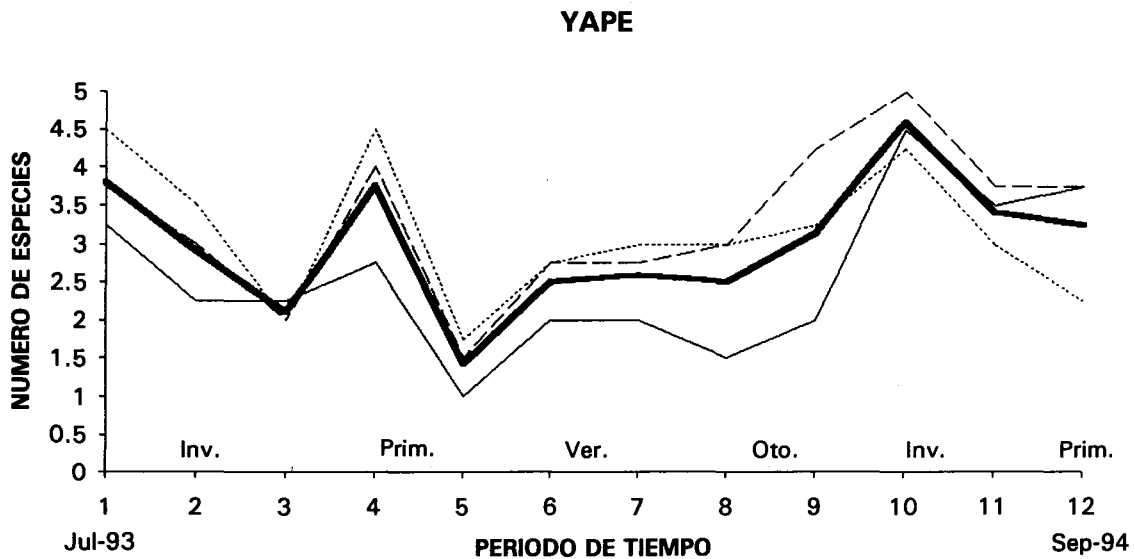
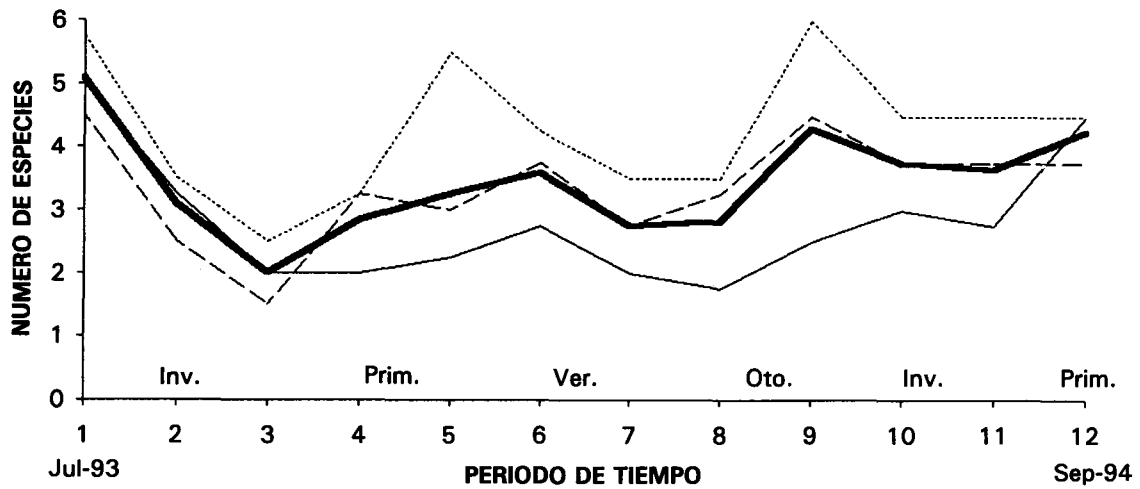
TABLA 2

Análisis de varianza de dos vías para el reclutamiento de especies sésiles (Nº de especies por unidad muestral) a través del tiempo y en tres distintas alturas en la zona intermareal medio-alta en dos localidades del norte de Chile. g.l.: grados de libertad; C.M.: cuadrado medio

Two-way analysis of variance for the recruitment of sessile species (Nº of species per sampling unit) through time and at three different heights in the mid-high intertidal zone in two northern Chilean localities. g.l.: degrees of freedom; C.M.: mean square

Localidad	Fuente	g.l.	C.M.	F	P
Chanavayita	Nivel mareal	2	23,028	10,14	0,0001
	Tiempo	11	8,477	3,73	0,0002
	Nivel * Tiempo	22	1,323	0,58	0,9273
	Error	108			
Yape	Nivel mareal	2	7,757	5,30	0,0064
	Tiempo	11	8,482	5,80	< 0,0001
	Nivel * Tiempo	22	1,234	0,84	0,6659
	Error	108			

CAMUS & LAGOS  
**CHANAVAYITA**



*Fig. 3:* Reclutamiento a pequeña escala (N° de especies por unidad muestral) en tres niveles verticales de la zona intermareal medio-alta en las localidades de estudio. Línea de puntos: nivel bajo; línea segmentada: medio; línea continua delgada: alto; línea continua gruesa: total (niveles agrupados). Los errores fueron omitidos para claridad de la Figura.

Recruitment at a small-scale (N° of species per sampling unit) in three vertical levels within the mid-high intertidal zone in the study localities. Dotted line: lower level; dashed line: mid; light solid line: high; heavy solid line: total (pooled levels). Errors were not included for clarity.

o entre especies relacionadas. Por otra parte, en nuestro caso hay tres especies que reclutan permanentemente, y que podrían constituir el núcleo dinámico de los ensambles estudiados. Sin embargo, subsiste una variabi-

lidad composicional importante producto de la irregularidad temporal mostrada por la mayoría de las especies, lo que no permite proponer un calendario de reclutamiento para cada sitio. Además, el que la similitud com-



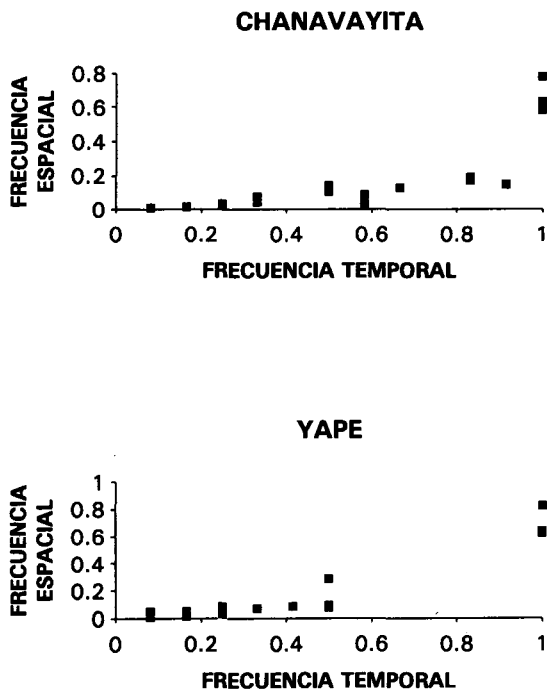


Fig. 4: Relación entre la frecuencia temporal y la frecuencia espacial promedio de especies individuales para el reclutamiento de especies sésiles en las localidades de estudio (ver Métodos para la definición de variables).  $r_s$ : coeficiente de rangos de Spearman.

Relationship between the temporal frequency and mean spatial frequency of individual species for the recruitment of sessile species in the study localities (see Methods for a definition of variables).  $r_s$ : Spearman rank coefficient.

posicional en el tiempo sea mayor dentro de cada sitio que entre sitios, sugiere también la existencia de un componente sitio-específico en los patrones de asentamiento. Una serie de trabajos han mostrado que pueden haber importantes diferencias espaciales y temporales (y a distintas escalas) en el reclutamiento de las especies (e.g., véase Pineda 1994 y referencias incluidas), pero también correlaciones. Por ello, la sincronía observada en las dinámicas del reclutamiento (número de especies) en Chanavayita y Yape no debiera interpretarse como el resultado de una similitud o identidad en los procesos locales respectivos, ni tampoco es evidencia de una fuente de propágulos común u homogénea, como lo sugieren las diferencias en la composición del reclutamiento entre sitios. Es muy probable que la sincronía se deba más bien a la fuerte estacionalidad imperante

en la región, lo que deja abierta la posibilidad de que cada sitio sea afectado por factores locales no necesariamente similares.

Por otra parte, los resultados obtenidos tienen otras implicancias para el estudio de las poblaciones adultas. Primero, y a nivel comunitario, parece más apropiado caracterizar a los sitios de estudio no como lugares de bajo o alto reclutamiento, sino como de reclutamiento variable. Por ello no podría validarse la regla propuesta por Connell (1985) y Roughgarden et al. (1985), al menos a la escala de este estudio, sobre la aplicabilidad o no de la teoría ecológica convencional en estos ensamblajes. En segundo lugar, la mayoría de las especies muestra bajo reclutamiento, pero sólo en comparación al grupo de tres especies con reclutamiento frecuente e intenso. Estas últimas son también las dominantes en el ensamblaje adulto, y en un estudio paralelo mostraron ser capaces de dominar todas las etapas de la sucesión en función de su capacidad para apropiarse del espacio (Camus & Lagos, datos no publicados). Esto cuestiona si ellas deben considerarse especies sucesionales tempranas, dado que dominan el sistema en diferentes momentos del

TABLA 3

Análisis de varianza jerárquico de la frecuencia espacial de reclutamiento en cada mes para las tres especies dominantes en los sitios de estudio, *Jehlius cirratus*, *Notochthamalus scabrosus* y *Ulva rigida*, evaluando diferencias entre localidades y entre especies dentro de cada localidad. g.l.: grados de libertad; C.M.: cuadrado medio; valores de F: contribución a la varianza de cada nivel espacial relativo al nivel subordinado; CV: componente de varianza (%) o contribución individual a la varianza de cada nivel

Hierarchical analysis of variance of the spatial frequency of recruitment in each month for the three dominant species in the study localities, *Jehlius cirratus*, *Notochthamalus scabrosus*, and *Ulva rigida*, assessing between locality differences and between species, within locality differences. g.l.: degrees of freedom; C.M.: mean square; F values: contribution to variance of each spatial level relative to its subordinate level; CV: variance component (%) or individual contribution to variance for each level

Fuente	g.l.	C.M.	F	P	CV
Sitio	1	1,125	0,06	> 0,75	0,00
Especie	4	20,361	1,98	0.10 < P < 0.25	7,55
Error	66	10,284			92,45

TABLA 4

Frecuencia de ocurrencia relativa (media  $\pm$  1 DE) para tres especies con reclutamiento continuo en las localidades de estudio por nivel mareal. Total: niveles agrupados a través del período de estudio

Relative occurrence frequency (mean  $\pm$  1 SD) for three species with continuous recruitment in the study localities by tidal level. Total: pooled levels throughout the study period

Especie	Nivel mareal	Chanavayita	Yape
<i>Jehlius cirratus</i>	Bajo	0,46 $\pm$ 0,32	0,75 $\pm$ 0,32
	Medio	0,65 $\pm$ 0,31	0,83 $\pm$ 0,19
	Alto	0,79 $\pm$ 0,34	0,88 $\pm$ 0,19
	Total	0,63 $\pm$ 0,28	0,82 $\pm$ 0,19
<i>Nothochthamalus scabrosus</i>	Bajo	0,75 $\pm$ 0,29	0,65 $\pm$ 0,29
	Medio	0,86 $\pm$ 0,24	0,61 $\pm$ 0,30
	Alto	0,73 $\pm$ 0,28	0,61 $\pm$ 0,42
	Total	0,78 $\pm$ 0,25	0,62 $\pm$ 0,32
<i>Ulva rigida</i>	Bajo	0,94 $\pm$ 0,11	0,75 $\pm$ 0,32
	Medio	0,69 $\pm$ 0,15	0,69 $\pm$ 0,23
	Alto	0,40 $\pm$ 0,37	0,46 $\pm$ 0,39
	Total	0,67 $\pm$ 0,15	0,63 $\pm$ 0,28

tiempo, o sucesionales tardías, ya que son las primeras en colonizar y lo hacen constantemente. Underwood & Anderson (1994) muestran que el reclutamiento de un ensamble intermareal sésil evaluado en distintas épocas puede variar fuertemente en composición, a diferencia de nuestros resultados, pero que sin embargo la composición inicial puede determinar en gran medida la final, por lo que conceptos como especie sucesional temprana o tardía tampoco eran aplicables. Para Chile central, los resultados de Hoffmann & Ugarte (1985) sobre la llegada de propágulos de algas al intermareal muestran que muchas especies tradicionalmente consideradas sucesionales tempranas (también llamadas "oportunistas", "efímeras" o "fugitivas") o sucesionales tardías muestran características prácticamente opuestas a las atribuidas a su status, lo que sugiere que dichas categorías son en realidad altamente heterogéneas. Al menos para sistemas intermareales sería factible dejar de lado tales conceptos en favor de una aproximación con base dinámica, en la cual habría dos aspectos fundamentales: 1) patrones especie-específicos postasentamiento, donde las especies pueden diferenciarse de acuerdo a su capacidad inicial de invasión, que además sería función de la frecuencia temporal e intensidad de su reclutamiento; 2) patrones de historia de vida postreclutamiento de las es-

pecies, que describan su capacidad de apropiación de espacio (análogo al concepto de jerarquía competitiva) y su habilidad de persistencia en función de tasas de crecimiento, longevidad y reproducción. El punto 1 ha sido abordado en este trabajo, pero es fundamental considerar la variación espacial (e.g., entre áreas geográficas) de los atributos descritos. La sugerencia anterior no implica en absoluto la idea de que es posible establecer algún tipo de "tabla periódica" de los atributos de las especies para determinar el resultado en la estructuración de una comunidad dada. Más bien podría interpretarse como un punto de partida que permite establecer patrones a nivel del ensamble (no como una suma de propiedades individuales), basados en atributos que integran el resultado de varios procesos, y estudiar cómo estos patrones se modifican en función de distintos factores físicos y/o biológicos y por efecto de variar la escala espacial y/o temporal de observación. Una base dinámica de este tipo no implica incurrir en un reduccionismo absurdo, ni busca establecer categorías a priori o excluyentes (e.g., sucesional temprana vs. tardía) para explicar la dinámica de la comunidad. De hecho, la búsqueda de reglas de ensamblaje comunitario ha entregado resultados poco alentadores hasta la fecha. Modelos como los de Connell & Slatyer (1977), antes considerados generales, han revelado impor-

tantes problemas en su aplicabilidad (ver Connell 1987), y en muchos campos el debate no ha superado las controversias iniciales (e.g., ver Dale 1994 y Bastow 1994). Otros intentos, como las reglas generales de ensamblaje en función de combinatorias de "atributos vitales", formuladas por Noble & Slatyer (1980), tampoco han sido exitosos.

Respecto a lo anterior, es interesante notar que si bien Jara & Moreno (1984) y Underwood & Anderson (1994) alcanzan resultados muy similares sobre la dependencia de la composición comunitaria con el momento del tiempo en que se ofrece espacio, encuentran resultados divergentes en términos de procesos de sucesión. Jara & Moreno (1984), en particular, comparan sus resultados con los obtenidos para otras comunidades en el hemisferio norte, notando que las diferencias espaciales e históricas que inciden sobre la composición y estructura de cada comunidad hacen muy difícil el establecer una base general de comparación. De hecho, los resultados de este trabajo también apuntan a direcciones diferentes a algunas de las sugeridas por Jara & Moreno (1984). No obstante, aunque esto sugiere la inconveniencia de buscar reglas universales, no implica que cada comunidad deba estudiarse en forma aislada y que no pueda ser comparada con ninguna otra.

Un aspecto importante relativo a la variación del reclutamiento es el efecto de distintos procesos sobre la llegada de propágulos. Para ambientes litorales, actualmente se considera que diferencias en las características locales de circulación pueden generar una alta variación en tiempo o espacio del asentamiento, e incluso influir en la distribución de las poblaciones adultas (e.g., ver Minchinton & Scheibling 1991). Consideramos que esta es una causa putativa de las diferencias encontradas entre los sitios de estudio en el reclutamiento de cirripedios. Con respecto a algas, se ha sugerido que pueden existir bancos de formas microscópicas (Hoffmann & Santelices 1991) similares al banco de semillas de especies terrestres. A este respecto, nuestros resultados muestran que en los sitios de estudio el reclutamiento de algas, a excepción de *Ulva rigida*, es altamente variable independientemente de si existe o no un análogo al banco de semillas. De hecho, algas

como *Porphyra columbina* Mont., que muestran una fluctuación estacional en Chile central en función de su respuesta al fotoperíodo y temperatura (e.g., Avila et al. 1986), fueron registradas en muy distintas épocas del año.

La variabilidad del reclutamiento aparece como un fenómeno real e importante a escala intraanual, y su importancia a escala interanual necesita ser evaluada (e.g., ver Moreno et al. 1993) para lograr un mejor entendimiento de la estructuración de los ensamblajes intermareales, además de ser un problema crucial para aspectos aplicados (e.g., explotación y manejo; Fogarty et al. 1991). Fenómenos importantes como la limitación por reclutamiento pueden ser observados a corto plazo, pero su importancia real debiera ser evaluada a escala interanual (e.g., ver Sale 1990, Doherty & Fowler 1994).

Los estudios sobre reclutamiento de especies marinas en Chile son dramáticamente escasos. Si bien muchos autores enfatizan la importancia del asentamiento sobre el reclutamiento (e.g., ver Sale 1990, Rodríguez et al. 1993), el reclutamiento es una variable que no sólo puede generar condiciones iniciales en los procesos que ocurren dentro y entre poblaciones adultas (como ha sido tratado por Roughgarden et al. 1985), sino que además puede establecer determinantes para el resultado de gran parte de esos procesos.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración en terreno de Leonora Galaz y Marcel Duhart, y los comentarios de Patricio Ojeda y Miriam Fernández a la primera versión del manuscrito. Las críticas y comentarios de dos revisores anónimos fueron particularmente importantes para aclarar los planteamientos del trabajo. P.A. Camus agradece el financiamiento a través del proyecto FONDECYT 193-0183 y una beca doctoral de la Universidad Católica de Chile.

#### LITERATURA CITADA

- AVILA M, B SANTELICES & J McLACHLAN 1986  
Photoperiod and temperature regulation of the life history of *Porphyra columbina* (Rhodophyta, Bangiales) from central Chile. *Canadian Journal of Botany* 64: 1867-1872.

- BASTOW WJ (1994) Who makes the assembly rules? *Journal of Vegetation Science* 5: 275-278.
- BAYNE BL (1964) Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology* 33: 513-523.
- BUTLER AJ & PL CHESSON (1990) Ecology of sessile animals on sublittoral hard substrata: the need to measure variation. *Australian Journal of Ecology* 15: 521-531.
- CAMUS PA (1994) Recruitment of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* Bory in northern Chile: successional constraints and opportunities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184: 171-181.
- CHATFIELD C (1992) The analysis of time series. An introduction. Chapman & Hall, New York. Cuarta edición, Segunda reimpresión. xii + 241 pp.
- CONNELL JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 11-45.
- CONNELL JH (1987) On the mechanisms producing successional change. *Oikos* 50: 136-137.
- DALE MB (1994) Do ecological communities exist? *Journal of Vegetation Science* 5: 285-286.
- DOHERTY P & T FOWLER (1994) An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science* 263: 935-939.
- FOGARTY MJ, MP SISSEWINE & EB COHEN (1991) Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 241-246.
- GAINES S & J ROUGHGARDEN (1985) Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 82: 3707-3711.
- GROSBURG RK & DR LEVITAN (1992) For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 130-133.
- HOFFMANN AJ & R UGARTE (1985) The arrival of seaweeds propagules of marine macroalgae in the intertidal zone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 92: 83-95.
- HOFFMANN AJ & B SANTELICES (1991) Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Marine Ecology Progress Series* 79: 185-194.
- HURLBUT CJ (1991) Community recruitment: settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Marine Biology* 109: 507-515.
- JARA F & CA MORENO (1983) Calendario de reclutamiento de organismos epibénticos móviles de la zona mesomareal de Mehuín, Chile. *Medio Ambiente (Chile)* 6: 72-79.
- JARA F & CA MORENO (1984) Herbivory and structure in a midlittoral rocky community: a case in southern Chile. *Ecology* 65: 28-38.
- LAGOS NA (1995) Patrón de zonación y diversidad de ensamblajes sésiles en el intermareal rocoso de Playa Chanavayita (20°40'S), Iquique - Norte Grande, Chile. Informe de Práctica Profesional. Depto. de Ciencias del Mar, Univ. Arturo Prat, Iquique. 52 pp.
- LEWIN R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234: 25-27.
- MINCHINTON TE & RE SCHEIBLING (1991) The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. *Ecology* 72: 1867-1879.
- MORENO CA (1995) Macroalgae as a refuge from predation for recruits of the mussel *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) in southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 191: 181-193.
- MORENO CA, G ASENCIO & S IBÁÑEZ (1993) Patrones de asentamiento de *Concholepas concholepas* (Brugiere) (Mollusca: Muricidae) en la zona intermareal rocosa de Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 93-101.
- NOBLE IR & RO SLATYER (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- PINEDA J (1994) Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 107: 125-138.
- RODRIGUEZ S, FP OJEDA & N INESTROSA (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97: 193-207.
- ROUGHGARDEN J, Y IWASA & C BAXTER (1985) Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66: 54-67.
- SALE PF (1990) Recruitment of marine species: is the bandwagon rolling in the right direction? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 25-27.
- SANTELICES B (1990) Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 28: 177-276.
- SUTHERLAND JP (1987) Recruitment limitation in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113: 267-282.
- UNDERWOOD AJ & EJ DENLEY (1984) Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. En: Strong D, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*: 151-180. Princeton University Press, Princeton.
- UNDERWOOD AJ & PG FAIRWEATHER (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 16-19.
- UNDERWOOD AJ & MJ ANDERSON (1994) Seasonal and temporal aspects of recruitment and succession in an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of the Marine Biology Association, United Kingdom* 74: 563-584.