

Estimaciones de la velocidad máxima del oleaje en el intermareal rocoso de Chile central, utilizando un dinamómetro prototipo

Maximum wave velocity estimations on the intertidal rocky shore at central Chile, using a prototype dynamometer

RICARDO GUIÑEZ¹ y CRISTIAN J. PACHECO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile
Casilla 114-D, Santiago, C.P. 6513677, Chile

¹E-mail: rguinez@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

El impacto del oleaje es un importante factor de perturbación física en la estructuración de las comunidades intermareales y de sus especies, que ha sido difícil de caracterizar cuantitativamente. Las fuerzas hidrodinámicas de arrastre del oleaje pueden caracterizarse apropiadamente mediante su velocidad, más que mediante la fuerza. La fuerza registrada por un medidor de fuerza del oleaje es una función de la forma del objeto con que se estima y por tanto no permite una comparación válida entre o dentro de sitios, cuando se ha utilizado distintos objetos para estimarla. A diferencia de esto, la velocidad es una propiedad del oleaje independiente del objeto con que se la estima. En este trabajo se describe un dinamómetro barato y de fácil construcción, que corresponde a una modificación del desarrollado por Bell & Denny (1994). Se estima las constantes que permiten transformar las fuerzas máximas registradas (N) en velocidades máximas (m/s). El prototipo se puso a prueba en 3 sitios del intermareal rocoso dentro de dos localidades en Chile central (Las Cruces y Punta de Tralca), donde se ha realizado una serie de experimentos sobre la dinámica poblacional del chorito maico, *Perumytilus purpuratus*. Los registros de las velocidades máximas mostraron valores entre 2,4 m/s y 5,7 m/s y fueron concordantes con las caracterizaciones preliminares de la exposición al oleaje de los sitios estudiados utilizando criterios subjetivos y biológicos. Mientras mayor fue la exposición al oleaje de los sitios, mayor fue la velocidad máxima registrada, lo que sugiere que las fuerzas hidrodinámicas de arrastre podrían ser un factor que explica las diferencias encontradas en la dinámica poblacional de *P. purpuratus*.

Palabras clave: dinamómetro, velocidad máxima, oleaje, intermareal rocoso, *Perumytilus purpuratus*.

ABSTRACT

Generally has been difficult to characterize quantitatively the wave impact at intertidal rocky shores, where physical perturbation is an important factor structuring biological communities. The hydrodynamic forces (drag and lift) are properly characterized by its velocity, but not through its force how traditionally has been done. The force is dependent on the object utilized for the estimation, and it is not possible doing comparisons among and within sites, unless the same object it is used. On the contrary, velocity is a property of the waves and independent on the object used for, permitting valid comparisons. In this work we show a modified dynamometer of Bell & Denny (1994), including the constant parameters that permits to estimate maximum wave velocity (m/s) using the maximum force (N) registered. Because of this and their easy construction and chipper cost can be intensively utilized for other users. We tested the prototype at three sites with different wave exposure determined "a priori" by means of subjective and biological criteria within two localities (Las Cruces and Punta de Tralca, Chile) at the intertidal rocky shores. In the same sites we have developed a series of experiments to understand different aspects of the population dynamics of the mussel *Perumytilus purpuratus*. The registers obtained were concordant with the sites "a priori" characterizations, and showed ranges between 2,4 m/s and 5,7 m/s. This means that at the sites studied, greater the wave exposition greater the maximum velocity of the waves, suggesting that the hydrodynamics forces can be a factor explaining the differences found in the population dynamics of *P. purpuratus*.

Key words: dynamometer, maximum wave velocity, waves, rocky intertidal, *Perumytilus purpuratus*.

INTRODUCCION

El impacto del oleaje es un importante factor de perturbación física en la determinación de la estructura de las comunidades del intermareal rocoso. Por otra parte, también afecta las dinámicas poblacionales y la evolución de sus especies (Harger 1970, Branch & Marsh 1978, Paine & Levin 1981, Sousa 1985, Denny et al. 1985, Menge & Sutherland 1987, Leigh et al. 1987, Denny 1988, 1991, 1993, Trussel et al. 1993). Tradicionalmente la intensidad del oleaje se ha caracterizado sobre la base de criterios biológicos o de especies indicadoras dentro de un gradiente de exposición (i.e. Ballantine 1961, Castilla 1981), clasificándose los sitios de estudio en categorías cualitativas subjetivamente definidas (i.e. expuestos, semi-expuestos y protegidos). Sin embargo, puesto que se presume una correlación positiva del impacto del oleaje con la intensidad, es necesario en cada caso demostrar cuantitativamente la relación causal entre estas variables. En diversos trabajos, se intenta estimar la intensidad del oleaje a través de la tasa de difusión de materiales tales como yeso o cemento, entre otros, bajo el supuesto de que su tasa de difusión es proporcional al flujo de masa del agua en movimiento (Doty 1971, Craik 1980, Gerard 1982, Koehl & Albert 1988). Debido a que los procesos de turbulencia pueden afectar también la tasa de difusión de los materiales utilizados, no es posible realizar una calibración precisa de este método. Por lo anterior es que resulta apropiado sólo como un estimador cualitativo del movimiento del agua para procesos biológicos que pueden depender de la tasa de difusión, tales como por ejemplo, la fertilización y la dispersión pasiva de larvas (Denny & Shibata 1989, Bell & Denny 1994).

Bajo el presupuesto que para sobrevivir en el intermareal los organismos deben ser capaces de soportar las fuerzas hidrodinámicas generadas por las olas (Witman & Suchanek 1984, Denny 1988, Carrington 1990, Denny 1993, Bell & Denny 1994), se ha diseñado instrumentos que permiten estimar cuantitativamente estas fuerzas ya sea que ocurran en el sentido del flujo

(“drag”, sensu Witman & Suchanek. 1984.) o perpendicular al flujo (“lift”, sensu Denny 1987). Entre los instrumentos más utilizados se destaca los dinamómetros simples, los bidimensionales y los registradores continuos de la velocidad máxima (Jones & Demetropoulos 1968, Denny 1983, Palumbi 1984, Denny 1988, Bell & Denny 1994, Alvarado & Castilla 1996, Guiñez 1996, Castilla et al. 1998). De estos, los dinamómetros simples son los más baratos y de mayor facilidad de uso. Para su utilización y construcción se presume que es la intensidad máxima del oleaje más que sus valores promedios los que determinan las probabilidades de supervivencia de los organismos en un ambiente dado (Koehl 1984, Denny 1988, Denny & Gaines 1990, Carrington 1990, Bell & Denny 1994). Las fuerzas de arrastre ejercidas sobre un objeto expuesto al flujo incrementan con el cuadrado de la velocidad y son dependientes de la forma y el tamaño del objeto, esto es, del área del objeto en el sentido del flujo (Denny 1988, Carrington 1990). Sin embargo, puesto que el flujo del agua sólo puede ser descrito mediante sus propiedades de velocidad y viscosidad (Denny 1988) no basta con estimar la fuerza máxima ejercida sobre un objeto (a menos que siempre se use el mismo objeto para su estimación), sino que debe determinarse la velocidad máxima del oleaje.

En las costas de Chile desconocemos el rol que las fuerzas hidrodinámicas del oleaje pueden tener sobre las comunidades, las poblaciones y los organismos intermareales; aún más desconocemos incluso el rango de valores que puede alcanzar la velocidad del oleaje en el intermareal rocoso de esta región (Alvarado & Castilla 1996, Guiñez 1996). Sólo en el trabajo de Castilla et al. (1998) se comunica los primeros valores de la velocidad del oleaje estimadas utilizando 3 dinamómetros prototipos durante un periodo de dos semanas.

En el presente trabajo se describe y desarrolla un nuevo diseño de dinamómetro basado en los conceptos desarrollados por Bell & Denny (1994), y se comunica las estimaciones de la velocidad máxima del oleaje registradas con este instrumento en dos localidades de Chile central. En una de

ellas se intenta probar si las velocidades máximas en tres sitios presentan las mismas tendencias en tres ciclos de mareas, y en la otra localidad se caracteriza las velocidades máximas durante el desarrollo de una marejada.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del dinamómetro prototipo

El dinamómetro desarrollado por Bell & Denny (1994) consiste de un objeto (esfera plástica) que mediante un monofilamento plástico se conecta al mecanismo de medición de la fuerza, este último ubicado al interior de un tubo de PVC. Una hendidura realizada a lo largo del tubo permite acceder visualmente al registrador de la fuerza máxima, pero representa la principal debilidad del instrumento, puesto que las fuerzas hidrodinámicas de arrastre pueden potencialmente alterar la posición del indicador de fuerza. Por lo anterior, es que en nuestro prototipo (Fig. 1) el tubo de PVC se

reemplaza por un casquete de jeringa plástica, siendo esta la principal modificación respecto del dinamómetro de Bell & Denny. Con esta simple modificación se elimina el posible sesgo de no independencia de la medición respecto de la fuerza que se quiere estimar, puesto que tanto el mecanismo de medición como el de registro quedan protegidos de las fuerzas de arrastre, disminuyéndose también los costos y el trabajo para su construcción. Todos los componentes del dinamómetro pueden ser adquiridos localmente con un muy bajo costo. El indicador de registro corresponde al cabezal de una amarra plástica que se desliza por su correspondiente carril, los dientes del cabezal se cortan para ofrecer la menor resistencia al desplazamiento.

El dinamómetro permite registrar la fuerza máxima ejercida sobre una esfera plástica de 31,14 mm de diámetro (Bibelón Ltda.), mediante el desplazamiento del resorte y del indicador de registro. El indicador será desplazado a una nueva posición sólo si la fuerza de arrastre en un determinado momento, durante el tiempo de exposición en

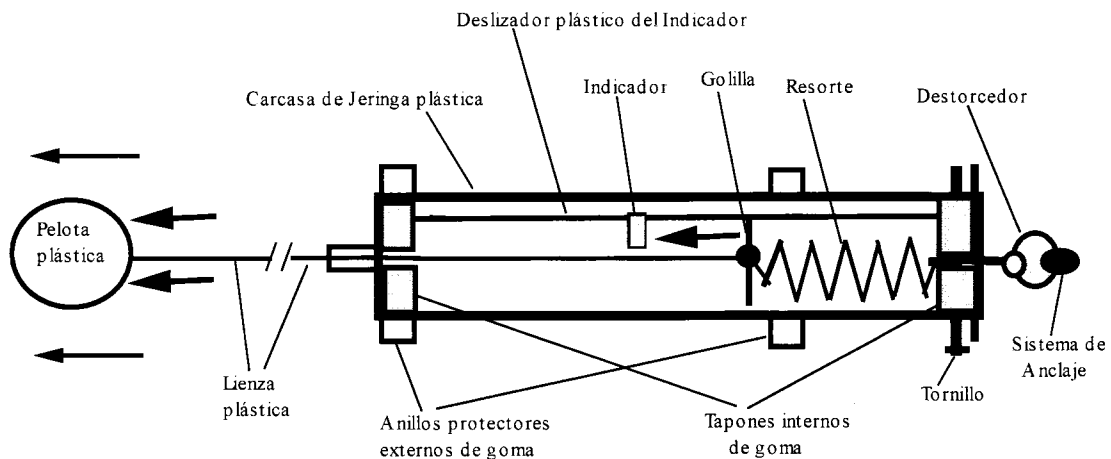


Fig. 1: Representación esquemática del dinamómetro diseñado para estimar la fuerza máxima del oleaje. Las flechas de trazo fino representan la dirección del flujo, y aquellas de trazo grueso a la fuerza máxima del oleaje al que se expuso la Pelota plástica. La flecha de trazo grueso que se representa en el interior del dinamómetro, muestra el desplazamiento del Resorte producido por esa fuerza máxima, que mediante la Golilla desplaza al Indicador de Registro a la posición observada en el esquema. Un delgado monofilamento plástico amarrado al indicador y que se proyecta por un pequeño orificio del tapón interno junto al sistema de anclaje, permite que el indicador se vuelva a su posición inicial.

Schematic diagram of the wave force dynamometer. Small arrows show general direction of flow. Large arrows represent maximum wave forces exerted on plastic sphere. Large arrow inside dynamometer shows the direction in which the spring is displaced by the wave acting upon the sphere. During the displacement the washer moves the indicator tab to register the exerted force on the cable tie. A thin monofilament line, attached to the indicator tab and protruding through the posterior of the dynamometer, facilitated resetting of the apparatus.

terreno, es mayor que la previamente registrada. La fuerza máxima de arrastre se determina atando un dinamómetro comercial estandarizado (PESOLA, ± 5 gr.), a la esfera plástica, y midiendo la masa equivalente (kg.) necesaria para desplazar al indicador de registro a su posición observada. Después de cada registro, el indicador se vuelve a su posición inicial (Fig. 1). La fuerza estimada se expresó en Newtons, N, para ello se multiplicó la masa registrada por la aceleración de gravedad.

Procedimiento experimental

La fuerza máxima fue registrada en 3 sitios del intermareal rocoso medio alto dentro de dos localidades: Las Cruces (ECIM) 33° 29'S, 71° 38'W, y Punta de Tralca 33° 26'S, 71° 43'W (Guiñez 1996). Los sitios se determinaron como expuestos, semi-expuestos y protegidos en relación a su grado de exposición al oleaje del oleaje siguiendo a Castilla (1981). En Las Cruces y con el propósito de determinar si la velocidad

TABLA I

Análisis de Varianza de tres vías (Sitio, Ciclo de Marea, Día de muestreo) de la velocidad máxima del oleaje (m/s, v_{max}) en la localidad de Las Cruces (ECIM). Los sitios de estudio fueron elegidos 'a priori' de acuerdo al grado de exposición al oleaje. EX = Protegido, Semi-expuesto, Expuesto. CM = 3 ciclos de marea. DI = 4 días y 2 réplicas. EX se consideró como factor fijo. Factores aleatorios fueron CM y DI anidado dentro de CM [DI(CM)], y se utilizó el siguiente modelo:

$$v_{max} = \mu + EX + CM + EX*CM + DI(CM) + EX*DI(CM)$$

El error experimental de EX fue EX x CM, el de EX x CM fue el término de interacción EX x DI(CM), y el de CM fue DI(CM)

Three-way analysis of variance (Site, Tidal cycle, sampling day) of the maximum wave velocity (m/s, v_{max}) at Las Cruces (ECIM). The sites were selected "a priori" according to the degree of wave exposure. EX = Protected, Semi-exposed and Sheltered. CM = 3 tidal cycles. DI = 4 days and 2 replicates. The variables EX was considered a fixed factor. CM and DI nested within CM [DI(CM)] were random, and the following statistical model was applied:

$$v_{max} = \mu + EX + CM + EX*CM + DI(CM) + EX*DI(CM)$$

The experimental error of EX was EX x CM, for EX x CM was the interaction term EX x DI(CM), and that of CM was DI(CM)

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	Valor de F	Probabilidad
EX	6,726	2	3,363	53,32	0,0013
EX x CM	0,252	4	0,063	0,60	0,6644
EX*DI(CM)	1,878	18	0,104	5,56	0,0001
CM	0,134	2	0,067	0,06	0,9437
DI(CM)	10,367	9	1,152	61,44	0,0001
Error	0,675	36	0,019		

Exposición:	Protegido	Semi-expuesto	Expuesto
Velocidad máxima			
Promedio	3,2101	3,6105	3,9582
Mayor	3,5846	4,0938	5,0226
Menor	2,4679	2,5174	2,8934

máxima en los distintos sitios presenta la misma tendencia en diferentes ciclos de marea, fueron utilizados dos dinamómetros por sitio durante 4 días dentro de tres ciclos de marea baja (23-27 febrero, 23-27 de marzo y 26-30 de abril de 1994). En tanto, en Punta de Tralca se obtuvo los registros en un ciclo de mareas bajas, utilizando 6 réplicas por sitio para tres días consecutivos (22-25 de noviembre de 1995), durante el transcurso de una tormenta caracterizada por intensas marejadas. Para cada dinamómetro se determinó la fuerza máxima registrada durante un período de exposición de 24 h en terreno. En ambas localidades, los dinamómetros fueron instalados en los mismos sitios en los que Guíñez (1996) desarrolló una serie de experimentos en torno a la dinámica poblacional del chorito maico, *Perumytilus purpuratus*.

Calibración

Para transformar las estimaciones de fuerza de arrastre (F_d , en Newtons) en velocidad del agua (μ en m/s) es necesario considerar que estas variables se relacionan siguiendo la siguiente ecuación (Carrington 1990, Bell & Denny 1994):

$$F_d = a * \mu^b \quad (1)$$

Por lo que es necesario primero ajustar la Ecuación 1, para flujos de agua con valores conocidos de μ . Esto se realizó exponiendo 6 esferas plásticas (Bibelón Ltda., 31,14 mm de diámetro) a velocidades del agua entre 0,85 y 1,44 m/s, utilizando el canal de agua de la Escuela de Ingeniería de la Pontificia Universidad Católica de Chile, y se determinó la fuerza de arrastre (F_d en Newtons) para cada esfera en 4 repeticiones para cada velocidad. La Ec. 1 se linealizó mediante transformación log-log (base 10) y se ajustó mediante regresión lineal de mínimos cuadrados, obteniéndose los siguientes valores: $a = 0,199151$ (EE = 0,028530); $b = 3,0526$ (EE = 0,5766). Con estos valores se estimó la velocidad máxima, μ (m/s) del agua para cada medición de fuerza máxima realizada en terreno (F) utilizando la siguiente ecuación, que se deriva de la Ec. 1:

$$\mu = \left[\frac{F}{a} \right]^{\frac{1}{b}} \quad (2)$$

Los datos fueron analizados mediante modelos de Análisis de Varianza (ANDEVA), siguiendo a Underwood (1981), Sokal & Rohlf (1981) y Snedecor & Cochran (1980), previa verificación de la normalidad (Prueba de Kolmogorov-Smirnov) de las velocidades máximas y de que sus varianzas fueran homogéneas (Prueba de Bartlett).

RESULTADOS

Ninguno de los dinamómetros prototipos instalados resultó dañado por el oleaje durante el período de tiempo en que estuvieron expuestos a las condiciones de terreno. En todos los registros se obtuvo flujos del agua distintos de cero, por lo que las velocidades del agua estuvieron por sobre la energía de activación de los dinamómetros. Los datos de velocidad máxima mostraron una distribución normal ($P > 0,4$) y sus varianzas fueron homogéneas ($P > 0,3$), para las dos localidades estudiadas.

Velocidad máxima del oleaje en Las Cruces

La mayor velocidad máxima registrada fue de 5,02 m/s, y la menor de 2,46 m/s (Tabla 1). La Fig. 2 muestra los promedios diarios de las mediciones realizadas con el dinamómetro prototipo para los tres sitios estudiados dentro de la localidad de Las Cruces. Se puede observar que el sitio expuesto muestra las mayores velocidades máximas promedio y el protegido las menores, con la excepción del primer día para el primer ciclo de marea, en que el sitio más expuesto presentó valores intermedios. El sitio expuesto presenta dos picos de valores promedios con intensidades mayores a 4.8 m/s, y que superan en casi 1 m/s, al mayor valor promedio de los otros sitios.

La velocidad máxima difiere significativamente entre los tres sitios de acuerdo al ANDEVA de tres vías utilizado (varia-

ble EX, Tabla 1, $P = 0,0013$), produciéndose un gradiente de menor a mayor intensidad del oleaje asociado con el incremento de la exposición al oleaje. Los promedios entre los 3 sitios difieren significativamente entre sí (Tukey-HSD, $P < 0,05$, Tabla 1). Así, la velocidad máxima promedio en el sitio más expuesto es un 23,3% mayor que aquella del sitio más protegido (Tabla 1). Por otra parte, no se observa diferencias significativas entre los ciclos de marea estudiados ni para la interacción de exposición con ciclo de Marea (Tabla 1). Sin embargo, el término de interacción de exposición con día dentro de ciclo de marea fue significativo (Tabla 1), mostrando que en el sitio expuesto los valores fueron significati-

vamente menores para los días del primer ciclo de mareas (Fig. 2).

Velocidad máxima del oleaje en Punta de Tralca

La Fig. 3 muestra los promedios diarios de la velocidad máxima estimados para la localidad de Punta de Tralca. La mayor velocidad máxima registrada se obtuvo en el sitio expuesto con un valor de 5,7 m/s, y la menor fue de 3,07 m/s en el sitio protegido. Se puede observar que los valores fueron significativamente diferentes entre los sitios (Tabla 2, $P = 0,0001$). Los mayores valores promedio fueron observados para el sitio definido como expuesto, y los menores para el sitio protegido (Fig. 3).

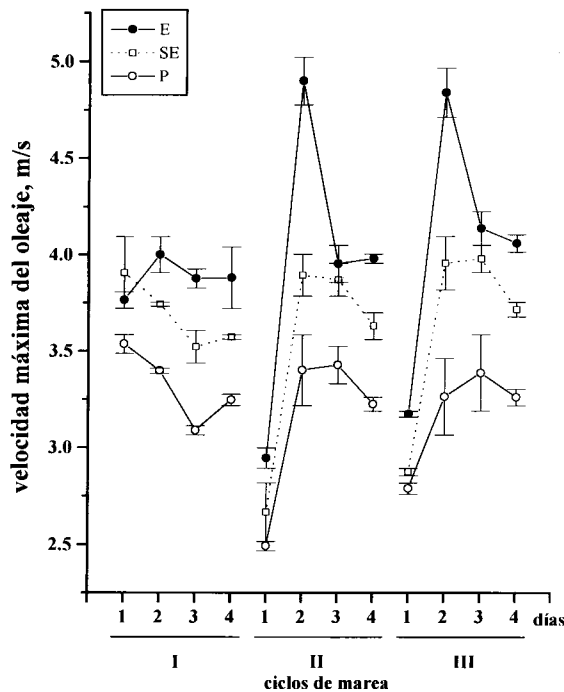


Fig. 2: Promedio de la velocidad máxima del oleaje por día, m/s ($\pm 1EE$), durante 3 ciclos de marea baja (I, II y III) para 3 sitios de distinta exposición al oleaje en la localidad de Las Cruces (ECIM). Los números 1, 2, 3 y 4 son los días registrados dentro de ciclo de mareas. E = Expuesto, SE = Semi-Expuesto y P = Protegido.

Average maximum wave velocity per day, m/s ($\pm 1SE$), during 3 low tidal cycle (I, II and III) at 3 sites of different wave exposure in Las Cruces (ECIM). The numbers 1, 2, 3 and 4 are registered days within tidal cycles. E = Exposed, SE = Semi-exposed and P = Sheltered.

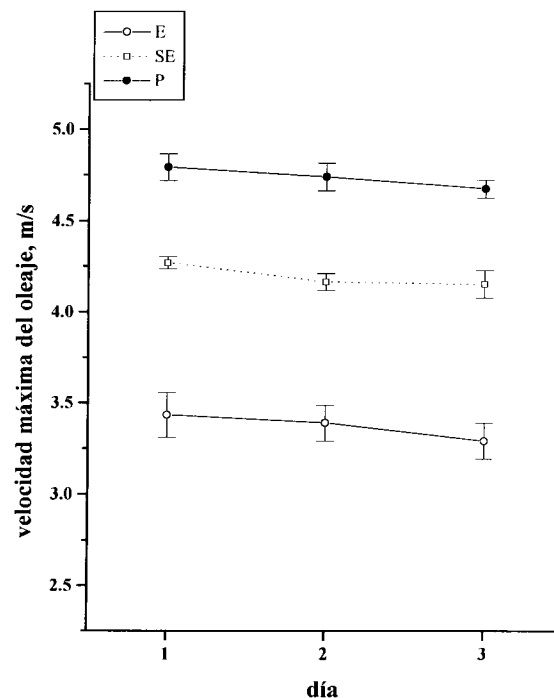


Fig. 3: Promedio de la velocidad máxima por día, m/s ($\pm 1EE$), durante 3 días para 3 sitios de distinta exposición al oleaje en la localidad de Punta de Tralca. E = Expuesto, SE = Semi-Expuesto y P = Protegido.

Average maximum wave velocity per day, m/s ($\pm 1SE$), during 3 days at 3 sites of different wave exposure in Las Cruces (ECIM). E = Exposed, SE = Semi-exposed and P = Sheltered.

DISCUSION

En este trabajo se describe un dinamómetro simple de bajo costo y fácil construcción, que corresponde a una versión modificada de aquel diseñado por Bell & Denny (1994). La principal modificación consistió en proteger al mecanismo de medición y registro de interferencias externas, por lo que se garantiza que las mediciones realizadas son independientes de las fuerzas de arrastre que se quiere estimar. Todos los dinamómetros simples propuestos para evaluar la fuerza máxima del oleaje (Jones & Demetropoulos 1969, Palumbi 1984, Denny 1988, Bell & Denny 1994, Castilla et al. 1998), no permiten garantizar la independencia de sus mediciones, en tanto el mecanismo de medición y registro queda expuesto a las posibles interferencias de las fuerzas de arrastre. A pesar de estas posibles diferencias, es posible realizar una comparación preliminar de los valores obtenidos por Castilla et al. (1998) para el dinamómetro tipo Bell & Denny y el nues-

tro para la localidad de Las Cruces. Los sitios semi-expuestos y protegidos utilizados por Castilla et al. (1998) fueron instalados en sitios subjetivamente similares a los tres sitios estudiados por nosotros, por lo tanto es esperable que nuestros valores sean equivalentes a aquellos. En efecto, la velocidad máxima estimada para estos sitios varió entre 3,0 y 5,3 m/s para los datos de Castilla et al. (1998), en tanto nuestros datos variaron entre 2,5 y 5,0 m/s. Indudablemente, los rangos de ambos tipos de datos muestran una notable similitud. Por otra parte, es esperable que el sitio más expuesto trabajado por Castilla et al. (1998) muestre mayores valores que los nuestros, lo que efectivamente es así, puesto que ellos variaron entre 6,2 y 8,7 m/s. Una comparación más precisa entre nuestro prototipo y los utilizados por Bell & Denny (1994) y Castilla et al. (1998) queda todavía pendiente como para evaluar la efectividad de la mejora introducida.

Los resultados obtenidos en la localidad de Las Cruces, cuyos 3 sitios estudiados

TABLA 2

Análisis de Varianza de dos vías (Sitio, Día de muestreo) de la velocidad máxima del oleaje (m/s) en la localidad de Punta de Tralca. Los sitios de estudio fueron elegidos 'a priori' de acuerdo al grado de exposición al oleaje (EX = Protegido, Semi-expuesto, Expuesto). DI = 3 días y 6 réplicas. Los días se consideraron como bloques. El error experimental de EX fue el término de interacción EX x DI

Two-way analysis of variance (Site, Sampling day) of the maximum wave velocity (m/s, v_{max}) at Punta de Tralca. The sites were selected "a priori" according to the degree of wave exposure. EX = Protected, Semi-exposed and Sheltered. DI = 3 days and 6 replicates. The days were considered as Blocking factor. The experimental error of EX was the interaction term EX x DI

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	Medias Cuadradas	Valor de F	Probabilidad
DI	0,149	2	0,074		
EX	16,940	2	8,470	2711,12	0,0001
EX*DI	0,012	4	0,003	0,08	0,9873
Error	1,699	45	0,038		
Exposición:	Protegido	Semi-expuesto	Expuesto		
Velocidad máxima					
Promedio	3,3696	4,1922	4,7318		
Mayor	3,7229	4,4010	5,7000		
Menor	3,0708	3,8536	4,4010		

muestran en promedio, las mismas tendencias durante 3 ciclos de mareas, sugieren que bastarían unas pocas estimaciones en un mismo sitio, para caracterizar sus tendencias generales. Por otra parte, nuestros resultados también muestran que existe una asociación significativa entre la exposición al oleaje de los sitios dentro de ambas localidades, en términos de protegido, semi-expuesto y expuesto (Guiñez 1996), y las estimaciones de la velocidad máxima del oleaje aquí obtenidas. Los sitios semi-expuestos muestran valores intermedios de la velocidad máxima del oleaje, siendo los sitios expuestos los que presentan las mayores intensidades del oleaje. Esta correspondencia no siempre resulta ser verdadera. En efecto, en Monterey Bay, Bell & Denny (1994) encuentran que uno de los sitios que fue "a priori" definido como semi-expuesto mostró consistentemente las mayores velocidades máximas. Esto se explica por el hecho de que los dinamómetros

fueron ubicados cerca de un pequeño canal que permite "entubar" las olas, de tal modo que la energía se concentra más de lo esperado si estos sitios hubieran tenido costas con pendientes uniformes (Bell & Denny 1994). En nuestro caso, los sitios de estudio correspondieron a plataformas de pendientes menores a 30° y sin canales cercanos, lo que explicaría la concordancia entre la exposición del oleaje definida con criterios "a priori" y la velocidad máxima estimada para esos sitios.

Históricamente no ha sido fácil describir y estimar los patrones de flujo de las olas, ni de las fuerzas hidrodinámicas que ellos causan (Denny 1988). En la localidad de Las Cruces logramos estimar la fuerza máxima del oleaje durante 12 días en 3 ciclos de marea baja, pero que no coincidieron con períodos de tormentas y marejadas, cuando se espera que las velocidades máximas logren valores extremos y más críticos para la supervivencia de los organismos (Denny 1988). Por otra parte, si bien en la localidad de Punta de Tralca se estimó la fuerza máxima durante sólo 3 días, esto ocurrió durante la ocurrencia de una tormenta, que corresponde a los períodos ideales para la caracterización de la fuerza y velocidad máximas de los sitios en estudio (Denny 1988, Denny & Gaines 1990). En consecuencia, se espera que los valores estimados para la Localidad de Punta de Tralca muestre mayores valores que aquellos obtenidos por nosotros para Las Cruces. En efecto, los registros de velocidades máximas promedios registrados en la localidad de Punta de Tralca fueron superiores a los registrados en Las Cruces, tanto entre los sitios expuestos ($t = 5,76$, $P < 0,0001$, Fig. 4) como entre los semi-expuestos ($t = 5,59$, $P < 0,0001$). Sin embargo, aún cuando el sitio protegido de Punta de Tralca mostró mayores valores que el de Las Cruces, esta diferencia no fue significativa ($t = 1,781$, $P = 0,08$, Fig. 4). El valor más extremo observado por nosotros en Punta de Tralca, 5,7 m/s es menor que aquel registrado por Castilla et al. (1998) para el sitio más expuesto utilizado en Las Cruces.

Guiñez (1996) encuentra en el chorito maico *P. purpuratus* que en los mismos

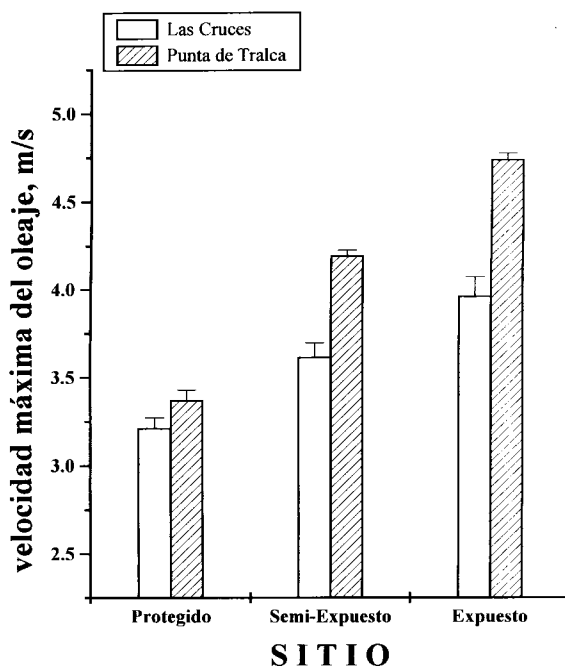


Fig. 4: Comparación del promedio de la velocidad máxima del oleaje, m/s ($\pm 1EE$), para los 3 sitios de distinta exposición al oleaje dentro de las localidades de Las Cruces y Punta de Tralca.

Comparison of the average maximum wave velocity, m/s ($\pm 1SE$), for the 3 sites of different wave exposure within the localities of Las Cruces and Punta de Tralca.

sitios aquí caracterizados, los más expuestos presentan con relación a los más protegidos: a) una biomasa significativamente menor cuando se ajustó por el grado de agregamiento, b) una menos intensa competencia asimétrica asociada al tamaño en juveniles, c) un menor reclutamiento, y d) una diferente alometría del crecimiento en peso. Los resultados obtenidos en este trabajo, permiten sugerir que estas diferencias en la dinámica poblacional de *P. purpuratus* pueden ser explicadas como efecto directo o indirecto de las velocidades máximas diferenciales del oleaje de los sitios estudiados. La posibilidad de medir fácilmente la velocidad máxima, utilizando dinamómetros simples como el aquí desarrollado o los utilizados por Bell & Denny (1994) y Castilla et al. (1998), permitirá en estudios futuros no sólo poner a prueba las hipótesis propuestas por Guíñez (1996) a través del desarrollo de nuevos experimentos, sino que también abre una nueva posibilidad de experimentación en el intermareal rocoso de Chile central, donde aún se desconoce el rol de la perturbación física en la determinación de distintos aspectos poblacionales y comunitarios de sus especies.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento a FONDECYT Proyecto 0037/92 a R.G., a la Comunidad Económica Europea- Contrato No CII*-CT93-0338 y a la Pew Charitable Trust a J.C. Castilla (Pew Fellowship, 1996). Agradecemos sinceramente a J. C. Castilla, tanto por la lectura crítica y sugerencias realizadas sobre una versión previa de este manuscrito, como por su constante estímulo y apoyo. A Profesor Eduardo Varas del Departamento de Hidráulica, Escuela de Ingeniería, Pontificia Universidad Católica de Chile por las facilidades dadas para usar el Canal Experimental de Agua del Campus San Joaquín. Agradecemos también la ayuda en terreno de Iván Albornoz y Bernardino Quinchalef. Este trabajo corresponde al Apéndice I de la Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas con mención en Ecología de la Pontificia Universidad Católica de Chile, del primer autor.

LITERATURA CITADA

- ALVARADO JL & JC CASTILLA (1996) Tridimensional matrices of *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 133:135-141.
- BALLANTINE WJ (1961) A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies* 1:1-19.
- BELL EC & MW DENNY (1994) Quantifying "wave exposure": a simple device for recording maximum velocity and results of its use at several field sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181:9-29.
- BRANCH GM & AC MARSH (1978) Tenacity and shell shape in six *Patella* species: adaptive features. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 34:111-130.
- CARRINGTON E (1990) Drag and dislodgment of an intertidal macroalga: consequences of morphological variation in *Mastocarpus papillatus* Kützing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1394:185-200.
- CASTILLA JC (1981) Pespectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* 5:190-215.
- CASTILLA JC, DK STEINMILLER & CJ PACHECO (1998) Quantifying wave exposure daily and hourly on the intertidal rocky shore of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:19-25.
- CRAIK GJS (1980) Simple methods for measuring the relative scouring of intertidal areas. *Marine Biology* 59:257-260.
- DENNY MW (1983) A simple device for recording the maximum force exerted on intertidal organisms. *Limnology and Oceanography* 28:1269-1274.
- DENNY MW (1987) Lift as a mechanism of patch initiation in mussel-beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113:231-245.
- DENNY MW (1988) *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 329 pp.
- DENNY MW (1991) Biology, natural selection, and the prediction of maximal wave-induced forces. *South African Journal of Marine Sciences* 10:353-363.
- DENNY MW (1993) Disturbance, natural selection, and the prediction of maximal wave-induced forces. *Contemporary Mathematics* 141:65-81.
- DENNY MW & SD GAINES (1990) On the prediction of maximal intertidal wave forces. *Limnology and Oceanography* 35:1-15.
- DENNY MW & MF SHIBATA (1989) Consequences of surf zone turbulence for settlement and external fertilization. *American Naturalist* 134:859-889.
- DENNY MW, TL DANIEL & MAR KOEHL (1985) Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs* 55:69-102.
- DOTY MS (1971) Measurement of water movements in reference to benthic algal growth. *Botanical Marine* 14:32-35.
- GERARD VA (1982) In situ water motion and nutrient uptake by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology* 69:51-54.

- GUIÑEZ R (1996) Dinámica poblacional del chorito maico, *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mytilidae), en gradientes de exposición al oleaje. Ph. D. Thesis. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago. 213 pp.
- HARGER JRE (1970) The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger* 12:401-414.
- JONES WE & A DEMETROPOULOS (1968) Exposure to wave action: measurements of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2:46-63.
- KOEHL MAR (1984) How do benthic organisms withstand moving water?. *American Zoologist* 24:57-70.
- KOEHL MAR & RS ALBERT (1988) Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis luetkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Marine Biology* 99:435-444.
- LEIGH EG, RT PAINE, JF QUINN & TH SUCHANEK (1987) Wave energy and intertidal productivity. *Proceeding of the National Academic Science (USA)* 84:1314-1318.
- MENGE BA & JP SUTHERLAND (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130:730-757.
- PAINE RT & SA LEVIN (1981) Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51:145-178.
- PALUMBI SR (1984) Measuring intertidal wave forces. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 81:171-179.
- SNEDECOR GW & WG COCHRAN (1980) *Statistical methods*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 507 pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. San Francisco: Freeman. 859 pp.
- SOUSA WP (1985) Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett STA & PS White (eds) *The ecology on Natural Disturbance and patch dynamics*: 101-124. Academic press, Inc. London.
- TRUSSEL GC, AS JOHNSON, SG RUDOLPH & ES GILFILLAN (1993) Resistance to dislodgment: habitat and size-specific differences in morphology and tenacity in an intertidal snail. *Marine Ecology Progress Series* 100:135-144.
- UNDERWOOD AJ (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 19: 513-605.
- WITMAN JD & T SUCHANECK (1984) Mussels in flow: drag and dislodgment by epizoans. *Marine Ecology Progress Series* 16:259-268.