

Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile

Diversity, structure and functioning of rocky coastal ecosystems in northern Chile

JULIO A. VASQUEZ¹, PATRICIO A. CAMUS² y F. PATRICIO OJEDA³

¹Departamento de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile
E-mail: jvasquez@socompa.cecun.ucn.cl

²Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Ssma. Concepción, Casilla 297,
Concepción, Chile. E-mail: pcamus@david.uscs.cl

³Departamento de Ecología, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile
E-mail: pojeda@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

Este estudio, entre otros del Programa Sectorial Fondecyt condicionados al estudio de la biodiversidad de Antofagasta, se llevó a cabo en tres áreas rocosas expuestas en la costa del norte de Chile, seleccionadas en consideración a su representatividad en la variación de eventos de surgencia: (a) Caleta Constitución (Península de Mejillones-Antofagasta) situada en un foco estable de surgencia costera; (b) Carrizal Bajo (Husasco), zona de referencia sin surgencia costera permanente; y (c) Caleta San Lorenzo (Punta Lengua de Vaca), zona referencial y de contraste frente a un foco de surgencia estable. Los objetivos globales de nuestro estudio fueron: (1) caracterizar la composición taxonómica y la estructura de las comunidades, en función de categorías o niveles tróficos en ambientes submareales e intermareales; (2) caracterizar la dinámica espacio-temporal de la diversidad y abundancia de especies en las comunidades en estudio, relacionándolas con variaciones de la productividad y de la temperatura superficial del mar (obtenida por sensoría remota); y (3) evaluar el efecto de la surgencia sobre los atributos comunitarios en función de las comparaciones entre áreas con y sin surgencia permanente. Nuestros resultados muestran que la frecuencia de surgencia no es un factor determinante en la diversidad de las comunidades rocosas litorales estudiadas. Aun cuando, la riqueza específica del bentos submareal y la ictiofauna es mayor en Caleta Constitución (surgencia permanente), que en Carrizal Bajo (surgencia estacional), esta alcanza su menor valor en San Lorenzo (surgencia permanente). En contraste, la riqueza específica de ambientes intermareales no mostró diferencias evidentes entre las comunidades estudiadas. No se registró una relación evidente entre diversidad de productores primarios y herbívoros bentónicos, y la frecuencia de eventos de enriquecimiento costero. Sin embargo, los patrones de abundancia y diversidad de algunos grupos de productores (e.g. Chlorophytas) muestran que la importancia de la surgencia costera no puede ser descartada en casos específicos, aun cuando a nivel comunitario no se registre un efecto global. Un análisis de la relación entre la estructura trófica global de las comunidades bentónicas intermareales y submareales, no muestran gran diferencia en las principales vías de consumo a nivel de los carnívoros. Sin embargo, aun cuando las vías de consumo a nivel de los herbívoros son similares entre localidades, existen diferencias significativas entre ambientes. En contraste, las tramas trófica del ensamble de peces presentó diferencias significativas en su estructura y complejidad entre localidades con y sin surgencia permanente. Las relaciones tróficas documentadas para ambientes submareales constituyen el primer aporte al conocimiento de la estructura trófica de estos ambientes en el norte de Chile.

Palabras clave: comunidades marinas, diversidad, surgencia, El Niño.

ABSTRACT

This study, among others of the Fondecyt Sectorial Program directed toward the study of biodiversity of Antofagasta, was carried out in three rocky areas on the exposed coast of northern Chile selected for their representation of varying upwelling regimes: (a) Caleta Constitución (Mejillones-Antofagasta Peninsula) located in a stable focus of coastal upwelling; (b) Carrizal Bajo (Husasco), a reference zone without permanent coastal upwelling; and (c) San Lorenzo (Punta Lengua de Vaca), a reference zone of contrast, on a focus of stable upwelling. The general objectives of our study were: (1) characterize the taxonomic composition and community structure, as a function of categories or trophic levels in subtidal and intertidal habitats; (2) characterize the spatio-temporal dynamics of the diversity and abundance of species in the communities studied, relating these to variations in productivity and sea surface temperature (obtained by remote sensing); and (3) evaluate the effects of upwelling on community attributes in relation to similar comparisons between areas with and without upwelling. Our results show that the frequency of upwelling was not a determining

factor in the diversity of the rocky littoral communities which were studied. Although the species richness of the subtidal benthos and ichthyofauna is greater in Caleta Constitución (permanent upwelling) than in Carrizal Bajo (seasonal upwelling), these values were lowest for San Lorenzo (permanent upwelling). In contrast, the species richness of intertidal habitats did not show evident differences among the communities studied. There was no relationship evident between the diversity of primary producer and benthic herbivores with the frequency of coastal enrichment. However, patterns of abundance and diversity of some producers groups (eg. Chlorophytes) showed that the importance of coastal upwelling cannot be discarded in specific cases, although the changes may not be observed at the community level. An analysis of the relationship between the general trophic structure of benthic intertidal and subtidal communities did not show major differences in trophic linkage at the carnivore level. However, although trophic linkages between herbivores are similar between localities, there were significant differences between habitats. In contrast, trophic linkages between assemblages of fishes showed significant differences in structure and complexity between localities with and without permanent upwelling. Trophic relationships documented for subtidal habitats constitute the first contribution to the knowledge of the trophic structure in these habitats of northern Chile.

Key words: marine communities, diversity, upwelling, El Niño.

INTRODUCCION

La diversidad de las comunidades naturales es un atributo altamente complejo, resultante de la interacción entre múltiples factores físicos y biológicos que pueden estar organizados jerárquicamente tanto en el espacio como en el tiempo (e.g., ver Ray 1991, Ricklefs & Schluter 1993). Debido a esta complejidad, el estudio de la diversidad tanto en sistemas marinos como terrestres ha debido avanzar casi necesariamente a través del análisis de factores aislados, y sólo recientemente el conocimiento acumulado ha permitido realizar estudios más completos o con un enfoque integrador.

En los sistemas marinos costeros en particular, tanto en Chile como en otras áreas del mundo, investigar la diversidad ha supuesto un importante desafío científico por la gran extensión y muchas veces poca accesibilidad de algunas áreas litorales, lo que sin duda se ha traducido en limitaciones prácticas para obtener un conocimiento acabado de estos sistemas. En Chile este problema es especialmente relevante en los ambientes submareales, donde las dificultades logísticas y de muestreo han limitado fuertemente su estudio, restringiendo el conocimiento de la costa casi exclusivamente a la flora y la fauna de ambientes intermareales con mayor facilidad de acceso. Por otra parte, muchos de los estudios sobre diversidad realizados en Chile se han focalizado principalmente en la elaboración de inventarios de especies, pero sin un énfasis

en incorporar procesos y factores que afectan la diversidad y el funcionamiento ecosistémico a distintas escalas. Por ejemplo, pese a que en Chile se han realizado numerosos estudios sobre una serie de procesos oceánicos de gran relevancia, como la surgencia o la perturbación de gran escala El Niño-Oscilación del Sur, muy pocos han intentado analizar sus posibles efectos sobre la diversidad de la biota costera o sobre la dinámica ecológica de los ecosistemas marinos. Además, aunque a escala biogeográfica existen algunos estudios relevantes sobre la diversidad de la fauna y flora marina de Chile (e.g. Guiler 1959, Santelices 1980, Brattström 1990, y otros analizados por Brattström & Johanssen 1983, Lancellotti & Vásquez en revisión), aún hay muchos aspectos que no han sido aclarados, como las relaciones de la diversidad con el clima y la oceanografía regional, y existen muchas áreas geográficas deficitarias en términos de conocimiento taxonómico básico, incluso a nivel alfa. Entre las áreas comparativamente menos estudiadas se encuentran la zona costera y territorios insulares entre los 44° y los 56° S (XI y XII Región) y la zona costera comprendida entre los 18° y los 29° S (I, II y III Región), lo que las convierte en un importante foco de atención al momento de dirigir esfuerzos hacia un mejor conocimiento de la diversidad marina en el país. A este respecto, es importante que tales estudios básicos consideren además los factores que pudieran incidir en forma directa sobre la diversidad

de un sistema, entre los cuales aquellos que potencialmente involucren cambios significativos en la productividad de un área, como la surgencia costera.

Tradicionalmente, a gran escala se han documentado patrones generales de diversidad, como el aumento en diversidad desde altas hacia bajas latitudes para distintos tipos de organismos terrestres y marinos (e.g., ver Pielou 1979, Guiler 1984). En las costas de Chile también se han reconocido patrones generales, aunque diferentes en tendencia, como el gradiente latitudinal inverso (i.e., aumento hacia latitudes altas) descrito por Santelices (1980) para la diversidad de la flora marina de la costa Pacífica sur-oriental en Suramérica. Sin embargo, esta costa además es ampliamente conocida por la existencia de numerosas áreas de surgencia, caracterizadas por el afloramiento en la superficie del mar de aguas ricas en nutrientes y de baja temperatura (Strub et al. 1998), las que habrían permitido sustentar algunas de las pesquerías pelágicas más productivas del mundo (e.g., Bernal et al. 1982). Esta extensa ocurrencia espacial de surgencias en el área, aun cuando puedan variar en magnitud o en continuidad temporal a través del año (Fonseca & Farías 1987), ha llevado a la percepción generalizada de que también serían un factor clave para las zonas litorales que se encuentran bajo su influencia, las cuales tradicionalmente se han supuesto más diversas o productivas que aquellas localizadas en zonas sin influencia de surgencia. No obstante, tanto para Chile como para otros lugares del mundo la creencia en el impacto de la surgencia costera posee pocos fundamentos empíricos sólidos, y en muchos casos es sólo una extrapolación de lo observado en sistemas pelágicos, quizá en parte por el significado que los oceanógrafos dan al término "costa", que corresponde prácticamente a mar abierto en la perspectiva de un biólogo litoral.

En lo concreto, el efecto de la surgencia sobre sistemas marinos litorales ha sido muy poco explorado, y por ello la literatura

publicada es también escasa. Sin embargo, algunos estudios en ambientes intermareales rocosos (e.g., Bosman et al. 1987, Fujita et al. 1989, Ormond & Banaimoon 1994, Raffaelli & Hawkins 1996) sugieren fuertemente que los afloramientos costeros, por efecto del aumento de nutrientes y de condiciones físicas más favorables, podrían tener un efecto positivo (en sentido cuantitativo y no valórico), permitiendo a los organismos litorales incrementar su abundancia o incluso su riqueza específica. Sin embargo, estudios realizados en comunidades submareales de fondos blandos en Antofagasta, Chile, sugieren que el efecto de la surgencia también podría ser negativo, llevando a fuertes disminuciones en biomasa debido a anoxia (Zúñiga et al. 1983). Claramente, y con independencia del tipo de efecto, lo anterior implicaría una modificación de la diversidad alfa (local) y a la vez un potencial incremento de la diversidad beta (intercomunitaria) a una escala espacial mayor, un tipo de efectos que hasta la fecha prácticamente no ha sido explorado en el país, y cuyas consecuencias sobre la diversidad y estructura de las comunidades marinas costeras son virtualmente desconocidas. Adicionalmente, la surgencia podría también incidir sobre la trama trófica de una comunidad, probablemente en función de un potencial aumento en la abundancia de productores primarios, el cual a su vez podría llevar a un aumento en la abundancia (o en la riqueza) de consumidores primarios, modificaciones que teóricamente podrían incluso afectar a los niveles tróficos superiores, aunque la necesidad de estudios al respecto es evidente.

Varios de los estudios del impacto biológico de la surgencia sobre la diversidad y estructura de comunidades litorales (submareales o intermareales) se han enfocado al crecimiento de las macroalgas bentónicas. Tradicionalmente, la estacionalidad observada en el crecimiento algal en distintas regiones del mundo se ha asociado principalmente a factores estacionales típicos como cambios en irradiación y temperatura,

a factores físicos como movimiento de agua, o a factores biológicos como variaciones en los niveles de herbivoría o interacciones (e.g. véase McClanahan 1988, Santelices 1989, Menge 1992, Ormond & Banaimoon 1994). Sin embargo, más recientemente se han comenzado a establecer relaciones directas entre la estacionalidad y las variaciones en disponibilidad de nutrientes, aunque desde hace bastante tiempo se conoce que la surgencia no sólo conlleva un aporte directo de nutrientes sino que también contribuye efectivamente a su reciclamiento (e.g., ver Barnes & Hughes 1988). En esta perspectiva, se ha documentado que el crecimiento de algunas especies de algas en ambientes fuertemente estacionales está frecuentemente limitado por nutrientes (e.g. Chapman & Craigie 1977, Gerard 1982), y sólo incrementa en períodos de surgencia (Fujita et al. 1989). También se ha mostrado que este fenómeno puede incidir sobre prácticamente toda la comunidad algal y no solamente sobre unas pocas especies (Ormond & Banaimoon 1994). Considerando que los principales limitantes al crecimiento algal son el nitrógeno y fósforo inorgánicos, es factible esperar que las surgencias, al aumentar la disponibilidad de ellos, tengan impacto sobre la producción vegetal y consiguientemente sobre los consumidores primarios. No obstante, es importante notar que los estudios citados fueron realizados en áreas con surgencia fuertemente estacional, y no es claro el tipo de respuesta que se observaría en áreas con surgencia permanente.

En el norte de Chile, entre los 18° S y los 30° S, existen cuatro centros importantes de intensificación de surgencias de aguas de baja temperatura y de alta productividad: al sur de Arica, al norte de Iquique, en Antofagasta (Mejillones) y los afloramientos que se localizan entre Coquimbo y Punta Lengua de Vaca (Fonseca & Farías 1987). Los análisis de temperatura superficial señalan que los dos últimos son los de mayor magnitud y estabilidad temporal (Uribe & Neshyba 1983, Fonseca & Farías

1987). En este contexto, y como parte del Programa Sectorial FONDECYT "Biomasa y climas terrestres y marinos del norte de Chile", el presente estudio caracteriza la diversidad y estructura de la biota marina de ambientes intermareales y submareales someros en tres zonas de la costa del norte de Chile, en función de la variación de los procesos regionales de surgencia. Los objetivos globales de nuestro estudio fueron: (1) caracterizar la composición taxonómica y la estructura de las comunidades en estudio, en función de categorías o niveles tróficos en ambientes submareales e intermareales; (2) caracterizar la dinámica espacio-temporal de la diversidad y abundancia de especies en las comunidades en estudio, relacionándolas con variaciones de la productividad y de la temperatura superficial del mar (obtenida por sensoría remota); y (3) evaluar el efecto de la surgencia sobre los atributos comunitarios en función de las comparaciones entre áreas con y sin surgencia permanente. En las secciones siguientes resumimos los principales resultados obtenidos, comparando las comunidades de tres diferentes ambientes estudiados en cada área de muestreo: intermareal rocoso, submareal rocoso y columna de agua (ictiofauna). Debido a que la información sobre cada tipo de comunidad está siendo analizada o publicada individualmente, los resultados son presentados como un análisis global en respuesta a los objetivos descritos, prescindiendo de los detalles metodológicos y estadísticos particulares.

METODOLOGIA

Áreas de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en tres áreas rocosas expuestas en la costa del norte de Chile (Fig. 1), las que fueron seleccionadas en consideración a su representatividad en la variación de eventos de surgencia (Fonseca & Farías 1987, Strub et al. 1998), y a que corresponden a zonas de

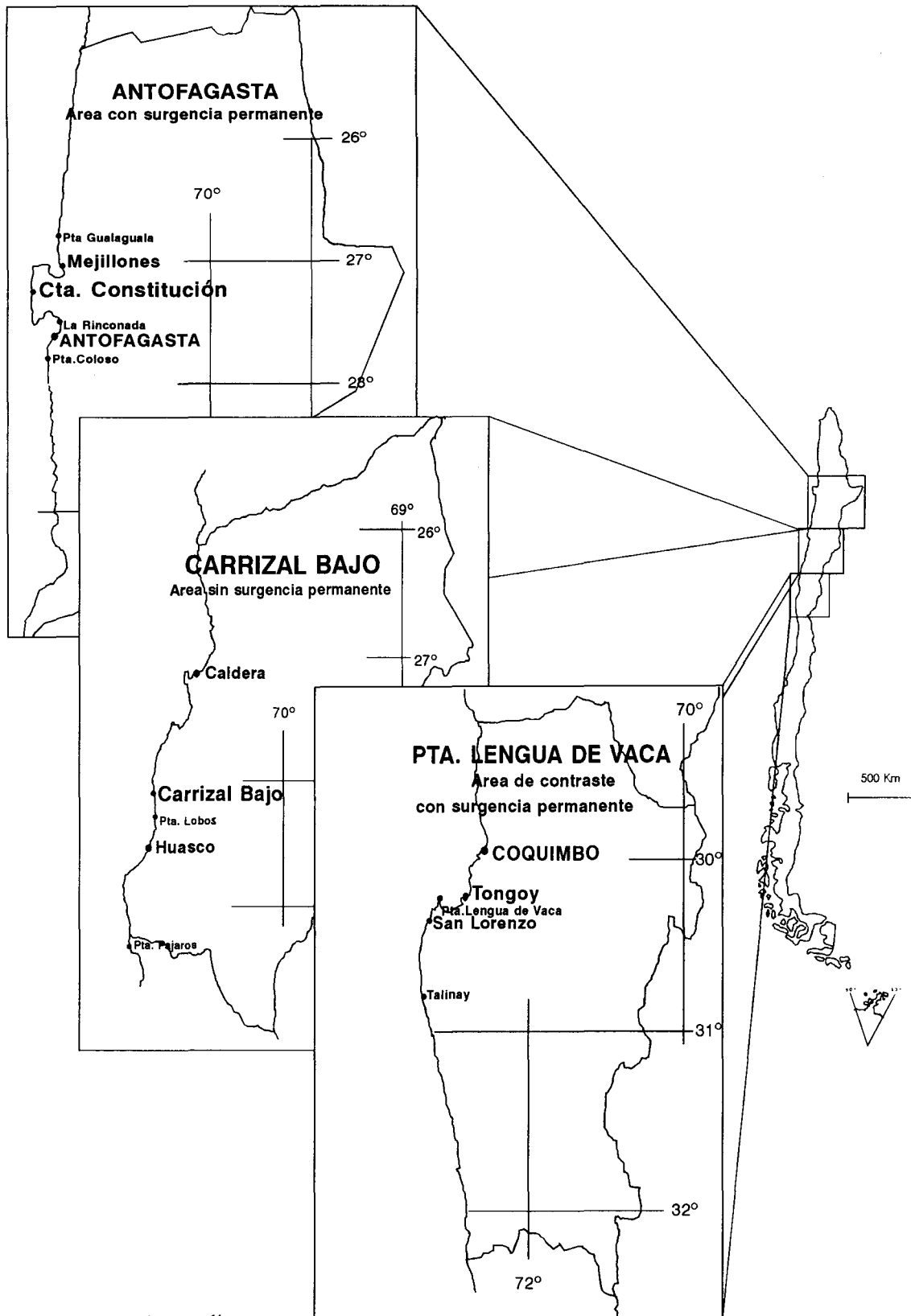


Fig. 1: Areas de estudio.
Study areas.

muy bajo impacto antrópico, minimizándose de esta forma el problema de incluir los posibles efectos espurios que introduce este factor en una investigación de esta naturaleza. Las áreas fueron: (a) Península de Mejillones (ca. 23 °S), Antofagasta, en el sector de Caleta Constitución (ambientes submareales) y desde este lugar hacia el norte (ambientes intermareales), situadas en un foco estable de surgencia costera; (b) Carrizal Bajo (ca. 28 °S; norte de Huasco), zona de referencia sin surgencia costera permanente; y (c) Caleta San Lorenzo (ca. 30 °S, al sur de Punta Lengua de Vaca), zona donde también se encuentra un foco de surgencia estable y que fue incluida como área referencial y de contraste. Los sitios de estudio estaban conformados por plataformas rocosas y bolones de gran tamaño, con costas abiertas al oleaje y al viento predominante del sur-oeste. Los ambientes intermareales rocosos de áreas expuestas y semiprotegidas estaban dominados por *Lessonia nigrescens* Bory. Los fondos submareales someros estaban formados por substratos mixtos de roca y arena-conchuela, dominados por "huirales" (sensu Vásquez 1990) de *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices y de *Macrocystis integrifolia* Bory.

Caracterización de eventos de surgencia

La ocurrencia o comportamiento diferencial de los eventos de surgencia en las áreas de estudio, establecida preliminarmente en función de la literatura (Fonseca & Farías 1987, Strub et al. 1998), fue caracterizada en cada área durante el estudio por el análisis de perfiles mensuales de temperatura y la frecuencia de eventos de surgencia, entendidos como la ocurrencia de "bolsones (foco) de agua fría" cercanos a la costa medidos por sensoría remota (Sensor AVHRR Satélite de la Serie NOAA-USA). Para identificar estos focos, se siguieron dos criterios: (1) temperatura mínima, y (2) presencia de un gradiente térmico circundante al foco, estimado desde los patrones espaciales de imágenes

de gradiente térmico. Con el banco de datos de imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (TSM), utilizando un promedio de 5 imágenes mensuales de los años 1996-1997, se realizó un conteo de eventos de surgencia en cada foco identificado, en las tres áreas de estudio. Durante el período de estudio, los sectores con mayor frecuencia de surgencia se ubicaron en el área de Antofagasta, entre Gualaguala y Punta Coloso (Fig. 2), distribuidos en los sectores Punta Coloso, Punta Tetas y Punta Angamos. Gualaguala, al norte de la Península de Mejillones, presentó la menor frecuencia de eventos de surgencia, los que desaparecen durante la primavera (Fig. 2 A). En Carrizal Bajo, donde la frecuencia de surgencia es comparativamente menor (10-40%), el foco más activo se localizó 90 km al sur (Punta Pájaros), con una frecuencia de entre 30 y 75% durante el período de observación. En este contexto, es válido considerar este lugar como un sector con pulsos de surgencia o un área sin surgencia permanente (Fig. 2 B). En el área de Coquimbo, la mayor frecuencia de surgencia se observó al sur del área de estudio, en Punta Talinay y Punta Lengua de Vaca (Fig. 2 C). Estos focos de surgencia presentaron una mayor actividad en relación al alcance de aguas frías hacia mar afuera, sin embargo, estas masas de agua sólo esporádicamente penetran superficialmente al sistema de bahías entre Bahía Coquimbo y Bahía Tongoy.

Los valores mensuales promedio de temperatura frente a las áreas de estudio (entre 0 y 1 km desde la costa), obtenidos por sensoría remota, muestran el ingreso intermitente de masas de agua de menor temperatura a la costa (Fig. 3). En este contexto, los perfiles de TSM muestran al área de Antofagasta como una zona de surgencia permanente con altas fluctuaciones de la temperatura superficial durante el período de estudio. En contraste, las curvas de TSM en Carrizal Bajo muestran pulsos estacionales de menor frecuencia e intensidad que Antofagasta, caracterizándola como área sin surgencia permanente o de surgencia

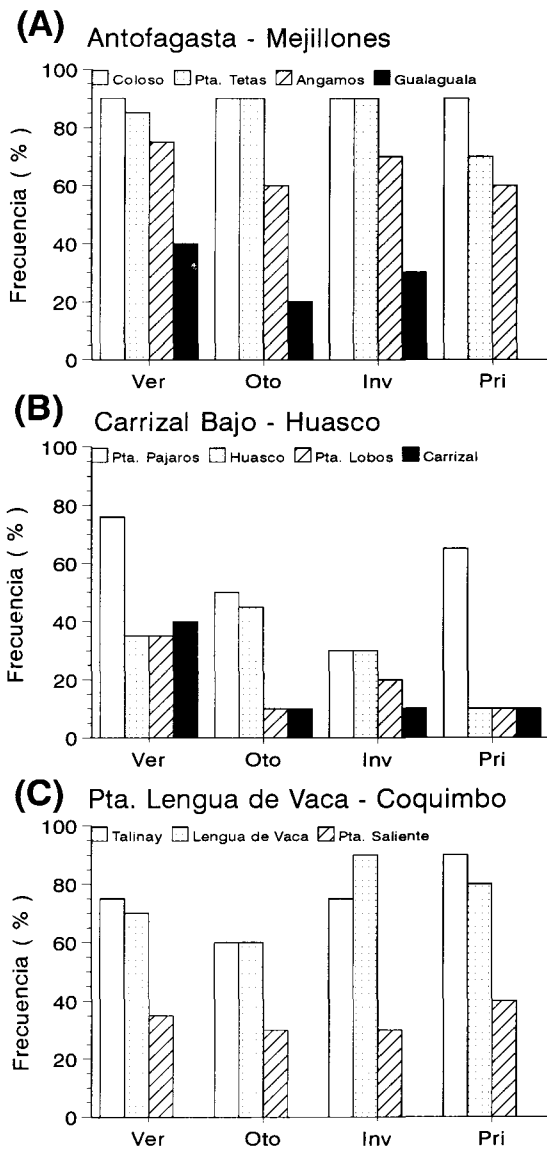


Fig. 2: Frecuencia de eventos de surgencia en las áreas de estudio.

Ver = verano; Oto = otoño; Inv = Invierno; Pri = primavera

Frequency of upwelling events in the study areas.

Ver = summer; Oto = autumn; Inv = winter; Pri = spring

estacional. Las fluctuaciones en el área de Coquimbo, aun cuando son equivalentes a las del área de Antofagasta, son de menor intensidad (Fig. 3).

Un análisis de la distribución de la temperatura del mar y de la productividad (μg clorofila/l) en las áreas de estudio (véase Jaramillo et al. 1998) sugiere que sólo en

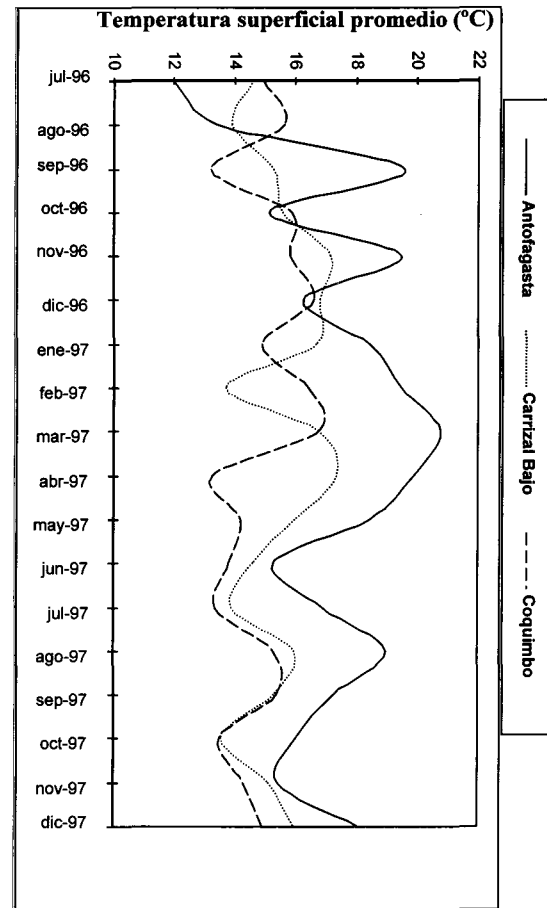


Fig. 3: Perfiles de temperatura superficial promedio del mar (TSM) obtenida por sensoría remota entre 0-1 km desde la costa, en cada área de estudio.

Profiles of average sea surface temperature (TSM) obtained by remote sensing at 0-1 km from the coast, in each study area.

las localidades de La Rinconada (Antofagasta) y San Pedro (Bahía Coquimbo) es posible inferir procesos de afloramiento costero (concentración de clorofila $> 2 \mu\text{g/l}$) durante el período de estudio (Fig. 4). Por otra parte, todas las localidades estudiadas presentaron valores de TSM crecientes hacia el verano de 1997, producto del evento El Niño 1997-98, considerado uno de los mayores del presente siglo. En algunos puntos del litoral en la costa norte de Chile, El Niño 1997-1998 pareció atenuarse por la eventos significativos de surgencia, como sugieren las imágenes de satélite (Fig. 5), donde la oscilación diaria de tem-

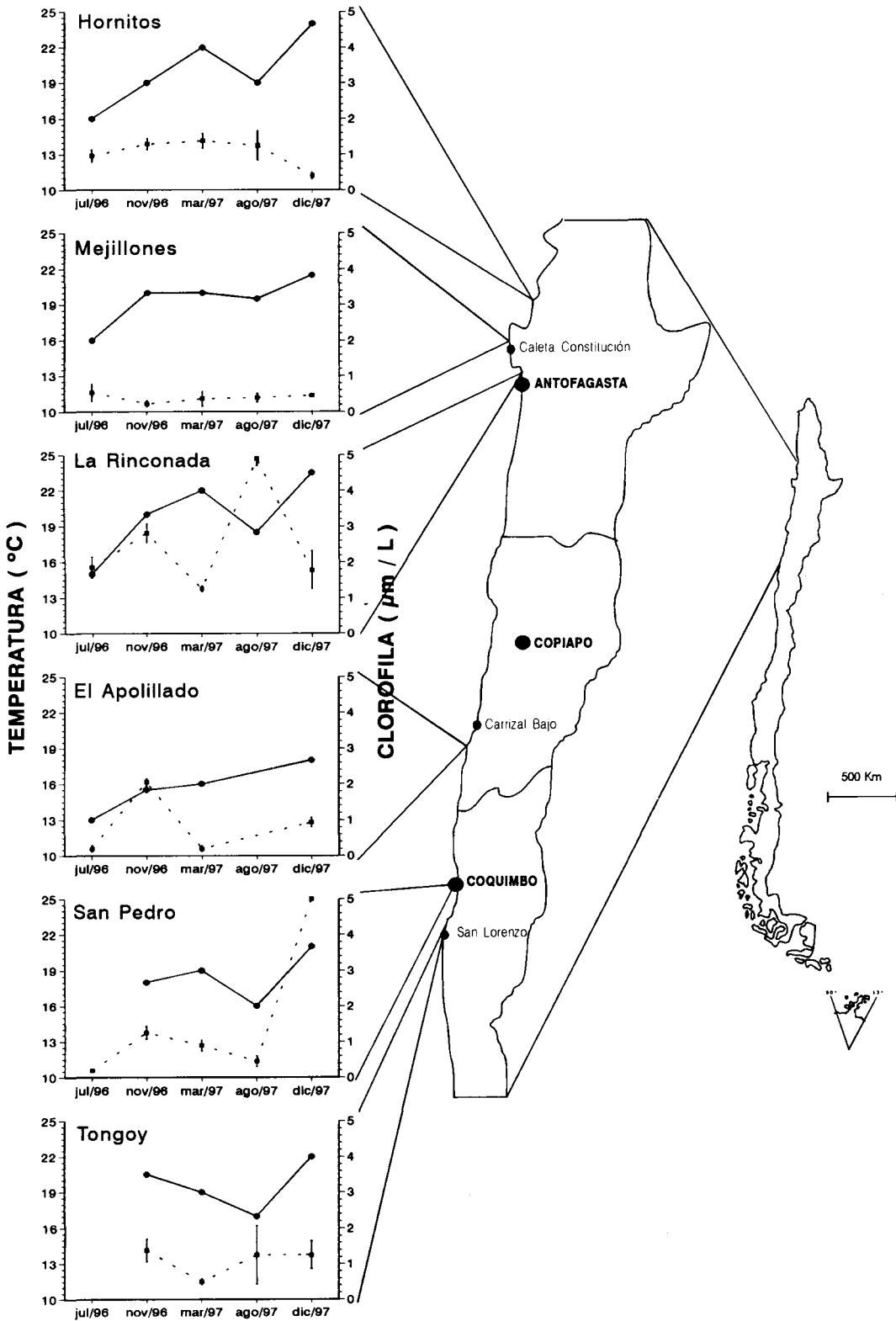


Fig. 4: Distribución estacional de la temperatura superficial del mar (°C—) y de la productividad primaria (µg/l clorofila.....) en cada lugar de estudio. Modificado de Jaramillo et al. (este volumen).
 Seasonal distribution of sea surface temperature (°C—) and primary productivity (µg/l Chlorophyll.....) in each study area. Modified after Jaramillo et al. (1998).

Temperatura superficial del Mar

22 enero 1997

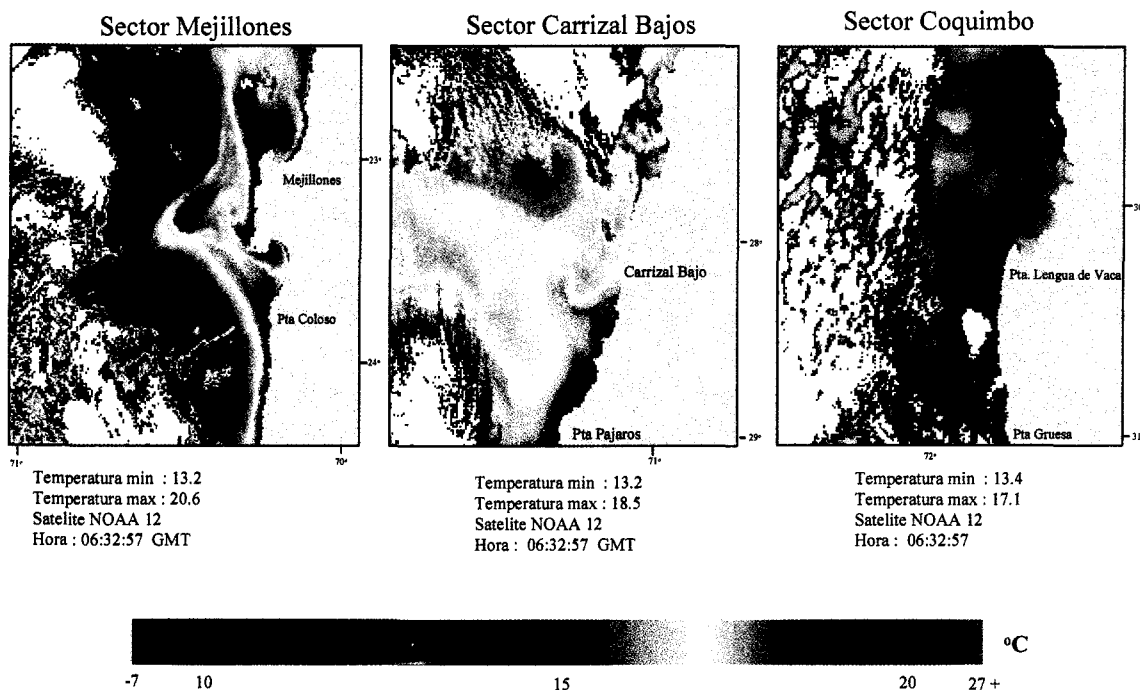


Fig. 5: Imagen satelital de la distribución de la temperatura superficial del mar en las áreas de estudio (22 de enero de 1997).

Satellite imaging of sea surface temperature distribution in the study areas (22 January 1997)

peratura fue de 13,2 - 20,6°C en la latitud más septentrional y de 13,4 - 17,1°C en la más meridional.

Muestras y análisis

Desde el otoño de 1996 hasta la primavera de 1997, en cada área de estudio se realizaron muestreos estacionales para determinar las variaciones en riqueza, abundancia (densidad, porcentaje de cobertura y/o biomasa), y composición taxonómica de las especies de invertebrados y algas del intermareal y del submareal rocoso, y de las especies de peces de la columna de agua. Los diseños y procedimientos de muestreo efectuados en la zona intermareal, utilizando cuadrantes de 0,25 m², son descritos en detalle en Camus et al. (en revisión). En los ambiente submareales rocosos, el muestreo efectuado consistió básicamente en transec-

tos de 100 m de longitud, perpendiculares a la línea de costa, realizando las observaciones mediante buceo autónomo. Un diseño de bloques al azar con series paralelas de 5 cuadrantes de 0,25 m² fueron muestreados destructivamente en 4 intervalos de profundidad (0-3; 4-7; 8-12 y 13-16 por debajo de MLWL). La ictiofauna fue muestreada utilizando redes experimentales agalleras graduadas en 5 paños (con aberturas entre 10 y 60 cm), caladas perpendicularmente a la línea de costa, consecutivamente durante el día y la noche. Censos visuales en transectos de 30 m, mediante buceo autónomo, entre los 0 y los 8 m de profundidad complementaron la información sobre riqueza de especies y abundancia relativa de la ictiofauna en cada localidad de estudio.

En particular para las comunidades muestreadas en la Península de Mejillones y Carrizal Bajo, se efectuaron análisis de los con-

tenidos intestinales de individuos de las diferentes especies encontradas en cada uno de los ambientes, con objeto de: (a) determinar su tipo de alimentación y elaborar una caracterización preliminar de la estructura trófica de cada tipo de comunidad, asignando cada especie a una de las siguientes categorías tróficas: productor primario, filtrador, herbívoro, carnívoro, omnívoro, planctívoro o detritívoro; y (b) obtener para cada especie o grupos de especies una estimación cuantitativa indirecta del consumo de los diferentes ítemes identificados.

Las observaciones y las tendencias que se describen en las siguientes secciones sobre la variación espacial y temporal de distintos componentes de la diversidad en las comunidades estudiadas, se basan en diferentes análisis estadísticos (fundamentalmente análisis de varianza jerárquicos de medidas repetidas; e.g., ver Camus et al. en revisión) realizados para los datos obtenidos sobre cada tipo de comunidad.

PATRONES DE DIVERSIDAD

Riqueza de especies

Una serie de modelos teóricos y de trabajos empíricos (e.g., ver recopilaciones y referencias en Kautsky & Kautsky 1989, Ricklefs & Schluter 1993) predicen y documentan que, en general, la diversidad de una comunidad puede variar en función de un gradiente de productividad, esperándose encontrar una diversidad máxima a un nivel intermedio de productividad. En la literatura, la surgencia tradicionalmente es considerada como ejemplo paradigmático de un factor que aumenta la productividad, y consecuentemente la diversidad de las comunidades intermareales y submareales (e.g., Raffaelli & Hawkins 1996). Sin embargo, y cuando al menos en Chile, no existen demostraciones concretas de que el efecto de enriquecimiento por surgencia genere un impacto sobre la comunidad completa (Camus et al. en revisión), y la escasa eviden-

cia disponible sugiere más bien efectos positivos sobre algún nivel trófico particular (fundamentalmente productores primarios; i.e., macroalgas) o sobre una o pocas poblaciones (nuevamente de algas). Para las comunidades analizadas en este estudio no detectamos una relación evidente entre diversidad (riqueza total de especies) y localización espacial (si la comunidad está o no en presencia de un frente de surgencia). En ambientes submareales, es sugerente que si bien la riqueza específica del bentos y la ictiofauna tiende a ser mayor en Caleta Constitución (con surgencia) que en Carrizal Bajo (sin surgencia), alcanza su valor más bajo en San Lorenzo (con surgencia), aun cuando esta última localidad fue muestreada un menor número de veces (Fig. 6). En contraste, la riqueza específica en ambientes intermareales no muestra diferencias evidentes entre las comunidades estudiadas, haciendo aún más difuso el posible efecto de la surgencia. De hecho, los análisis estadísticos realizados indican que las magnitudes y variaciones temporales en diversidad dependen más bien de condicionantes locales y son independientes de la presencia o ausencia de surgencia, sugiriendo que, al menos a nivel de la riqueza total de especies de estas comunidades, la sur-

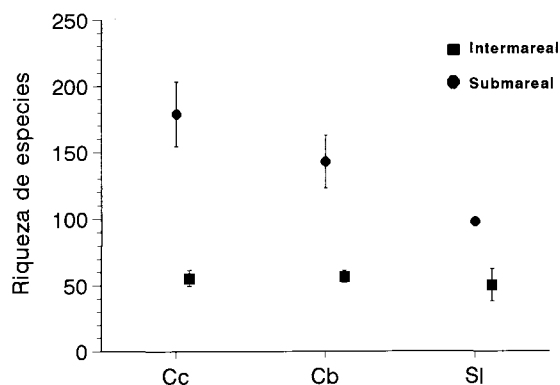


Fig. 6: Patrones de distribución de la riqueza total promedio de especies, durante el período de estudio, en cada localidad. Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; Sl = San Lorenzo.

Patterns of distribution of average total species richness, during the study period, in each locality. Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; Sl = San Lorenzo.

gencia no es un factor relevante para explicar su diversidad.

Riqueza de especies y abundancia de productores primarios

Al considerar sólo los productores primarios, en los cuales sería más probable detectar un efecto de la surgencia como grupo, la situación tampoco es clara (Fig. 7). En ninguno de los ambientes analizados la riqueza específica de las macroalgas fue obviamente menor en la situación sin surgencia (Fig. 7 A, B), y nuevamente las condicionantes locales aparecen como la mayor fuente de variación. Algo similar se observa al comparar estimadores de la abundancia de macroalgas (aunque a través de distintos descriptores en ambientes intermareales y submareales; Fig. 7 C, D), donde llama especialmente la atención la pobreza relativa de la biomasa algal en el submareal de San Lorenzo (localidad con surgencia permanente).

Por otra parte, la riqueza específica total promedio de los grupos mayores de macroalgas (Fig. 7 E, F) mostró un patrón de distribución similar en todas las localidades estudiadas. Tanto en ambientes submareales como intermareales, se aprecia una clara predominancia de las algas rojas, y secundariamente un número mayor de algas café por sobre las algas verdes, esta última diferencia es más acentuada en el submareal. No obstante, y de forma más marcada que en los casos anteriores, ningún aspecto de estas diferencias puede ser atribuido inequívocamente a un posible efecto de la surgencia. Respecto a la abundancia de cada grupo, existen diferencias al comparar ambientes submareales e intermareales, aunque debe notarse que los descriptores usados son distintos en cada caso (Fig. 7 G, H). En el intermareal, las algas rojas son también las más abundantes (en cobertura), pero a diferencia de lo observado con la riqueza específica, las algas verdes son más abundantes que las café a pesar de ser menos numerosas. Nuevamente ninguna relación con surgencia es aparente, aunque sin embargo

existen algunas evidencias sugerentes. Camus et al. (en revisión) documentaron que algunas especies algales comunes a Caleta Constitución y Carrizal Bajo, las cuales alcanzan las mayores coberturas de sustrato, muestran diferencias importantes entre localidades con respecto a su producción. En Caleta Constitución varias especies, particularmente de algas verdes (e.g., *Ulva rigida*), desarrollan una mayor biomasa por unidad de cobertura en comparación a Carrizal Bajo, sugiriendo que a nivel de especies individuales la ocurrencia de surgencia potencialmente sí podría ser relevante. Esta diferencia adquiere más importancia si se considera que las algas verdes, especialmente Ulvales (e.g., *Ulva*, *Enteromorpha* o *Chaetomorpha*) son las más consumidas por los herbívoros en todas las localidades intermareales muestreadas, y por tanto las diferencias individuales en producción podrían jugar algún rol en la transmisión diferencial de energía hacia niveles tróficos superiores, como se discute más adelante.

En contraste a la similitud de los patrones intermareales, en ambientes submareales hay fuertes diferencias entre las localidades, donde Caleta Constitución (con surgencia) registra la mayor biomasa algal, con dominancia de las algas café y verdes sobre las rojas. En comparación, la biomasa registrada en Carrizal Bajo (sin surgencia) es prácticamente la mitad, con dominancia casi exclusiva de algas café y rojas, mientras en San Lorenzo decrece drásticamente llegando a ser menos del 3% de la biomasa observada en Caleta Constitución. Si bien existe una obvia diferencia entre dos localidades con y sin surgencia, los valores de San Lorenzo (con surgencia) siguen indicando la falta de claridad del efecto de enriquecimiento, y reforzando la idea de la importancia de las condicionantes locales.

Riqueza y abundancia de consumidores primarios

La riqueza específica de especies herbívoras en ambientes submareales e intermareales

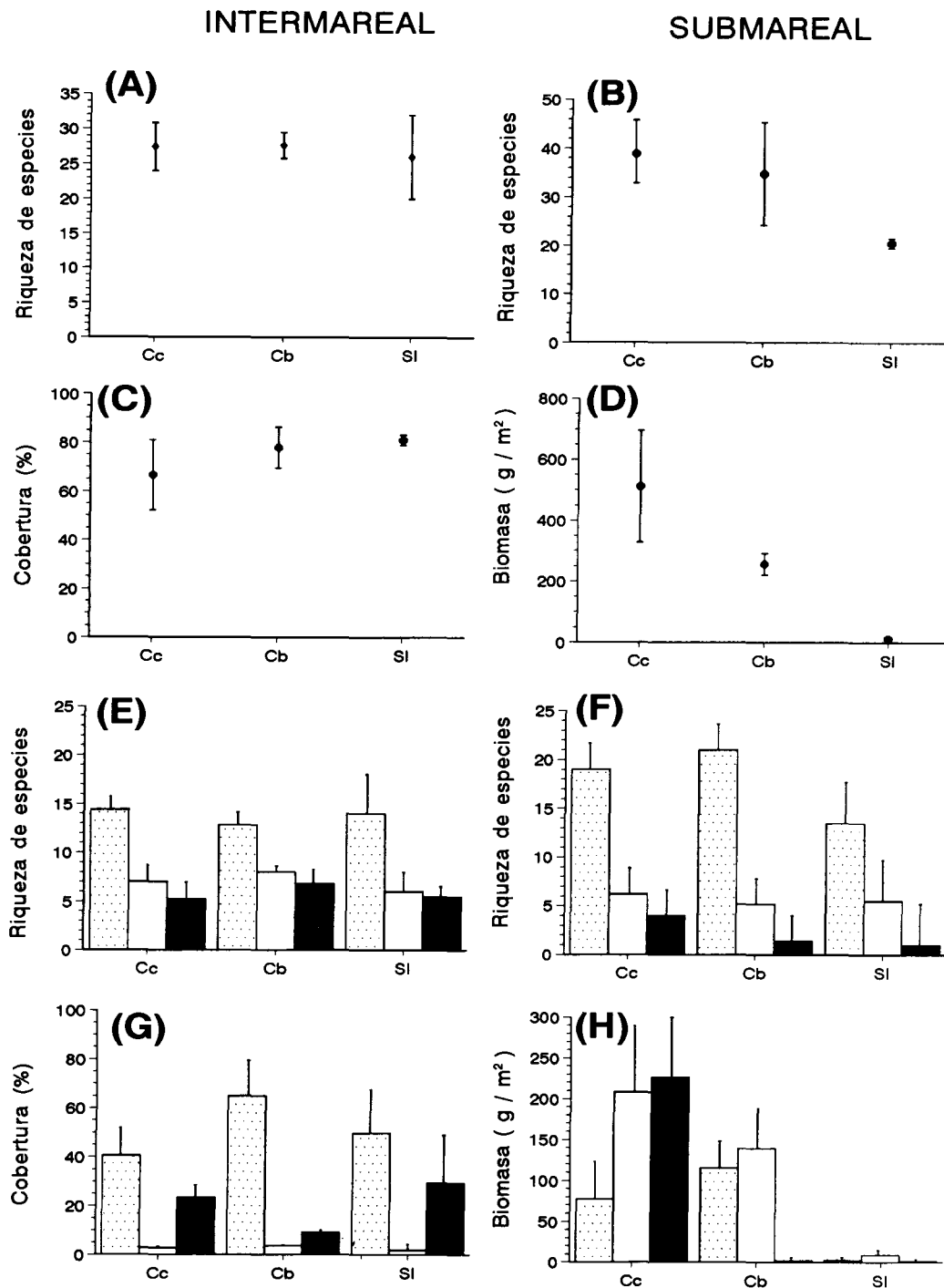


Fig. 7: Patrones de distribución de la riqueza total promedio (A-B), de la abundancia total promedio ($C_{[cobertura]}$ - $D_{[biomasa]}$), de la riqueza de especies promedio por grupo taxonómico (E-F), y de la abundancia promedio por grupo taxonómico ($G_{[cobertura]}$ - $H_{[biomasa]}$) de macroalgas intermareales y submareales en cada localidad de estudio (Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; SI = San Lorenzo) ($\bar{X} + 2EE$).

En puntos = Rhodophyta; en blanco = Phaeophytas; en negro = Chlorophyta

Patterns of distribution of average total richness (A-B), average total abundance ($C_{[cobertura]}$ - $D_{[biomasa]}$), average species richness per taxonomic grouping (E-F), and the average abundance per taxonomic grouping ($G_{[cobertura]}$ - $H_{[biomasa]}$) of intertidal and subtidal macroalgae at each study locality (Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; SI = San Lorenzo) ($\bar{X} + 2EE$).

In points = Rhodophyta; in white = Phaeophytas; in black = Chlorophyta

les siguió en promedio un patrón similar (Fig. 8 A), donde Carrizal Bajo muestra una riqueza levemente menor que Caleta Constitución, aún más baja en San Lorenzo en el submareal, pero de nivel intermedio en el intermareal. Llama la atención, sin embargo, la similitud numérica en riqueza específica entre ambos tipos de ambiente, la cual contrasta con las abundancias respectivas (Fig. 8 B) que son mucho mayores en el submareal (aunque altamente variables), con la notoria excepción de San Lorenzo, una localidad donde las condicionantes locales parecen ser fuerzas determinantes. Considerando sólo las dos localidades principales, destaca el que en el

submareal exista en promedio una densidad mucho mayor por especie que en el intermareal, sugiriendo diferencias en productividad entre ambos ambientes pero sin relación con la presencia o ausencia de surgencia.

ESTRUCTURA TROFICA

En relación a la estructura trófica global de las comunidades bentónicas intermareales y submareales, analizada sólo para Caleta Constitución y Carrizal Bajo, estas no muestran gran diferencia en las vías principales de consumo a nivel de los carnívoros. Las Figs. 9 y 10 muestran que las especies de filtradores y de herbívoros son los principales ítemes consumidos en los dos am-

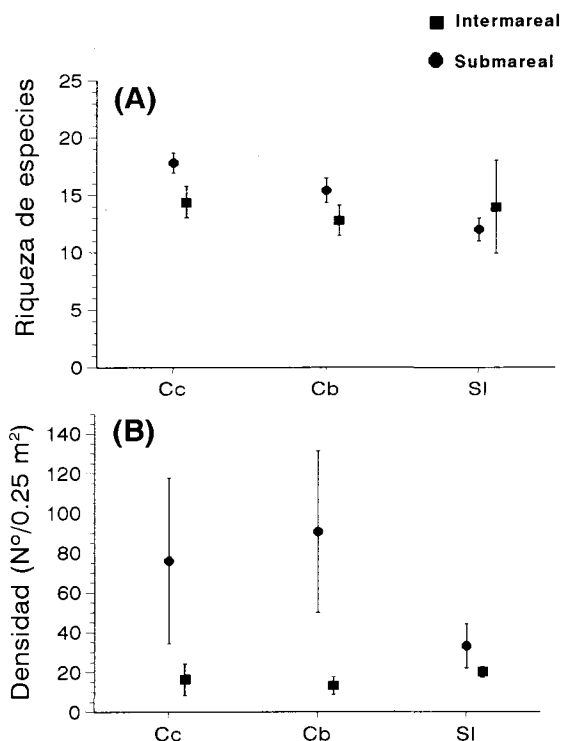
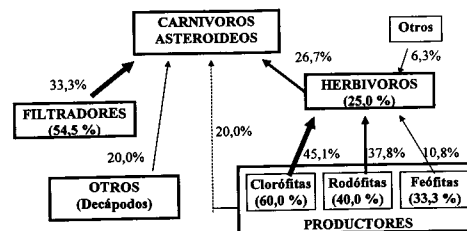


Fig. 8: Patrones de distribución de la riqueza total promedio (A) y de la densidad total promedio (B) de consumidores primarios (herbívoros) en cada localidad de estudio. (Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; SI = San Lorenzo) ($\bar{X} + 2EE$).

Patterns of distribution of average total richness (A), and average total density (B) of primary consumers (herbivores) at each locality (Cc = Caleta Constitución; Cb = Carrizal Bajo; SI = San Lorenzo) ($\bar{X} + 2EE$).

A) CALETA CONSTITUCION



B) CARRIZAL BAJO

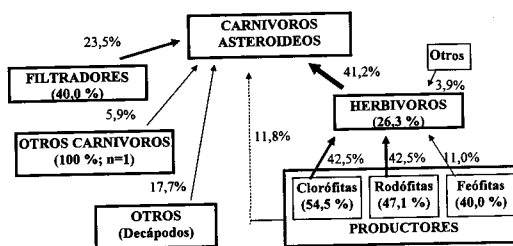


Fig. 9: Estructura trófica de comunidades bentónicas intermareales en Caleta Constitución (A) y en Carrizal Bajo (B). En recuadros se destaca el porcentaje de especies presas por grupo trófico, fuera de ellos el porcentaje de cada grupo trófico en la dieta de cada nivel trófico.

Trophic structure of intertidal benthic communities at Caleta Constitución (A) and at Carrizal Bajo (B). Drawings show the percentage of prey species per trophic group, and outside of them the percentage of each trophic group in the diet of each trophic level.

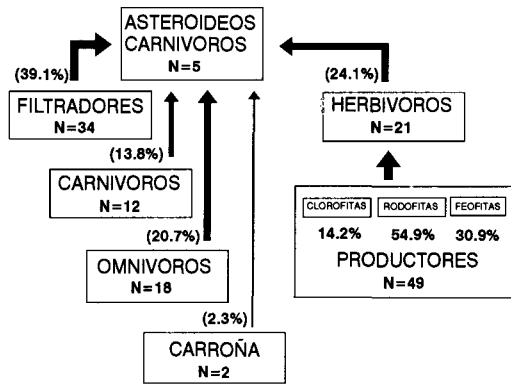
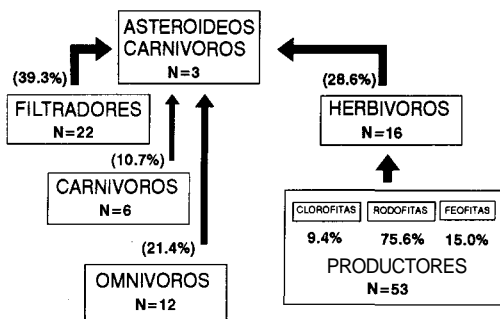
(A) CALETA CONSTITUCION**(B) CARRIZAL BAJO**

Fig. 10: Estructura trófica de comunidades bentónicas submareales en Caleta Constitución (A) y en Carrizal Bajo (B). En recuadros se destaca el número de especies presas por grupo trófico, fuera de ellos el porcentaje de cada grupo trófico en la dieta de cada nivel trófico.

Trophic structure of subtidal benthic communities at Caleta Constitución (A) and at Carrizal Bajo (B). Drawings show the number of prey species per trophic group, and outside of them the percentage of each trophic group in the diet of each trophic level.

bientes y también en las dos localidades. A nivel de los herbívoros, sin embargo, pese a que las vías principales de consumo son similares entre localidades, son bastante diferentes entre ambientes. En ambientes intermareales las algas más consumidas son las algas verdes, seguidas de las rojas y café (Fig. 9), mientras que en el submareal, las algas rojas son el ítem más consumido, seguidas de las algas café y verdes (Fig. 10).

Por otra parte, en el submareal de Caleta Constitución las algas verdes (menos consumidas) son las más abundantes y las rojas

son las menos abundantes (ver Fig. 7 H), sin embargo, las más consumidas. Esto podría ser una posible explicación de su baja abundancia. Este patrón es similar al observado en Carrizal Bajo, con la diferencia de que en esta localidad las algas verdes son prácticamente inexistentes. En forma aparentemente independiente de la intensidad de consumo por los herbívoros, las algas verdes pueden alcanzar una alta abundancia en Caleta Constitución, coincidente con las mayor productividad que este taxón desarrolla en el mismo lugar en el ambiente intermareal, como se indicó en una sección anterior. Un patrón similar de abundancia de macroalgas ha sido documentado por Cáceres et al. (1994) para esta misma localidad. Si la surgencia afectara positivamente la producción de biomasa de las algas verdes submareales en la localidad con surgencia, tal efecto no sería propagado hacia niveles tróficos superiores debido al bajo consumo de ellas. En contraste, los herbívoros intermareales consumen más algas verdes, las cuales comparativamente se encontrarían en mayor disponibilidad que las rojas para los herbívoros submareales. Aunque en este caso es esperable que una mayor productividad de algas verdes en Caleta Constitución pudiera a su vez potenciar una mayor abundancia de herbívoros, las densidad de estos parece no responder claramente al supuesto efecto de enriquecimiento, aun cuando la Fig. 9 sugiere una densidad ligeramente menor en Carrizal Bajo en comparación a las dos localidades con surgencia.

Las relaciones tróficas documentadas para ambientes submareales constituyen el primer aporte al conocimiento de la estructura trófica de estos ambientes en el norte de Chile. En contraste con la aparente pobreza de predadores de alto nivel de las comunidades intermareales, los ambientes submareales someros bentónicos y los ensamblajes de peces costeros presentan más de 15 especies predatoras en los lugares estudiados. No obstante, es importante indicar que el grupo de las aves no fue analizado

en estos ambientes, y no disponemos de estimaciones de la importancia relativa potencial de su efecto de depredación.

Por otra parte, aun cuando la complejidad de las tramas tróficas bentónicas son similares en ambientes con y sin surgencia permanente, las de ambientes con surgencia permanente tienen un mayor número de especies (N = 141) que sus equivalentes en ambientes con surgencia estacional (N = 112) (Fig. 10). Una situación un tanto diferente se observa en las tramas tróficas determinadas para peces submareales. En Caleta Constitución, área con surgencia permanente, la trama no sólo contiene más especies sino que además presenta mayor complejidad y conectancia que su similar de Carrizal Bajo (Fig. 11). Más aún, el ensamble de peces submareales de Caleta Constitución contiene las categorías tróficas de omnívoros y detritívoros, las que están ausentes en Carrizal Bajo. De igual manera, y con la sola excepción del grupo de filtradores, el resto de las categorías tróficas de presas del bentos y del plancton contiene aproximadamente el doble de especies en Caleta Constitución con respecto de Carrizal Bajo. Sin embargo, de nuestros resultados no es posible concluir que la aparente mayor complejidad en la trama trófica de los peces esté vinculada en forma directa a la ocurrencia de surgencia, ya que este análisis no incluyó a la tercera localidad de referencia, y la mayoría de los datos obtenidos indican que las condicionantes locales pueden ser fundamentales al comparar comunidades con distinta localización geográfica. Una diferencia más sugerente entre ambas localidades la constituye el uso diferencial de los recursos presa por parte de los distintos grupos de peces. En Caleta Constitución, por ejemplo, las tres especies de peces herbívoros consumen principalmente algas verdes, en cambio en Carrizal Bajo la especie herbívora (*Aplodactylus punctatus*) consume una gran proporción de algas pardas. Por otro lado, la principal vía de entrada para los peces carnívoros en Caleta Constitución son organismos omnívo-

ros del bentos (43%) tales como crustáceos y moluscos, en tanto que en Carrizal Bajo son diversos organismos planctónicos (64%, Fig. 11).

Otro aspecto relevante de considerar es la posible conexión entre los diferentes ambientes analizados, aspecto que representa un objetivo no incluido en este estudio por requerir de enfoques y metodologías diferentes a las empleadas, y que será discutido en la sección siguiente.

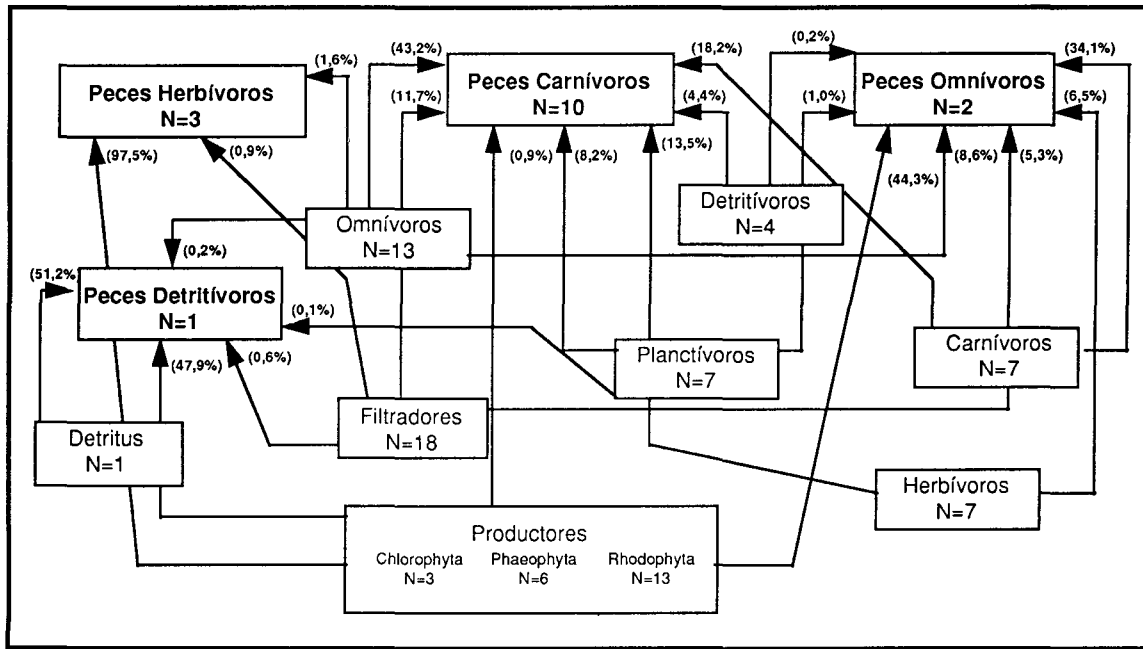
DISCUSION

Riqueza específica

Nuestros resultados indican que la ocurrencia de eventos de surgencia no es una condición suficiente para que exista un aumento significativo en la diversidad de las comunidades estudiadas, y probablemente no sea siquiera una condición necesaria ya que localidades con un efecto bajo o nulo de surgencia son capaces de desarrollar una alta diversidad. Lo anterior, sin embargo, no implica que la surgencia sea irrelevante como factor aportador de nutrientes, y más bien señala que estudios futuros sobre el tema podrían enfocarse directamente en los ensambles de productores primarios, investigando cuántas y cuáles especies podrían estar limitadas por nutrientes cuando no existe un aporte externo por surgencia. En las áreas estudiadas, la falta de relación entre riqueza de especies y cercanía a los centros de surgencia es más notoria en las comunidades intermareales. En ambientes submareales, por otra parte, si bien la riqueza de especies bentónicas y de la ictiofauna es mayor en áreas con surgencia permanente, la localidad referencial de estudio (San Lorenzo) registró el menor número de especies, evidenciando que el nivel de diversidad puede depender de otros procesos locales diferentes a la surgencia, o que interactúan con ella en la determinación de la diversidad.

Bosman et al. (1987) analizaron el potencial efecto de la surgencia en ambientes

Caleta Constitución



Carrizal Bajo

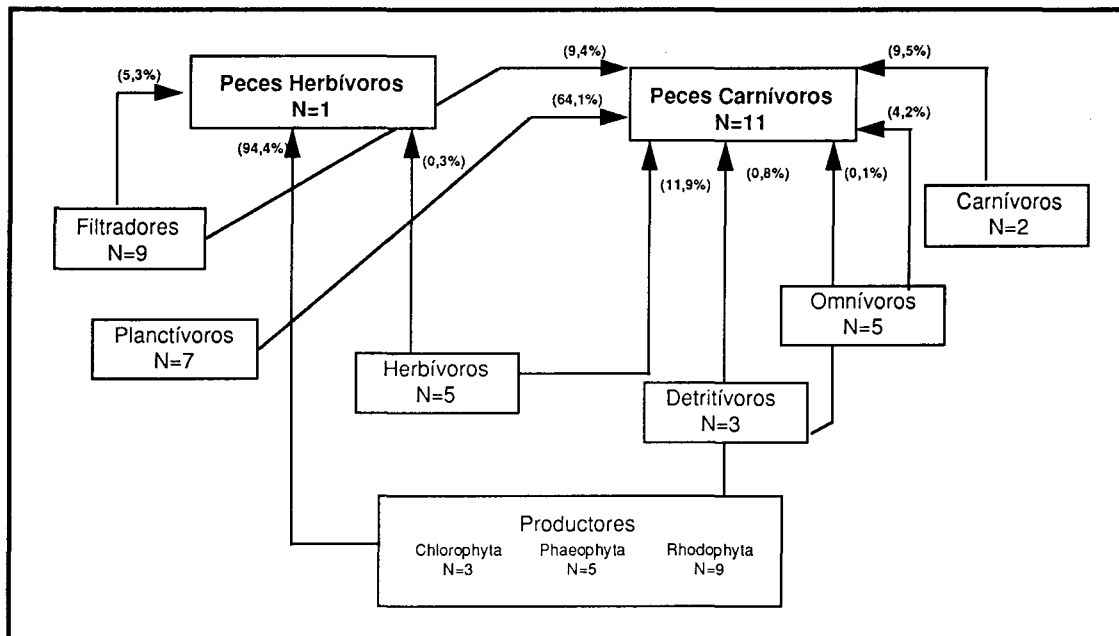


Fig. 11: Estructura trófica de los ensamblajes de peces submareales en Caleta Constitución (A) y Carrizal Bajo (B). En recuadros se destaca el número de especies presas por grupo trófico, fuera de ellos el porcentaje de cada grupo trófico en la dieta de cada nivel trófico.

Trophic structure of subtidal fish assemblages at Caleta Constitución (A) and at Carrizal Bajo (B). Drawings show the number of prey species per trophic group, and outside of them the percentage of each trophic group in the diet of each trophic level.

intermareales chilenos, de Africa del Sur, y de las Islas Canarias, encontrando que tanto la cobertura algal, la biomasa de herbívoros y la cobertura de filtradores eran significativamente mayores en áreas con surgencia que en aquellas sin surgencia. Estos autores señalan que la surgencia sí puede ser responsable de una modificación en la estructura funcional de estas comunidades, pero esta conclusión puede enmascarar el efecto de algún otro factor o combinación de factores con efecto diferencial entre comunidades. Es probable que por este motivo, y debido a que la caracterización de áreas con y sin surgencia de Bosman et al. (1987) para las localidades chilenas no tuvo una fundamentación clara, estos autores no hayan encontrado un patrón de modificación funcional único debido al efecto supuesto de la surgencia. Sobre bases lógicas, el principal efecto esperable por la ocurrencia de surgencia es la modificación en las tasas de producción de biomasa algal, lo que a su vez puede llevar a un aumento en la biomasa de herbívoros, que alternativamente, y dependiendo de la estructura de una comunidad particular, puede afectar a otros organismos (e.g., filtradores). Este tipo de efectos es parte de los llamados factores ascendentes ("bottom-up"), que pueden ejercer un control (no necesariamente una regulación) sobre la comunidad a través de la productividad de los niveles tróficos inferiores. Algunas revisiones recientes (Menge 1992, 1995) señalan la necesidad de evaluar la interacción entre fuerzas ascendentes y procesos comunitarios, muy poco representada hasta hoy en la ecología marina litoral, pero a esta interacción debiera agregarse cualquier otro proceso local que actúe como fuente de variación para la disponibilidad de larvas o esporas o para la disponibilidad y concentración de nutrientes.

Para nuestras áreas de estudio, al considerar separadamente a los productores primarios como grupo en la relación entre diversidad específica y centros de surgencia, no registramos ningún patrón atribuible a este efecto, y de hecho la riqueza de espe-

cies de macroalgas en áreas con surgencia estacional no es diferente de la encontrada en áreas con surgencia permanente. Sin embargo, esta conclusión se aplica al grupo de productores pero no necesariamente a especies individuales. Los patrones espaciales diferenciales de abundancia y riqueza de algunas especies de algas verdes, descritos en secciones anteriores, son indicativos de que la importancia de la surgencia como factor no puede ser descartada en casos específicos, aun cuando a nivel comunitario no se registre un efecto global. Estos patrones son especialmente importantes si se considera que las algas verdes son las más consumidas por los herbívoros, y potencialmente pueden constituir una vía efectiva de transmisión diferencial de la energía hacia niveles tróficos superiores, una hipótesis que debiera ser explorada en futuros estudios.

Otros aspectos que podrían estar asociados a la falta de relación entre surgencia y diversidad, son los vinculados a procesos biológicos en la columna de agua que ocurren cerca de la costa pero no directamente en el ambiente litoral, y que rara vez son considerados por quienes trabajamos en él. Un ejemplo sugerente de un factor que podría variar de manera importante el impacto del aporte de nutrientes sobre el litoral se relaciona con antecedentes oceanográficos documentados por Ahumada (1989) y Ahumada et al. (1991). Estos autores, analizando la Bahía de Concepción, han mostrado cómo las concentraciones de una serie de nutrientes (e.g., nitrato, nitrito, fosfato) pueden decrecer dramáticamente hacia las capas superficiales de la columna de agua y en dirección hacia la zona litoral (llegando a cero o muy cerca de cero), debido a que son fuertemente consumidos por las especies del fitoplancton. Si este tipo de efectos fueran recurrentes a lo largo de la costa, permitirían sugerir una alternativa crucial al enfoque usado corrientemente en la literatura y en el presente trabajo: la disponibilidad y la concentración de nutrientes en una zona litoral dada podrían ser independiente de la frecuencia o magnitud de los

eventos de surgencia, si fueran controladas por la abundancia de fitoplancton, los cuales podrían reducir significativamente o incluso agotar los nutrientes provenientes del afloramiento, e impedir así su ingreso efectivo al litoral somero.

Adicionalmente, otro aspecto capaz de influir en el tipo de resultados obtenidos en este estudio o en otros similares es la variación en composición taxonómica de las comunidades litorales a escala biogeográfica. Recientemente, Camus (1998) ha mostrado que los ensamblajes sésiles intermareales pueden reflejar los cambios latitudinales en composición registrados a nivel de biotas, y es pertinente tener en cuenta los posibles reemplazos de especies entre localidades para analizar si tales cambios pueden producir un efecto diferencial en la transmisión de energía, o modificar las vías de transmisión. No obstante, en nuestro estudio las especies más importantes en biomasa y/o cobertura, y especialmente las especies de algas que mostraron diferencias en producción entre localidades como posible respuesta al efecto de surgencia, fueron las mismas en todos los lugares. Pese a ello, no es posible descartar que a una mayor escala espacial el efecto del reemplazo biogeográfico pueda incidir en la estructura funcional de las comunidades. Sin embargo, Camus (1998) además documentó altas variaciones en diversidad entre comunidades, mucho más importantes en la zona norte que en la zona central, un efecto atribuible a condicionantes locales diferenciales que podría actuar como factor de confusión al interpretar niveles de diversidad en función de la ocurrencia de surgencia, y que también debería ser considerado en futuros estudios.

Surgencia costera y estructura trófica

La estructura trófica global de las comunidades bentónicas (intermareales y submareales) no muestra diferencias mayores en la estructura y complejidad de las tramas, mientras que sí se observaron diferencias importantes entre localidades en la estruc-

tura trófica del ensamble de peces, como se discutirá más adelante. En términos de composición trófica, y pese a que los vertebrados (aves y peces) no pudieron ser abarcados por este estudio, llama la atención el bajo número de invertebrados carnívoros detectados en los muestreos en la zona intermareal. De ellas, el asteroídeo *Heliaster helianthus* (sol de mar) es el depredador de mayor tamaño y el más conspicuo en este ambiente (al menos en la zona norte de Chile), y un consumidor importante de especies de herbívoros, principalmente patelogastrópodos y poliplacóforos, y de filtradores, principalmente cirripedios y mitílidos. Sin embargo, dado que estas presas no mostraron alguna respuesta evidente en relación a la presencia o ausencia de surgencia, tampoco es claro en qué forma o a través de cuáles vías *Heliaster* podría afectar la diversidad o la estructura de las comunidades estudiadas (válido también para las comunidades bentónicas submareales). Por ello, en estudios futuros relativos al efecto de surgencia sería necesario evaluar la intensidad con la que estas presas son consumidas por *Heliaster*, y otros asteroídeos carnívoros, junto a las variaciones temporales del consumo. Si, por ejemplo, la riqueza o abundancia de los herbívoros fuera efectivamente modificada por la surgencia, es posible argumentar que los efectos esperados pudieran quedar enmascarados por acción de la depredación. Por otro lado, tampoco es posible descartar que *Heliaster* modifique en alguna forma la diversidad, como se ha documentado para comunidades intermareales de la zona central (e.g., Paine et al. 1985).

Por otra parte, al evaluar efectos sobre la estructura trófica comunitaria intermareal es necesario considerar otros factores adicionales. A gran escala, existe una variación espacial importante en el tipo de especies que dominan el substrato rocoso: mientras en Chile central uno de los organismos principales es el mitílido *Perumytilus purpuratus* (Paine et al. 1985, Soto 1996), en Chile norte son los cirripedios

Jehlius cirratus y *Notochthamalus scabrosus* (Camus 1998), y en Perú central es el mitílido *Semimytilus algosus* (e.g., Tokeshi & Romero 1995), todos ellos presas importantes para *Heliaster*. Por esto, si los efectos tanto de la surgencia como de la depredación por *Heliaster* fueran relevantes en estas comunidades, no sería posible estimar un efecto neto de la presencia o ausencia de surgencia a menos que se efectuara una evaluación experimental detallada de las relaciones de consumo y de las modificaciones que las tramas tróficas pueden experimentar debido a los cambios espaciales en dominancia. A esto debe agregarse que el efecto de peces o aves marinas es virtualmente desconocido, y no es posible predecir en qué forma un potencial efecto de enriquecimiento por surgencia será incorporado por una comunidad dada en un lugar determinado. Los peces en particular podrían jugar un papel muy importante (e.g., ver revisión de efectos comunitarios en Jaksic 1997), como lo sugieren estudios recientes efectuados en pozas intermareales (e.g., Varas & Ojeda 1990, Muñoz & Ojeda 1997), los cuales podrían ser extendidos a otros hábitat intermareales como plataformas y bolones.

Como se indicó anteriormente, los ensambles de peces costeros mostraron notables diferencias entre ambas localidades en cuanto a su estructura trófica, las que podrían estar relacionadas con la mayor diversidad y abundancia de algas bentónicas observada en Caleta Constitución. Esta alta producción algal teóricamente permitiría sostener un sistema biológico más complejo, con más consumidores primarios y una mayor diversidad de consumidores secundarios, lo cual convierte a los ensambles de peces en candidatos adecuados para la importancia de procesos ascendentes en la estructura y dinámica comunitaria.

Por otro lado, como fue señalado antes, las tramas tróficas de comunidades bentónicas submareales documentadas en este estudio constituyen la primera aproximación a las relaciones tróficas en estos ambientes del norte de Chile. Comparativamente las

áreas con surgencia permanente tienen más especies que el área con surgencia estacional, aun cuando no presentan grandes diferencias en la estructura y complejidad de sus tramas. En cada uno de los grupos tróficos, con excepción de los productores, los ambientes bentónicos submareales cercanos a un centro de surgencia tienen una mayor riqueza de especies, incorporando además al grupo de los carroñeros. Sin embargo, y al igual que en el caso de los peces, es importante notar que estas diferencias no son fáciles de interpretar, dado el poco conocimiento de la estructura funcional de las comunidades submareales chilenas, y por tanto de su grado de variación espacial y temporal, pero es un aspecto que eventualmente podría estar ligado a diferencias en productividad y que debería explorarse en mayor detalle.

Efectos de El Niño 1997/98

A modo de comentario final, destacamos que parte de las diferencias registradas en diversidad y/o abundancia para distintos grupos tróficos en este estudio, y en particular algunas tendencias de cambio observadas a través del tiempo, podrían estar asociadas a la ocurrencia del evento El Niño 97/98. Debido a que la presente investigación finalizó en el momento en que este evento comenzaba su fase principal de desarrollo (primavera-verano 1997), hacia el período final de muestreo no fue posible discriminar entre el tipo o magnitud de los efectos de esta perturbación y aquellos que podrían deberse a la surgencia u otros factores locales. No obstante, debido a la naturaleza recurrente de los eventos El Niño en una escala interanual, resultaría inapropiado intentar separar sus efectos del de otros factores "normales" en el sistema, en especial los de surgencia, ya que constituyen precisamente algunos de los procesos que experimentan mayores modificaciones durante estos eventos. De hecho, es probable que un eventual impacto de la surgencia sobre la diversidad o estructura de las comu-

nidades del norte de Chile no sea independiente de los regímenes de perturbación de gran escala, y que en el mediano o largo plazo aparezcan más bien acoplados en alguna forma. En tal sentido, la ocurrencia "imprevista" de El Niño 97/98 evidencia un error de apreciación al definir los objetivos generales de cualquier estudio ecológico-costero a desarrollar en la zona norte, cual es el no considerar esta fuente de variación interanual como un componente normal del sistema. Esto sugiere la necesidad de privilegiar programas de investigación de mayor duración y cobertura espacial, considerando de esta forma que cualquier objetivo relacionado a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de la zona norte (marinos o terrestres) no puede ser disociado del contexto impuesto a macroescala por la dinámica de El Niño y la Oscilación del Sur.

AGRADECIMIENTOS

En las diversas instituciones participantes en este proyecto, numerosos ayudantes de investigación, técnicos y estudiantes tesis de pre y postgrado colaboraron en las campañas de recolección y muestreo, y en agotadoras jornadas de separación y clasificación del material biológico. Esta contribución ha sido financiada por el proyecto FONDECYT N° 5960001 del Programa Sectorial "Biomasa y Climas Terrestres y Marinos del norte de Chile".

LITERATURA CITADA

- AHUMADA R (1989) Producción y destino de la biomasa fitoplanctónica en un sistema de bahías en Chile central: una hipótesis. *Biología Pesquera* (Chile) 18: 53-66.
- AHUMADA R, P MATRAI & N SILVA (1991) Phytoplankton biomass distribution and relationship to nutrient enrichment during an upwelling event off Concepcion Bay Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 62: 7-19.
- BARNES RSK & RN HUGHES (1988) An introduction to marine ecology. Segunda edición, Blackwell Scientific Publications, Oxford. x + 351 pp.
- BERNAL PA, FL ROBLES & O ROJAS (1982) Variabilidad física y oceanográfica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. En: Castilla JC (ed) Bases biológicas para el manejo de recursos bentónicos: 75-102. Monografías Biológicas 2, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- BOSMAN AL, PAR HOCKEY & WR SIEGFRIED (1987) The influence of coastal upwelling on the functional structure of rocky intertidal communities. *Oecologia* 72: 226-232.
- BRATTSTRÖM H (1990) Intertidal ecology of the northernmost part of the Chilean archipelago. *Sarsia* 75: 107-160.
- BRATTSTRÖM H & A JOHANSEN (1983) Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia* 68: 289-339.
- CACERES CW, LS FUENTES & FP OJEDA (1994) Optimal feeding strategy of the temperate herbivorous fish *Aplodactylus punctatus*: the effects of food availability on digestive and reproductive patterns. *Oecologia* 99: 118-123.
- CAMUS PA (1998) Estructura espacial de la diversidad en ensamblajes sésiles del intermareal rocoso en Chile centro-norte: la diversidad local como un resultado de determinantes de multiescala. Tesis de Doctorado, Departamento de Ecología, P. Universidad Católica de Chile, Santiago. 262 pp.
- CAMUS PA, YN ANDRADE & B BROITMAN (1998) Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile: el supuesto del enriquecimiento por efecto de la surgencia costera. *Revista Chilena de Historia Natural* (en revisión).
- CHAPMAN ARO & JS CRAIGIE (1977) Seasonal growth in *Laminaria longicurvis*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Marine Biology* 40: 197-205.
- FONSECA TR & M FARIAS (1987) Estudio del proceso de surgencia en la costa chilena utilizando percepción remota. *Investigaciones Pesqueras* (Chile) 34: 33-46.
- FUJITA RM, PA WHEELER & RI EDWARDS (1989) Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series* 53: 293-303.
- GERARD VA (1982) Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, in a low nitrogen environment. *Marine Biology* 66: 27-35.
- 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.
- GUILER PS (1984) Community structure and the niche. Chapman and Hall, London, New York. 176 pp.
- JAKSIC FM (1997) Ecología de los vertebrados de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 262 pp.
- JARAMILLO E, F CARRASCO, P QUIJON, M PINO & H CONTRERAS (1998) Macroinfauna bentónica y centros de surgencia en la costa norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 459-478.
- KAUTSKY L & H KAUTSKY (1989) Algal species diversity and dominance along gradients of stress and disturbance in marine environments. *Vegetatio* 83: 259-267.
- LANCELLOTTI D & JA VASQUEZ Zoogeography of the southeastern Pacific littoral. *Science* 71: 00-00.
- McCLANAHAN TR (1988) Seasonality in east Africa's coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* 44: 191-199.
- MENGE BA (1992) Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73: 755-765.

- MENGE BA (1995) Joint "bottom-up" and "top-down" regulation of rocky intertidal algal beds in South Africa. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 431-432.
- MUÑOZ AA & FP OJEDA (1997) Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblages in central Chile. *Environmental Biology of Fishes* 49: 471-479.
- ORMOND RFG & SA BANAIMOON (1994) Ecology of intertidal macroalgal assemblages on the Hadramout coast of southern Yemen, an area of seasonal upwelling. *Marine Ecology Progress Series* 105: 105-120.
- PAINE RT, JC CASTILLA & J CANCINO (1985) Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State. *American Naturalist* 125: 679-691.
- PIELOU EC (1979) *Biogeography*. John Wiley & Sons, Toronto. ix + 351 pp.
- RAFAELLI D & S HAWKINS (1996) *Intertidal Ecology*. Chapman & Hall, London. 356 pp.
- RAY GC (1991) Coastal-zone biodiversity patterns. *BioScience* 41: 490-498.
- RIKLEFS RE & D SCHLUTER (1993) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago. viii + 416 pp.
- SANTELICES B (1980) Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* 19: 1-12.
- SANTELICES B (1989) *Algas marinas de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 399 pp.
- SOTO RE (1996) Estructura gremial de un ensamble de depredadores de la zona intermareal rocosa en Chile central. *Investigaciones Marinas (Chile)* 24: 97-105.
- STRUB PT, JM MESIAS, V MONTECINO, J RUTLANT & S SALINAS (1998) Coastal ocean circulation off western South America. En: Brink KH & AR Robinson (eds) *The global coastal ocean*. John Wiley & Sons Inc. New York. *The Sea* 11: 273-313.
- TOKESHI M & L ROMERO (1995) Quantitative analysis of foraging behaviour in a field population of the South American sun-star *Heliaster helianthus*. *Marine Biology* 122: 297-303.
- URIBE E & S NESHYBA (1983) Phytoplankton pigments from the NIMBUS-7 coastal zone color scanner: coastal waters of Chile from 18° to 40° S. En: Arana PM (ed) *Recursos marinos del Pacífico Sur*: 33-40. Editorial Universitaria, Santiago.
- VARAS E & FP OJEDA (1990) Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. *Revista de Biología Marina (Chile)* 25: 59-70.
- VASQUEZ JA (1990) Comunidades submareales dominadas por macroalgas. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 129-130.
- ZUÑIGA O, H BAEZA & R CASTRO (1983) Análisis de la macrofauna bentónica del sublitoral de la Bahía de Mejillones del Sur. *Estudios Oceanológicos (Chile)* 3: 41-62.