

# Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile y el efecto potencial de la surgencia costera

Diversity of rocky intertidal communities in northern Chile and the potential effect of coastal upwelling

PATRICIO A. CAMUS<sup>1</sup> y YANIRE N. ANDRADE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias  
Universidad Católica de la Sma. Concepción,  
Casilla 297, Concepción, Chile  
E-mail: pcamus@david.ucsc.cl

<sup>2</sup>Unidad de Biología de la Reproducción, Departamento de Fisiología  
P. Universidad Católica de Chile,  
Casilla 114-D, Santiago, Chile

## RESUMEN

En este trabajo evaluamos la diversidad de comunidades intermareales rocosas en la zona norte de Chile, como parte de un proyecto mayor que involucró diferentes tipos de comunidades marinas dirigido a obtener un mejor conocimiento ecológico del área, una de las menos estudiadas en el país. Secundariamente, evaluamos la idea tradicional de que la ocurrencia de surgencia costera lleva a un enriquecimiento de las comunidades litorales debido al aporte de nutrientes. Este efecto implicaría un aumento de la productividad algal, y eventualmente de su diversidad, generando un efecto ascendente que podría a su vez aumentar la abundancia o diversidad en los herbívoros. Para ello analizamos la variación temporal en la riqueza y abundancia de especies en la Península de Mejillones (ca. 23 °S), Antofagasta, situada en un área de surgencia, comparándolas con las observadas en Carrizal Bajo (ca. 28 °S), un área sin surgencia, y con una tercera localidad, San Lorenzo (ca. 30 °S), también situada en un área de surgencia. En Mejillones y Carrizal efectuamos cinco muestreos desde 1996 a 1997, y en San Lorenzo un muestreo en la primavera de cada año. Nuestros resultados mostraron que, a nivel de la comunidad completa y de los grupos tróficos principales (algas, herbívoros y filtradores), la abundancia y diversidad fueron en general más altas en Carrizal que en Mejillones. Esta diferencia se mantuvo de forma consistente en el tiempo, pese a que distintas variables declinaron sostenidamente en el tiempo, lo cual pudo relacionarse al evento El Niño 97/98 que se desarrolló en nuestro segundo año de muestreo. Lo anterior indica que es incorrecto suponer que la sola presencia de surgencia genera un efecto de enriquecimiento, debido a la importancia de factores sitio-dependientes que generan patrones diferentes e incluso opuestos a los esperados. Sin embargo, nuestros datos también sugieren que algunas de las especies de algas más importantes en estas comunidades podrían experimentar un mayor crecimiento en Mejillones (área con surgencia), donde desarrollarían una mayor biomasa por unidad de cobertura. Finalmente sugerimos las vías más apropiadas para evaluar efectos de surgencia en estos sistemas, ya que el solo conocimiento de patrones de diversidad o de niveles de nutrientes es insuficiente para conocer el impacto real de este proceso.

**Palabras clave:** intermareal rocoso, diversidad, abundancia, surgencia, Chile norte.

## ABSTRACT

In this paper we assess the diversity of rocky intertidal communities in northern Chile as part of a larger ecological survey involving different marine communities and conducted with the goal of obtaining a better knowledge of this area, one of the least studied in the country. Secondly, we assess the traditional idea that the occurrence of coastal upwelling promotes enrichment of littoral communities due to increased nutrient supply. Such effect would imply an increase in the productivity or eventually the diversity of algal species, generating a bottom-up effect which could increase the abundance or diversity of herbivorous species. Thus, we analyzed the temporal variation in species richness and abundance at the Mejillones Peninsula (ca. 23°S), Antofagasta, located within an upwelling area, comparing it with that observed at Carrizal Bajo (ca. 28°S), a non upwelled area, and with a third community, San Lorenzo (ca. 30°S), also within an upwelling area. In Mejillones and Carrizal we carried out five samplings from 1996 to 1997, and one spring sampling in San Lorenzo during each year. Our results showed that, at the community level and for the three main trophic

groups (algae, herbivores and filter feeders), abundance and diversity were in general higher in Carrizal than in Mejillones. Such difference was consistent throughout the study period, despite that different variables exhibited a sustained decline in time, which could be related to the occurrence of the 1997/98 El Niño in 1997. The above reveals that it is wrong to assume that the sole occurrence of upwelling promotes an enrichment effect in the community, due to the importance of site-dependent factors generating patterns different or even opposed to those expected. However, our data also suggest that some of the most important algal species in these communities might experience a higher growth in Mejillones (upwelled area), where they exhibit an increased standing crop. Finally, we discuss the most appropriate ways for evaluating upwelling effects in these systems, as the sole knowledge of diversity patterns or nutrient levels is insufficient for assessing the real impact of this process.

**Key words:** rocky intertidal, diversity, abundance, upwelling, northern Chile.

#### INTRODUCCION

A pesar del gran desarrollo de la ecología marina litoral en Chile, aún existen grandes áreas como la zona norte comprendida entre los 18° y los 30°S, o la zona austral al sur de los 55°S, que carecen de una historia de investigación, a diferencia de la región de Chile centro-sur donde se ha concentrado la mayoría de los estudios (e.g., véase Santelices 1989, Jaksic 1997, Moreno et al. 1998). Por ello, la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica patrocinó en 1995 un programa sectorial de investigación para evaluar la diversidad de comunidades marinas y terrestres en el norte de Chile, definiendo como área objetivo la zona de Antofagasta (entre los 23-24°S).

Dentro de este marco, el presente trabajo evalúa la diversidad y estructura de comunidades intermareales rocosas del norte chileno, enfatizando un aspecto relevante y poco explorado como la surgencia costera. Como área objetivo, Antofagasta es importante además por ser parte de una gran región costera de Chile y Perú, reconocida como uno de los sistemas de surgencia más importantes y productivos del mundo (e.g., Guiler 1959, Jones 1980, Santelices 1989, Castilla 1996), y en donde se han desarrollado algunas de las pesquerías más grandes de la historia (e.g., Odum 1980, Bernal et al. 1982). El enriquecimiento de las aguas superficiales debido al aporte de nutrientes inorgánicos por efecto de la surgencia costera es un efecto bien conocido, por lo que se ha considerado una determinante principal de la estructura y diversidad de comunidades litorales chilenas (Ahumada et al. 1999). De hecho, en un estudio pionero sobre el intermareal rocoso del norte de Chile, Guiler (1959) concluyó que, en el

sistema de corrientes de Humboldt, la surgencia afectaba profundamente la vida intermareal de Chile y Perú, tanto a nivel comunitario como biogeográfico. No obstante, Viviani (1979) cuestionó este tipo de argumentos señalando que se basaban en datos o procesos oceanográficos que no reflejan realmente las condiciones físicas imperantes en las orillas oceánicas. Más tarde, Brattström & Johanssen (1983) indicaron además que lo importante es conocer la hidrografía de la costa en su acepción propiamente litoral, y no en la oceanográfica que más bien refiere a situaciones que ocurren a muchos kilómetros del litoral.

El análisis de una variedad de comunidades marinas y terrestres permite actualmente concluir que ningún factor aislado puede explicar por sí solo la variación observable en diversidad (e.g., ver compilaciones y revisiones en Ricklefs & Schluter 1993, Raffaelli & Hawkins 1996, Jaksic 1997). No obstante, el efecto enriquecedor y determinante de la surgencia sigue siendo una creencia popular en la literatura marina, aunque su impacto sobre la diversidad no es evidente y no se ha establecido en forma clara. Bosman & Hockey (1986) y Bosman et al. (1986), por ejemplo, observaron un aumento en la cantidad y velocidad de la producción algal intermareal por el aporte de nutrientes desde el guano de aves. Esto llevó a Bosman et al. (1987) a comparar sitios con y sin surgencia en distintas áreas del mundo (incluyendo Chile centro-sur) para mostrar que la surgencia modificaría de forma predecible la estructura funcional de la comunidad intermareal, efecto que sin embargo no fue encontrado, y sus resultados sobre una mayor cobertura algal y biomasa de herbívoros en áreas con

surgencia no fueron muy claros. Por otra parte, el argumento de Bosman et al. (1987) ejemplifica bien la idea general del efecto de la surgencia: en costas enriquecidas habría una mayor productividad primaria y biomasa de algas, lo que podría aumentar la biomasa de herbívoros, y desbalancear la representación de organismos que ocupan o generan espacio. El supuesto de enriquecimiento es que en las comunidades situadas en áreas con surgencia es probable encontrar efectos como los descritos, que en general representan cambios en diversidad. No obstante, el concepto de diversidad específica es complejo y compromete a distintas variables comunitarias, como el número (riqueza), abundancia y composición de especies, que podrían responder diferencialmente al enriquecimiento.

La teoría ecológica general predice que si las poblaciones no están limitadas por sus recursos, es factible esperar un aumento en su abundancia, y eventualmente su riqueza ya que la comunidad puede ser invadida por especies que normalmente no sobrevivirían por falta de recursos o efectos densidad-dependientes. Por ello es natural que el efecto de la surgencia esté usualmente destacado y casi tipificado en muchos libros de texto, o considerado un factor determinante en las comunidades litorales (Raffaelli & Hawkins 1996). Raffaelli & Hawkins (1996), al analizar las costas de Sudáfrica, notan que las comunidades en áreas sin surgencia tienen una menor producción, pero mientras las comunidades de algas están empobrecidas, las de animales tienen mayor diversidad. Esto evidencia que la comunidad no necesariamente responde como un todo al enriquecimiento, y es importante considerar por separado a los productores y consumidores. En un estudio de varias comunidades de algas en la costa de Yemen, Ormond & Banaimoon (1994) mostraron que la mayor producción, biomasa y riqueza específica en el año se asocia a la ocurrencia estacional de surgencia, y las diferencias en riqueza entre comunidades se deberían a variaciones en intensidad de la surgencia, aunque en ese caso la topografía costera podría ser tanto o más importante. Por otro lado, Raffaelli & Hawkins (1996) también argu-

mentan respecto a la estructura funcional de la comunidad, señalando que en sistemas enriquecidos por surgencia las algas no serían controladas por los herbívoros, mientras que en sistemas no enriquecidos primaría el control biológico sobre la producción primaria. En general, el efecto supuesto de la surgencia en el intermareal rocoso es una alteración de los flujos de materia y energía de la comunidad, a través de un impacto positivo sobre sus componentes tróficos basales (productores y eventualmente también filtradores), que indirectamente beneficiaría a los distintos tipos de consumidores en un efecto "ascendente" de cascada invertida.

Sin embargo, la ocurrencia de surgencia en algún área es una condición necesaria pero no suficiente para que se produzca un efecto de enriquecimiento, ya que la surgencia debe alcanzar efectivamente el litoral para causar algún efecto real, y el eventual aporte de nutrientes sobre la productividad dependería además de su relación con la producción de nutrientes in situ. Distinta información teórica y empírica (ver revisión en Rosenzweig & Abramsky 1993) sugiere que la diversidad será máxima a niveles intermedios de productividad o aporte de nutrientes, por lo que si éstos no son limitantes y/o la productividad in situ es alta, un aporte externo podría no tener efecto, y teóricamente un exceso podría incluso disminuir la diversidad. Por otra parte, otros modelos predicen un aumento sostenido de la diversidad con la productividad (e.g., Wright et al. 1993), y en este contexto un efecto de enriquecimiento siempre podría ser detectado.

El enriquecimiento por surgencia en el intermareal rocoso es más notorio en lugares donde las algas están limitadas por nutrientes y la ocurrencia estacional de surgencia aumenta el crecimiento de algunas (e.g., Lobban et al. 1985, Fujita et al. 1989) o de la mayoría (e.g., Ormond & Banaimoon 1994) de las especies. Aparentemente, en el Pacífico Sudeste meridional la surgencia sería más estable, especialmente en algunas áreas, y su estacionalidad se traduce más bien en una intensificación del proceso durante primavera y verano (Bernal et al. 1982). Por ello, es probable que en

sitios intermareales situados ante focos relativamente estables de surgencia, y donde ésta alcance efectivamente el litoral, pueda producirse un enriquecimiento que afecte a la comunidad en forma global, o al menos en forma significativa al ensamble algal. Los estudios oceanográficos (e.g., Fonseca & Farías 1987, Strub et al. 1998), han identificado en Chile numerosas áreas de surgencia, donde ésta es ya sea estable y localizada influyendo puntos específicos del litoral todo el año, mostrando variación espacio-temporal sin un patrón único, o fluctuando con algún patrón estacional.

La zona de Antofagasta correspondería precisamente a un área con surgencia relativamente estable, lo cual convierte a este proceso en un factor potencialmente relevante en cualquier estudio de diversidad comunitaria. Sin embargo, un análisis reciente de la estructura espacial de comunidades intermareales de Chile central y norte (Camus 1998), sugiere que la variación en diversidad entre comunidades puede alcanzar niveles tan altos que el efecto local de algunos factores, incluso tan importantes como el impacto humano, puede representar sólo una fracción pequeña de la variabilidad total. Por ello, consideramos que en lugar de evaluar la importancia de la surgencia para una comunidad litoral, primero es necesario conocer si existen condiciones para suponer que puede tener un efecto real. La predicción básica es que en sitios donde hay surgencia, la comunidad local podría mostrar patrones contrastantes con aquellas situadas en áreas sin surgencia. Si los resultados apuntaran en tal dirección, entonces es posible diseñar estudios futuros para establecer el grado de penetración de la surgencia hacia el litoral y las vías más probables de impacto sobre la comunidad o algunos de sus componentes. De este modo, en el presente trabajo efectuamos un estudio de diversidad con un doble objetivo: (a) evaluar los patrones estacionales de abundancia y riqueza de especies en el intermareal rocoso de Antofagasta, y (b) compararlos con los de otros lugares con y sin surgencia para intentar establecer si existen condiciones como para postular un efecto de enriquecimiento.

## MÉTODOS

### *Sitios de estudio*

El estudio se llevó a cabo en tres áreas costeras del norte de Chile, elegidas por ser representativas de la variación natural en la ocurrencia de surgencia (Fonseca & Farías 1987, Strub et al. 1998) y corresponder a zonas de bajo impacto humano. Estas son: (a) costa oeste expuesta al Pacífico de la península de Mejillones (ca. 23 °S; Antofagasta, II Región), situada en un foco estable de surgencia costera (denominada Mejillones en adelante); (b) Carrizal Bajo (ca. 28 °S; norte de Huasco, III Región), zona de referencia sin surgencia costera (Carrizal en adelante); y (c) Caleta San Lorenzo (ca. 30 °S; Punta Lengua de Vaca, IV Región) (San Lorenzo en adelante), zona donde también se encuentra un foco de surgencia estable y que fue incluida como contraste adicional. La línea de costa de estos sitios es entera, rocosa, abierta al viento y oleaje, e interrumpida ocasionalmente por franjas de sedimento arenoso. El intermareal está formado por extensas plataformas rocosas, y en el caso de Mejillones además presenta sectores con bolones de gran tamaño.

Una caracterización de la ocurrencia de surgencia en las áreas donde se ubicaron los sitios de estudio es entregada por Vásquez et al. (1998) como parte de este mismo proyecto, y los antecedentes oceanográficos complementarios son descritos por Rutllant et al. (1998) y González et al. (1998).

### *Muestreo*

Durante invierno y primavera de 1996, y verano, invierno y primavera de 1997, en Mejillones y Carrizal muestreamos la diversidad y abundancia de especies en toda la zona intermareal, información complementada con un muestreo de primavera en cada año en San Lorenzo. Los muestreos correspondientes a otoño de 1997 no pudieron efectuarse debido a malas condiciones de tiempo y corte de caminos provocados por el inicio del evento El Niño 1997/

98. Este evento es de particular importancia para los resultados del estudio, ya que entre sus efectos está el debilitamiento o cese de la surgencia costera y la invasión de aguas cálidas de baja salinidad y contenido de oxígeno (Bernal et al. 1982), lo que potencialmente puede llevar a cambios en distribución y/o abundancia de algunas especies (Camus et al. 1994). La posible influencia del evento en los resultados obtenidos durante 1997 se trata en la sección Discusión.

El diseño muestral usado consistió en cuadrantes al azar de 50x50 cm, cubriendo una distancia horizontal efectiva de costa de aproximadamente 250-300 m, y abarcando todo el gradiente intermareal desde la zona inferior, caracterizada por la franja del alga parda *Lessonia nigrescens* Bory, a la zona superior, caracterizada por el límite vertical superior del gastrópodo pulmonado *Littorina peruviana* (Lamarck). Para cada cuadrante se registró su altura sobre el nivel cero de marea y la identidad y abundancia de las especies presentes. Los tamaños de muestra para cada sitio en el período de estudio fueron: (a) Mejillones: 86 en Jul. 96, 50 en Oct./Nov. 96, 58 en Ene. 97, 45 en Jun. 97, y 60 en Nov. 97; total acumulado: n=299; (b) Carrizal: 65 en Jul. 96, 55 en Nov. 96, 60 en Ene. 97, 61 en Jul./Ago. 97, y 60 en Dic. 97; total acumulado: n=301; y (c) San Lorenzo: 65 en Dic. 96, y 40 en Oct. 97; total acumulado: n=105. No todos los cuadrantes muestreados fueron usados en los análisis estadísticos, ya que Antofagasta, por ser el sitio objetivo del proyecto, fue muestreado más intensamente al inicio para lograr una mejor caracterización.

En los cuadrantes se tomaron además muestras, fijadas en solución de formalina, para realizar en laboratorio su determinación taxonómica hasta el más bajo nivel posible. Por otra parte, y especialmente en Mejillones, se efectuaron colectas de los taxa menos frecuentes, y de aquellos que no fueron registrados en los cuadrantes de muestreo. En particular un conjunto de ítems algales seleccionados fue depositado en la Colección de Algas del Herbario Nacional, en el Museo Nacional de Historia Natural, para establecer un material de referencia.

### *Estructura trófica y biomasa de productores primarios*

Con objeto de obtener una caracterización primaria de la estructura trófica en las comunidades en Mejillones y Carrizal, se realizó un análisis del contenido intestinal de las principales especies de herbívoros muestreados, incluyendo además algunos carnívoros. Para ello recolectamos individuos de cada especie en distintas fechas, efectuando en laboratorio la determinación taxonómica de sus contenidos. Una parte importante de los contenidos registrados correspondió a ítems aparentemente incidentales y a materia orgánica que no pudo identificarse, por lo cual fueron excluidos del análisis pero son indicados en la sección Resultados. El resto fue clasificado en distintos ítems, mayoritariamente a nivel genérico. Los resultados corresponden a ítems consumidos por el conjunto de especies, expresados como frecuencia relativa de ocurrencia, en los cuales se basó la confección de una trama simple de consumo como una aproximación a la estructura trófica de cada comunidad. Con respecto a consumo de herbívoros, en Mejillones se determinaron 20 ítems algales, con un total de 113 registros efectuados en 117 individuos pertenecientes a 14 especies, y en Carrizal se determinaron 18 ítems, con un total de 122 registros efectuados en 118 individuos pertenecientes a 16 especies. Los herbívoros analizados fueron moluscos gastrópodos (*Littorina peruviana*, *Siphonaria lessoni*, *Collisella araucana*, *C. zebrina*, *C. ceciliana*, *C. orbigny*, *Fissurella crassa*, *F. limbata*, *F. maxima*, *F. picta*, *Scurria viridula*, *S. variabilis*, *S. parasitica*, *S. bohemita*, *S. plana*, *Tegula atra*) y poliplacóforos (*Enoplochiton niger*, *Chiton granosus*, *Acanthopleura echinata*). Los únicos carnívoros detectados en abundancia suficiente para ser muestreados fueron los asteroideos *Heliaster helianthus* y *Stichaster striatus*, aunque en un caso otra especie (*Nucella* sp.) fue registrada como ítem consumido por *H. helianthus* en Carrizal.

Para algunas algas se estimó su biomasa separadamente en Mejillones y Carrizal, tomando muestras de 10% de cobertura

para cada especie que fueron secadas en estufa a 60°C por 48 horas, estandarizando y promediando sus pesos para obtener un factor de conversión que se aplicó a la cobertura medida en cada sitio, a fin de disponer de una estimación gruesa.

Debido al alto número de cuadrantes evaluado en cada tiempo y localidad, decidimos privilegiar el muestreo no destructivo para minimizar los impactos debidos a la manipulación en terreno. Por tanto, las estimaciones de estructura trófica y biomasa son necesariamente limitadas ya que no contemplaron la remoción sistemática de gran cantidad de muestras o individuos, sino más bien sólo las cantidades mínimas para lograr una descripción apropiada.

#### Análisis de datos

Los resultados fueron expresados en función de la riqueza de especies por unidad

muestral a nivel de la comunidad completa, y de la riqueza y abundancia para distintos subconjuntos de especies. Teóricamente, los grupos que serían más influidos por la surgencia, y que analizamos separadamente, son: (a) productores, (algas); (b) consumidores primarios, básicamente moluscos herbívoros; y (c) consumidores de partículas, principalmente mitílidos, cirripedios, celenterados y poríferos, que referimos como filtradores siguiendo la clasificación de Barnes & Hughes (1988). Adicionalmente, analizamos en forma aislada la abundancia de las tres especies más representativas de estos sistemas, que muestran las tasas más altas de reclutamiento y renovación poblacional (Camus & Lagos 1996), y que dominan el substrato primario alcanzando las mayores abundancias en prácticamente todo Chile centro-norte (Camus 1998). Estas son la clorófita *Ulva rigida* (C. Agardh) J. Agardh, y los cirripedios *Jhelius cirratus* Darwin y *Notochthamalus*

TABLA I

Taxa algales consumidos por las especies herbívoras más frecuentes registradas en Mejillones y Carrizal a través del período de estudio, determinandos principalmente a nivel de género y obtenidos de un análisis de contenidos intestinales. El valor entre paréntesis es la frecuencia relativa de ocurrencia de cada ítem respecto al total de individuos analizados, expresada en porcentaje (ver Métodos). n.i.: no identificado

Algal taxa consumed by the most frequent herbivorous species recorded in Mejillones and Carrizal throughout the study period, identified mainly at the genus level and obtained from an analysis of intestinal contents. The value between brackets is the relative occurrence frequency of each item in relation to the total number of individuals analyzed, expressed in percentage (see Methods). n.i.: not identified

MEJILLONES	CARRIZAL BAJO
<b>CHLOROPHYTA:</b> <i>Ulva</i> (18,58), <i>Enteromorpha</i> (17,70) <i>Chaetomorpha</i> (2,65), <i>Cladophora</i> (0,89) <i>Rhizoclonium</i> (0,89) clorófita incrustante n.i. (3,54)	<b>CHLOROPHYTA:</b> <i>Ulva</i> (13,12), <i>Enteromorpha</i> (5,74) Plántulas de <i>Ulva</i> o <i>Enteromorpha</i> (16,39) <i>Chaetomorpha</i> (4,10) <i>Rhizoclonium</i> y clorófitas filamentosas n.i. (2,46)
<b>RHODOPHYTA:</b> <i>Polysiphonia</i> , <i>Centroceras</i> y Ceramiales n.i. (11,50) <i>Gelidium</i> (9,73), <i>Hypnea</i> (0,89), <i>Porphyra</i> (3,54) rodófitas incrustantes no calcificadas n.i. (1,77) Coralina incrustante (4,42) <i>Corallina officinalis</i> (10,62) <i>Gastroclonium</i> (2,66)	<b>RHODOPHYTA:</b> <i>Polysiphonia</i> y Ceramiales n.i. (9,84) <i>Gelidium</i> (13,12), <i>Porphyra</i> (2,46) rodófitas incrustantes no calcificadas n.i. (15,57) <i>Corallina officinalis</i> (5,74) rodófitas filamentosas n.i. (0,82)
<b>PHAEOPHYTA:</b> <i>Ectocarpus</i> (5,31), <i>Pilayella</i> (0,89), <i>Giffordia</i> (1,77), <i>Ralfsia</i> (1,77) <i>Colpomenia</i> (0,89)	<b>PHAEOPHYTA:</b> <i>Pilayella</i> (1,64), <i>Ectocarpus</i> (6,56) feófitas incrustantes n.i. ( <i>Ralfsia</i> ?) (1,64) <i>Spacellaria</i> (1,64)

*scabrosus* Darwin, estos últimos considerados en conjunto. Consideramos que en algún sentido estas especies podrían constituir buenos indicadores del estado de la comunidad, ya que a través de ellas podría canalizarse parte importante de la energía del sistema.

En cada caso, para cada una de las variables analizamos su variabilidad dentro y entre sitios mediante diseños de análisis de varianza con medidas repetidas, usando sitios como factor clasificatorio. No obstante, el diseño usado debe entenderse sólo como una comparación entre dos sitios, Mejillones y Carrizal, ya que San Lorenzo fue muestreado de forma discontinua, y no como un “experimento” para evaluar efectos de surgencia, ya que por el objetivo del proyecto y por restricciones logísticas el análisis no incluye replicación de sitios con y sin “tratamiento”. Por otra parte, los análisis estadísticos no se han estratificado por nivel mareal, ya que el estudio se dirige a una evaluación comunitaria global, y el número de datos analizado para cada sitio se ajustó al mínimo registrado en cada caso, seleccionando al azar las unidades muestrales dentro de cada tiempo e incorporando en el análisis una corrección por desbalance entre celdas. En los análisis se revisaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad por medio de distintas pruebas.

RESULTADOS

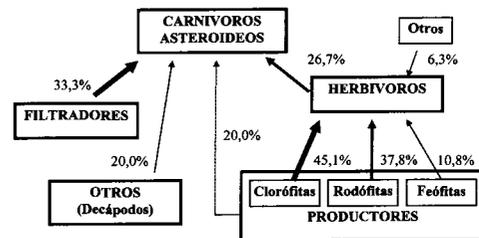
Estructura trófica

La Fig. 1 esquematiza las principales vías de consumo detectadas en las comunidades de Mejillones (A) y Carrizal (B), indicando los porcentajes de ocurrencia relativa de distintos ítemes tróficos estimados separadamente para herbívoros y carnívoros. El grosor de las flechas intenta reflejar la importancia relativa porcentual de cada ítem para el grupo particular que lo consume, y en la interpretación que sigue hemos supuesto que, en términos generales, la ocurrencia de los ítemes encontrados reflejaría aproximadamente su consumo real. Por ello usamos el término consumo en

lugar de ocurrencia intestinal, aunque en la práctica pueden implicar situaciones muy diferentes.

El carnívoro más conspicuo, el asteroídeo *Heliaster helianthus*, consume un espectro relativamente amplio de presas en ambos lugares, entre los que se encuentran principalmente moluscos herbívoros (e.g., *Chiton granosus*, *Littorina peruviana*, *Siphonaria lessoni*, y lapas juveniles), cirripedios (*Jhelius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus*), bivalvos (*Perumytilus purpuratus* y almejas juveniles), además de un grupo de ítemes minoritarios indicado como Otros en la Fig. 1. En el grupo Otros se encuen-

A) MEJILLONES



B) CARRIZAL BAJO

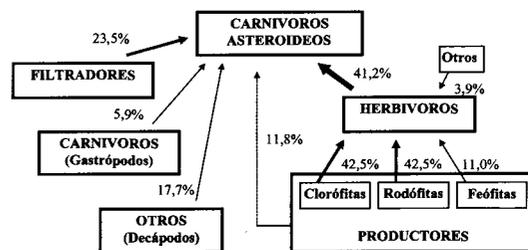


Fig. 1: Caracterización trófica preliminar de las comunidades intermareales rocosas en la Península de Mejillones y Carrizal Bajo en el norte de Chile, basada en un análisis de la frecuencia relativa (%) de ocurrencia de ítemes en contenidos intestinales de especies numéricamente importantes de herbívoros y carnívoros (ver Métodos). Los números fueron calculados separadamente para herbívoros y carnívoros.

Preliminary trophic characterization of the rocky intertidal communities at the Mejillones Peninsula and Carrizal Bajo in northern Chile, based on an analysis of the relative occurrence frequency (%) of items in the intestinal contents of numerically important species of herbivores and carnivores (see Methods). Numbers were calculated separately for herbivores and carnivores.

TABLA 2

Ítemes algales (en porcentaje) encontrados en el intestino de herbívoros en Mejillones y Carrizal, de acuerdo su morfología y calcificación

Algal items (in percentage) found within the intestine of herbivores in Mejillones and Carrizal, according to their morphology and calcification

MEJILLONES	CARRIZAL BAJO
Filamentosas: 23,89	Filamentosas: 26,23
Fronosas no calcificadas: 53,98	Fronosas no calcificadas: 50,82
Incrustantes no calcificadas: 7,08	Incrustantes no calcificadas: 17,21
Incrustantes y frondosas calcificadas: 15,04	Incrustantes y frondosas calcificadas: 5,74

tran básicamente poliquetos, anfípodos, y crustáceos decápodos no identificados que fueron incluidos en él por no conocerse sus hábitos alimenticios. Una parte no despreciable de los ítemes correspondió a especies de algas, principalmente de los géneros *Ulva*, *Ectocarpus*, *Gelidium* e *Hypnea*, las que probablemente son ingeridas en forma incidental por lo que se han señalado aparte con flechas discontinuas. Pese a las diferencias porcentuales entre comunidades en el consumo de herbívoros y filtradores, ninguno de los ítemes individuales tuvo una representación importante (mayor a 11%).

Con respecto al consumo de algas por herbívoros, la Tabla 1 indica la frecuencia de ocurrencia de ítemes en Mejillones y Carrizal, clasificados según su morfología

u otras características del talo. Independiente del tamaño, en ambas comunidades las algas con talos frondosos no calcificadas son las consumidas mayoritariamente, seguidas de las algas filamentosas, mientras las algas calcificadas y las incrustantes no calcificadas muestran un orden inverso. No obstante, la importancia de las algas calcificadas en el conjunto, básicamente la coralina articulada *Corallina officinalis* var. *chilensis* y coralinas incrustantes, aparece más bien sobredimensionada. Esto se debe a que muestran una incidencia particularmente alta en el consumo por moluscos polioplacóforos de los géneros *Chiton*, *Enoplochiton* y *Acanthopleura*, los cuales son poco abundantes a nivel de la comunidad completa en relación a los gastrópodos.

TABLA 3

Análisis de varianza con medidas repetidas (Tiempo) para la fluctuación estacional en la riqueza total de especies por unidad muestral, comparando los sitios de Mejillones y Carrizal. Las estaciones muestradas, desde Julio 1996 hasta Octubre 1997, fueron invierno y primavera en 1996, y verano, invierno y primavera en 1997. g.l.: grados de libertad; C.M.: cuadrado medio; F: razón de F; P: valor de probabilidad. En la Tabla, bajo las columnas de grados de libertad y de cuadrados medios entregamos los valores correspondientes a cada efecto seguidos (separados por /) por aquellos de sus errores respectivos

Repeated measures analysis of variance for the seasonal fluctuation of total species richness per sampling unit, comparing the sites of Mejillones and Carrizal. Sampled seasons, from July 1996 to October 1997, were winter and spring in 1996, and summer, winter and spring in 1997. EFECTO: Effect (Tiempo: time; Sitio: site); g.l.: degrees of freedom; C.M.: mean squares; F: F-ratio; P: probability value. In the Table, below the columns of degrees of freedom and mean squares we provide the corresponding values for each effect followed (separated by slash) by those of their respective errors

EFECTO	g.l.	C.M.	F	P
Sitio	1 / 98	564,69 / 8,21	68,81	<0,00001
Tiempo	4 / 4	38,51 / 25,58	1,51	0,35073
Sitio*Tiempo	4 / 392	25,58 / 8,73	2,93	0,02080

Por otra parte, en términos taxonómicos el consumo de herbívoros mostró diferencias a nivel de divisiones algales (Fig. 1): las Feófitas son menos consumidas en comparación a las Clorófitas y Rodófitas, las cuales tienen una representación relativamente similar sin diferencias drásticas entre sitios. La situación es distinta a nivel de ítems individuales. La Tabla 2 muestra los ítems encontrados y su frecuencia relativa de ocurrencia, destacando la gran proporción de dos géneros de Clorófitas de la Familia Ulvaceae, *Ulva rigida* y *Enteromorpha* sp. (y sus estados tempranos), que además muestran en conjunto una intensidad de consumo similar en ambos sitios, 36,28% en Mejillones y 35,25% en Carrizal. Al interior de las comunidades estudiadas, *Ulva rigida* es efectivamente el alga más ampliamente distribuida y de mayor abundancia, con una alta renovación poblacional, y su alto consumo no resulta extraño. En contraste, sin embargo, *Enteromorpha* es un componente minoritario de baja frecuencia y abundancia en el ensamble macroscópico. Aparte de *Ulva*, en general el consumo de los herbívoros parece concentrarse en especies de peque-

ño tamaño, estados juveniles, o con formas de crecimiento más accesibles al pastoreo, las que característicamente no alcanzan una alta cobertura en el ensamble macroscópico o adulto, tales como *Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Ectocarpus*, o algas incrustantes no calcificadas. La incidencia de esta representación diferencial entre el consumo por herbívoros y el ensamble macroscópico respecto al posible enriquecimiento por la surgencia se discute más adelante.

*Riqueza específica*

El total aproximado de especies intermareales sésiles y móviles registrado a través del estudio en las comunidades muestradas, fue de 86 en Mejillones, 88 en Carrizal, y 73 en San Lorenzo. Las determinaciones posteriores de muestras inicialmente no identificadas finalmente no modificaron estos valores.

A nivel de riqueza específica intra-comunitaria, considerando todos los taxa registrados en cada unidad muestral, el análisis de varianza mostró una clara diferencia

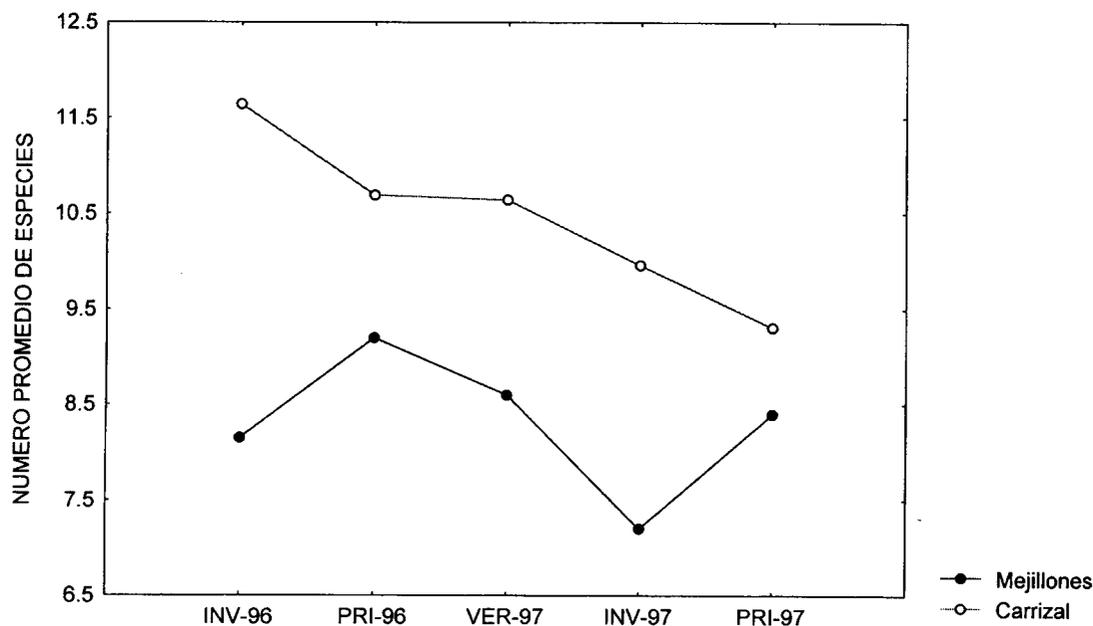


Fig. 2: Variación estacional de la riqueza total de especies en las comunidades estudiadas durante 1996 y 1997.

Seasonal variation of the total species richness in the study communities during 1996 and 1997. INV: winter; PRI: spring; VER: summer.

entre los sitios (Tabla 3), indicando una riqueza promedio significativamente más alta en Carrizal que en Mejillones. Este patrón se mantuvo a través de todo el período de estudio, sin gran cambio en los respectivos valores de riqueza (Fig. 2). La interacción entre riqueza y tiempo resultó significativa debido a que al comienzo y al final del período ambos sitios tendieron a cambiar en direcciones opuestas. Sin embargo, Mejillones en ningún momento llegó a alcanzar los niveles de riqueza de Carrizal. Por otra parte, en el sitio de San Lorenzo registramos una riqueza promedio de  $10,23 \pm 0,31$  (EE) especies en la primavera de 1996, un valor muy similar al mantenido en Carrizal. Sin embargo, en 1997 este valor decreció fuertemente hasta  $6,90 \pm 0,30$  especies, un 20-25% menor al resto de los sitios, aunque no es posible discriminar si este cambio es parte de la variación natural de esta comunidad entre años o si se relaciona con el impacto de El Niño 1997/98.

Al analizar la riqueza específica a nivel de los tres principales grupos tróficos, los resultados fueron contrastantes, sin relación clara con las predicciones sobre efecto de surgencia. En todo el tiempo de

muestreo, la riqueza de algas y de herbívoros fue más alta en Carrizal que en Mejillones (Tabla 4), pero mostrando tendencias diferentes en el tiempo (Fig. 3). Tanto los valores como las diferencias en riqueza algal entre sitios mostraron una relativa constancia temporal, mientras que la riqueza de herbívoros fluctuó levemente en Mejillones pero en Carrizal decreció progresivamente hasta alrededor del 50 % del valor inicial. En San Lorenzo, la riqueza algal disminuyó desde  $6,46 \pm 0,27$  (EE) especies en la primavera de 1996 a  $5,00 \pm 0,33$  en la primavera de 1997, y también la riqueza de herbívoros desde  $3,05 \pm 0,19$  especies a  $1,23 \pm 0,16$  en las mismas épocas, incidiendo fuertemente en la disminución total del ensamble señalada en la sección anterior. Estos valores, sin embargo, están dentro del mismo rango de los encontrados en Mejillones y Carrizal.

Por otra parte, la riqueza de filtradores (Tabla 4) en el tiempo fue mayor en promedio en Mejillones que en Carrizal, pero sin embargo esta diferencia no refleja adecuadamente los cambios subyacentes más complejos. Durante 1996 la riqueza de filtradores fue más alta en Carrizal, pero posteriormente fue disminuyendo en forma pro-

TABLA 4

Análisis de varianza con medidas repetidas (Tiempo) de la fluctuación estacional en la riqueza de especies en Mejillones y Carrizal (Sitio) para tres grupos tróficos individuales: productores primarios (algas), herbívoros y filtradores. Notación según Tabla 1

Repeated measures analyses of variance for the seasonal fluctuation of species richness in Mejillones and Carrizal (Sitio), for each of three trophic groups: primary producers (algae), herbivores (mostly limpets, key-hole limpets, periwinkles and chitons), and filter feeders (mostly small-sized barnacles and mussels). Notation as in Table 1

EFEECTO	g.l.	C.M.	F	P
<b>ALGAS</b>				
Sitio	1 / 98	290,80 / 6,36	45,70	<0,00001
Tiempo	4 / 4	10,30 / 17,32	0,59	0,69667
Sitio*Tiempo	4 / 392	17,32 / 5,56	3,11	0,01532
<b>HERBIVOROS</b>				
Sitio	1 / 98	100,55 / 1,75	57,54	<0,00001
Tiempo	4 / 4	34,16 / 14,14	2,42	0,20702
Sitio*Tiempo	4 / 392	14,14 / 2,26	6,25	0,00007
<b>FILTRADORES</b>				
Sitio	1 / 98	11,27 / 0,97	11,62	0,00095
Tiempo	4 / 4	11,59 / 3,35	3,46	0,12843
Sitio*Tiempo	4 / 392	3,35 / 1,04	3,23	0,01256

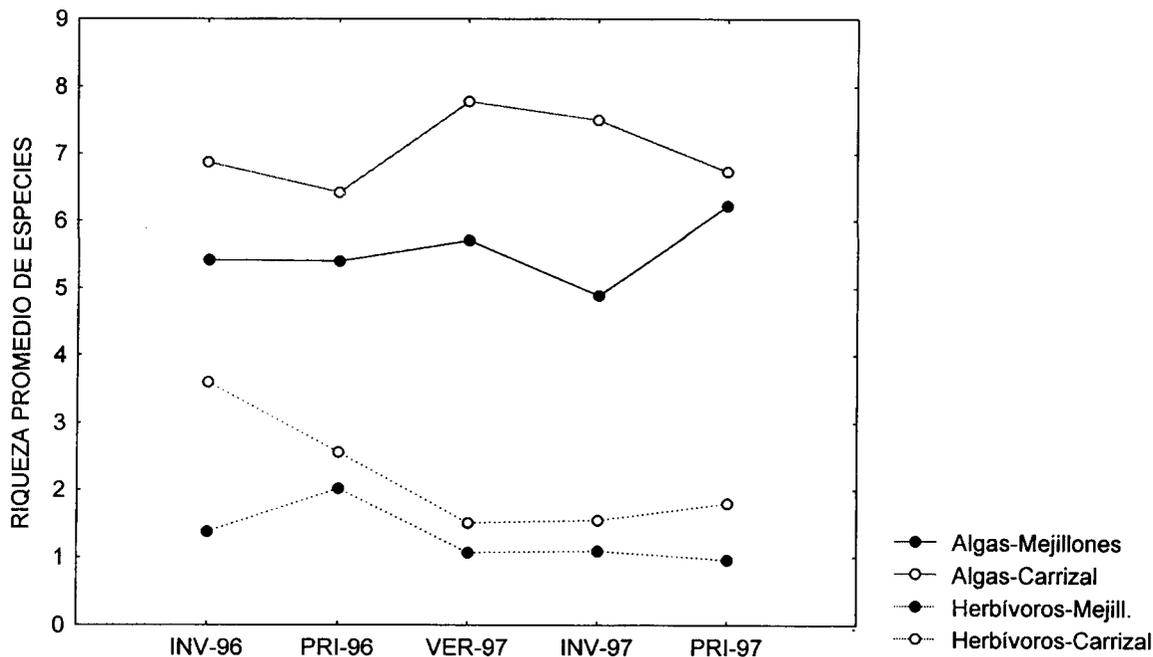


Fig. 3: Variación estacional de la riqueza de especies de algas (líneas continuas) y herbívoros (líneas punteadas) en las comunidades estudiadas.

Seasonal variation of algal (solid lines) and herbivore (dotted lines) species richness in the study communities.

gresiva hasta alcanzar valores menores que en Mejillones, originando la diferencia final que favoreció a este último sitio. De hecho, durante 1997 se registró una disminución sostenida de la riqueza de filtradores en ambos sitios, coincidente con el incremento progresivo de las condiciones anómalas debidas a El Niño 1997/98. En San Lorenzo, la riqueza promedio de filtradores registrada en épocas de primavera mostró también una leve disminución, desde  $0,75 \pm 0,11$  (EE) especies en 1996 a  $0,68 \pm 0,10$  en 1997, lo que sin embargo no representa una diferencia estadística.

En todos los grupos analizados, los cambios temporales en tendencia de la riqueza específica en Mejillones y Carrizal han generado interacciones significativas entre los factores sitio y tiempo en los análisis respectivos. Como se aprecia en las Figuras 2 y 3, las tendencias de cambio parecen estar asociadas a procesos distintos a la estacionalidad, y no es posible descartar que parte de los cambios pudieran reflejar la influencia de El Niño.

#### Abundancia de grupos tróficos

Al igual que para la riqueza de especies, la abundancia (cobertura) total de algas, considerando todas las especies macroscópicas, fue en general mayor en Carrizal que en Mejillones en el período estudiado (Tabla 5). Nuevamente detectamos una interacción estadística entre sitio y tiempo debido a tendencias temporales diferentes entre sitios durante 1997: mientras la abundancia algal mostró un aumento sostenido en Mejillones, en Carrizal disminuyó respecto de 1996 pero tendió a mantenerse relativamente estable en 1997 (Fig. 4). En contraste, en San Lorenzo la abundancia algal medida en primavera fue similar en los dos años,  $79,28 \pm 2,95$  (EE) en 1997 y  $82,6 \pm 4,65$  en 1997, y estuvo dentro de los rangos registrados en Mejillones y Carrizal.

La densidad total de herbívoros no mostró una diferencia significativa entre los sitios en el tiempo (Tabla 5), debido a que inicialmente fue mucho mayor en Mejillones, para luego equipararse a Carrizal y finalmente alcanzar en éste un valor más

alto en el último muestreo. No obstante, independiente de estos valores puntuales la tendencia general en ambos sitios fue una disminución progresiva de la densidad (Fig. 4), la cual en Mejillones decreció drásticamente hasta cerca del 8% del valor inicial. Por su parte, la cobertura total de filtradores a través del tiempo fue mayor en Mejillones que en Carrizal (Tabla 5), aunque al igual que con los herbívoros, en ambos lugares hubo una tendencia a un decrecimiento en cobertura, el cual fue especialmente notorio en Carrizal donde la cobertura en la primavera de 1997 había descendido hasta aproximadamente 13% del valor inicial (Fig. 4). Adicionalmente, en San Lorenzo la abundancia de herbívoros y filtradores no mostró grandes cambios entre años, al igual que en el caso de algas: los herbívoros variaron desde  $18,42 \pm 3,79$  (EE) en 1996 a  $19,95 \pm 9,46$  en 1997 y los filtradores desde  $2,46 \pm 0,89$  a  $3,25 \pm 1,30$  en el mismo período.

Tal como se indicó para la riqueza de especies, en general la abundancia de los grupos tróficos principales no mostró una clara relación con posibles efectos de enri-

quecimiento por surgencia. Sin embargo, tanto en Mejillones como en Carrizal la abundancia de herbívoros y filtradores en particular pareció afectada por procesos no estacionales, destacando las tendencias decrecientes mostradas hacia el final del estudio, que contrastan con los patrones registrados para algas.

#### Abundancia de especies dominantes

El alga más representativa en el substrato rocoso, *Ulva rigida*, mantuvo una cobertura significativamente mayor en Mejillones que en Carrizal (Tabla 6) a través de todo el período estudiado (Fig. 5), incluso a pesar de mostrar una fuerte disminución temporal en Mejillones durante el verano de 1997, y a que en Carrizal aumentara más de seis veces desde el invierno del mismo año, cambios que originaron una interacción significativa entre sitio y tiempo. Adicionalmente, es interesante destacar que en San Lorenzo, aunque no disponemos de datos intermedios, la cobertura de *Ulva* aumentó cerca de tres veces desde la primavera de

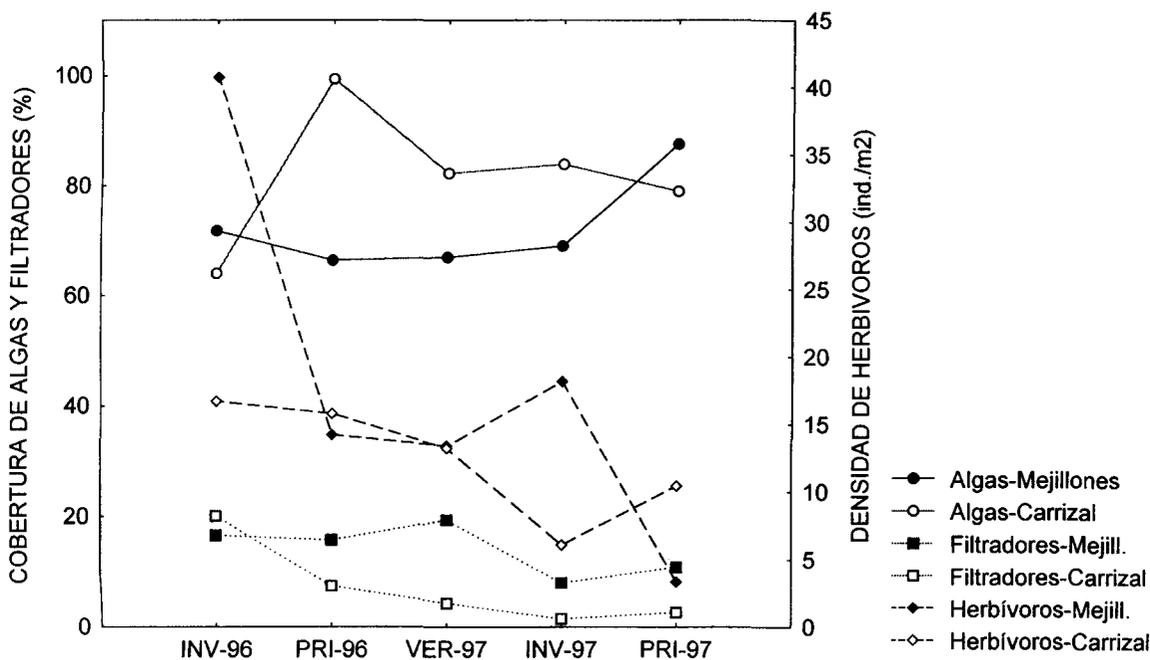


Fig. 4: Variación estacional en la abundancia de los tres grupos tróficos principales en las comunidades estudiadas, considerando todas las especies en cada uno: herbívoros (líneas segmentadas), filtradores (líneas punteadas) y algas (líneas continuas).

Seasonal variation in the abundance of the three main trophic groups in the study communities, considering all species within each group: herbivores (dashed lines), filter feeders (dotted lines) and algae (solid lines).

1996 (ca. 14%) a la de 1997 (ca. 34%), una tendencia similar a la de Carrizal. Por otra parte, los cirripedios *Jhelius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* también fueron en promedio más abundantes en Mejillones que en Carrizal (Tabla 6), aunque inicialmente su abundancia fue mayor en Carrizal, luego de lo cual experimentaron una fuerte disminución en ambos sitios a través del tiempo (Fig. 5), la cual fue mucho más

TABLA 5

Análisis de varianza con medidas repetidas (Tiempo) de la fluctuación estacional en la abundancia de especies en Mejillones y Carrizal (Sitio) para tres grupos tróficos individuales: productores primarios (algas; abundancia expresada como porcentaje de cobertura), herbívoros (expresada como densidad) y filtradores (expresada como cobertura). Notación según Tabla 1

Repeated measures analyses of variance for the seasonal fluctuation of species abundance in Mejillones and Carrizal (Sitio), for each of three trophic groups: primary producers (algae; abundance expressed as percent cover), herbivores (expressed as density), and filter feeders (expressed as percent cover). Notation as in Table 1

EFEECTO	g.l.	C.M.	F	P
<b>ALGAS</b>				
Sitio	1 / 98	10844,5 / 1783,5	6,08	0,01541
Tiempo	4 / 4	4023,7 / 7656,4	0,53	0,72574
Sitio*Tiempo	4 / 392	7656,4 / 2309,8	3,32	0,01092
<b>HERBIVOROS</b>				
Sitio	1 / 98	3787,3 / 1490,9	2,54	0,11420
Tiempo	4 / 4	6555,0 / 3856,1	1,70	0,30993
Sitio*Tiempo	4 / 392	3856,1 / 1729,3	2,23	0,06518
<b>FILTRADORES</b>				
Sitio	1 / 98	5930,1 / 254,9	23,27	< 0,00001
Tiempo	4 / 4	2738,4 / 1090,7	2,51	0,19719
Sitio*Tiempo	4 / 392	1090,7 / 274,7	3,97	0,00359

TABLA 6

Análisis de varianza con medidas repetidas (Tiempo) de la fluctuación estacional en la abundancia (expresada en cobertura) de las especies sésiles dominantes del espacio primario en Mejillones y Carrizal (Sitio): (a) la clorófita *Ulva rigida*; y (b) los cirripedios *Jhelius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* considerados en conjunto. Notación según Tabla 1

Repeated measures analyses of variance for the seasonal fluctuation in abundance (expressed as cover percent) of the sessile species dominating the primary space in Mejillones and Carrizal (Sitio): (a) the Chlorophyta *Ulva rigida*; and (b) the barnacles *Jhelius cirratus* and *Notochthamalus scabrosus* (CIRRIPEDIOS), which were pooled for analysis. Notation as in Table 1

EFEECTO	g.l.	C.M.	F	P
<i>Ulva rigida</i>				
Sitio	1 / 98	29478,1 / 371,55	79,34	<0,00001
Tiempo	4 / 4	2853,7 / 1063,7	2,68	0,18116
Sitio*Tiempo	4 / 392	1063,7 / 325,9	3,26	0,01190
<b>CIRRIPEDIOS</b>				
Sitio	1 / 98	4952,4 / 201,8	24,54	<0,00001
Tiempo	4 / 4	2605,4 / 1034,8	2,52	0,19649
Sitio*Tiempo	4 / 392	1034,8 / 277,2	3,73	0,00538

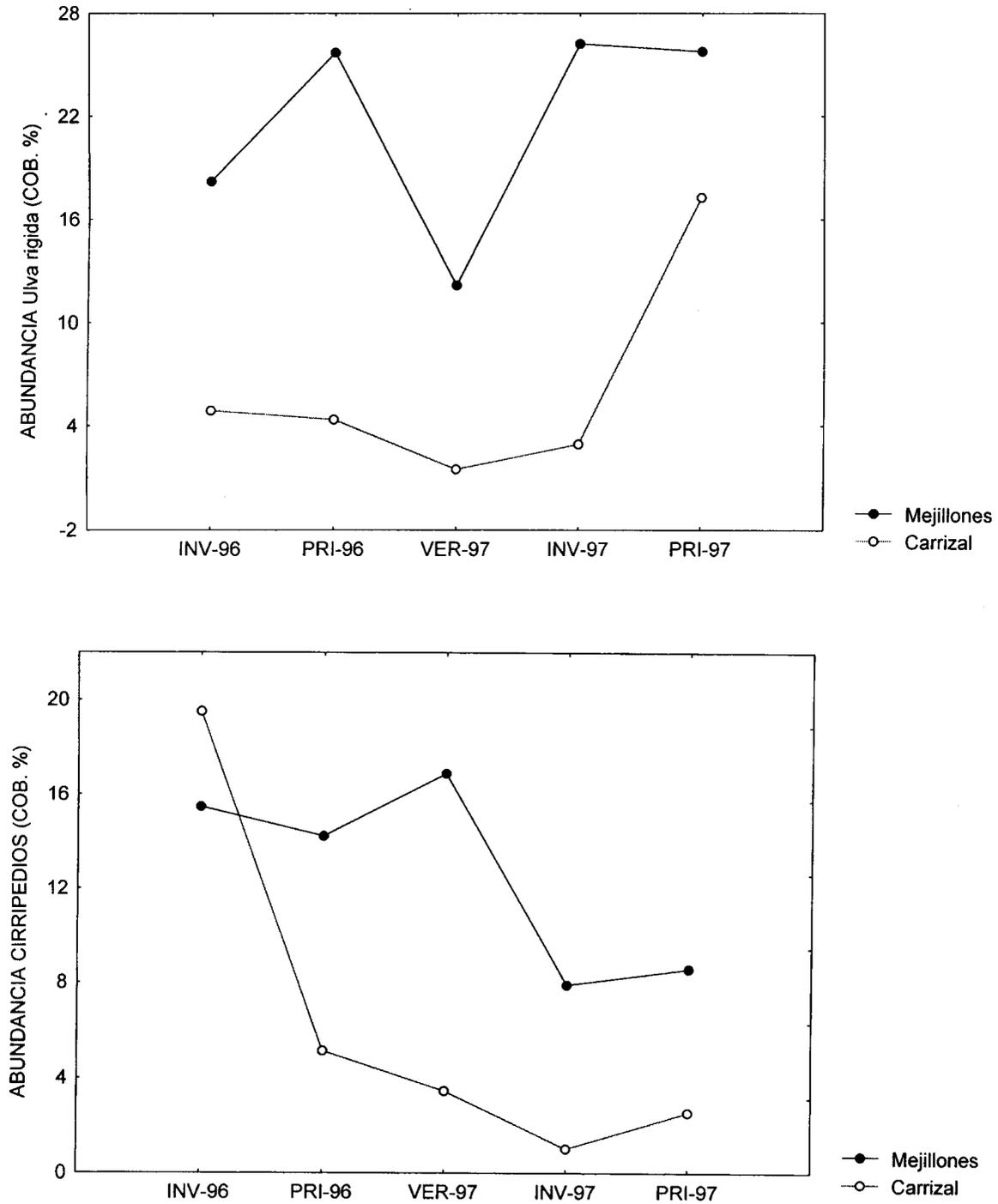


Fig. 5: Variación estacional en la abundancia (cobertura) de la clorófito *Ulva rigida* y de los cirripedios *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* (considerados en conjunto), las especies dominantes del substrato en el intermareal rocoso del norte de Chile (Camus 1998).

Seasonal variation in the abundance (coverage) of the green alga *Ulva rigida* and the small-sized barnacles (Cirripedios) *Jehlius cirratus* and *Notochthamalus scabrosus* (pooled together), the three species dominating substrata in northern Chilean rocky intertidal habitats (Camus 1998).

pronunciada en Carrizal donde su cobertura en la primavera de 1997 llegó al 13% del valor inicial. Estas tendencias señalan al efecto de procesos temporales no estacionales como factores de variación relevantes para la abundancia de cirripedios.

Por otra parte, si bien *Ulva* fue el alga más abundante en Mejillones, con una cobertura media de  $21,63 \pm 2,79\%$  (EE) en el período de estudio, no lo fue en Carrizal, con una media de  $6,19 \pm 2,83\%$ , sitio en el cual otras especies también alcanzaron coberturas altas en distintos momentos del tiempo, particularmente la rodófito *Hypnea cenomyce*. La Fig. 6 muestra la variación en cobertura promedio en Mejillones y Carrizal de *Hypnea* y de las rodófitas *Gelidium chilense* y *Porphyra columbina*, que en conjunto fueron algunas de las especies secundariamente más importantes junto a *Ulva*: las cuatro especies representaron en promedio ca. 32% y 27% de la cobertura algal en Mejillones y Carrizal respectivamente. Un aspecto relevante fue que en general cada especie fue consistentemente más abundante en uno de los dos sitios, lo cual podría reflejar condiciones diferenciales para su crecimiento. Destaca en particular la alta cobertura de *Hypnea* en Carrizal, con una media de  $16,82 \pm 4,52\%$ , comparada con la alcanzada en Mejillones,  $2,65 \pm 0,97\%$ . *Gelidium* mostró una tendencia similar, aunque de menor magnitud, con medias de  $3,50 \pm 0,93\%$  y  $1,92 \pm 0,69\%$

en Carrizal y Mejillones respectivamente. Por su parte, *Porphyra* mostró una tendencia inversa con medias de  $0,38 \pm 0,22\%$  y  $5,86 \pm 1,16\%$  en Carrizal y Mejillones respectivamente. Más importante aún fueron las diferencias estimadas en biomasa seca por unidad de cobertura mostradas por estas especies en ambos sitios, ya que *Ulva*, *Gelidium* y *Porphyra* mostraron valores más altos en Mejillones, mientras lo opuesto ocurrió con *Hypnea* (ver Tabla 7). De este modo, para estas cuatro especies las diferencias en cobertura entre sitios se acentúan aún más al considerar las diferencias en biomasa individual, expresadas como peso seco: mientras la biomasa promedio conjunta de *Ulva*, *Porphyra* y *Gelidium* fue de  $111,76 \text{ g m}^{-2}$  en Mejillones, sólo alcanzó  $14,04 \text{ g m}^{-2}$  en Carrizal. En otros términos, la biomasa de las tres especies fue 7,96 veces más alta en Mejillones, mientras que su cobertura fue sólo 2,92 veces mayor. En contraste, *Hypnea* no mostró tanta discrepancia entre ambas estimaciones de biomasa, y mientras su producción fue 8,71 veces más alta en Carrizal, su cobertura fue sólo 6,35 veces mayor, sugiriendo que aún cuando hubiesen mejores condiciones para su crecimiento en Carrizal éstas no le permitirían alcanzar una biomasa mucho mayor a la usual. Estos datos son particularmente sugerentes sobre la disponibilidad de recursos y la productividad primaria en los sitios de estudio, como se discute más adelante.

TABLA 7

Estimación de la biomasa promedio en el período de estudio para cuatro especies de algas que mostraron las mayores abundancias en cobertura en Mejillones y Carrizal. Los valores (media  $\pm 1$  EE) se expresan en gramos  $\text{m}^{-2}$  (peso seco). Los valores en paréntesis corresponden a la biomasa seca ( $\text{g m}^{-2}$ ) equivalente a 1% de cobertura para cada especie en cada comunidad, mostrando diferentes niveles de producción o reflejando distintas condiciones de crecimiento

Estimation of average biomass throughout the study period for four algal species exhibiting the greater cover percentages in Mejillones and Carrizal. Values (mean  $\pm 1$  SE) are expressed in grams  $\text{m}^{-2}$  (dry weight). Values in parenthesis correspond to the dry biomass ( $\text{g m}^{-2}$ ) equivalent to 1% in cover for each species at each community, showing differential levels of production or reflecting different growth conditions

SITIO	<i>Ulva rigida</i>	<i>Hypnea cenomyce</i>	<i>Porphyra columbina</i>	<i>Gelidium chilense</i>	TOTAL
MEJILLONES	$85,44 \pm 11,04$ (3,950)	$7,40 \pm 2,72$ (2,795)	$21,40 \pm 4,24$ (3,649)	$4,92 \pm 1,76$ (2,552)	119,16
CARRIZAL	$6,80 \pm 3,12$ (1,098)	$64,48 \pm 17,32$ (3,833)	$0,88 \pm 0,48$ (2,270)	$6,36 \pm 1,68$ (1,815)	78,52

DISCUSION

*Limitaciones del estudio*

El presente estudio, como parte de un proyecto mayor con un área objetivo prede-

finida (Antofagasta, ca. 23° S), debió enfrentar compromisos entre aspectos logísticos, de coordinación y financiamiento, lo que limitó el número de sitios y fechas de muestreo, y en parte la elección de sitios ya que la segunda área importante de sur-

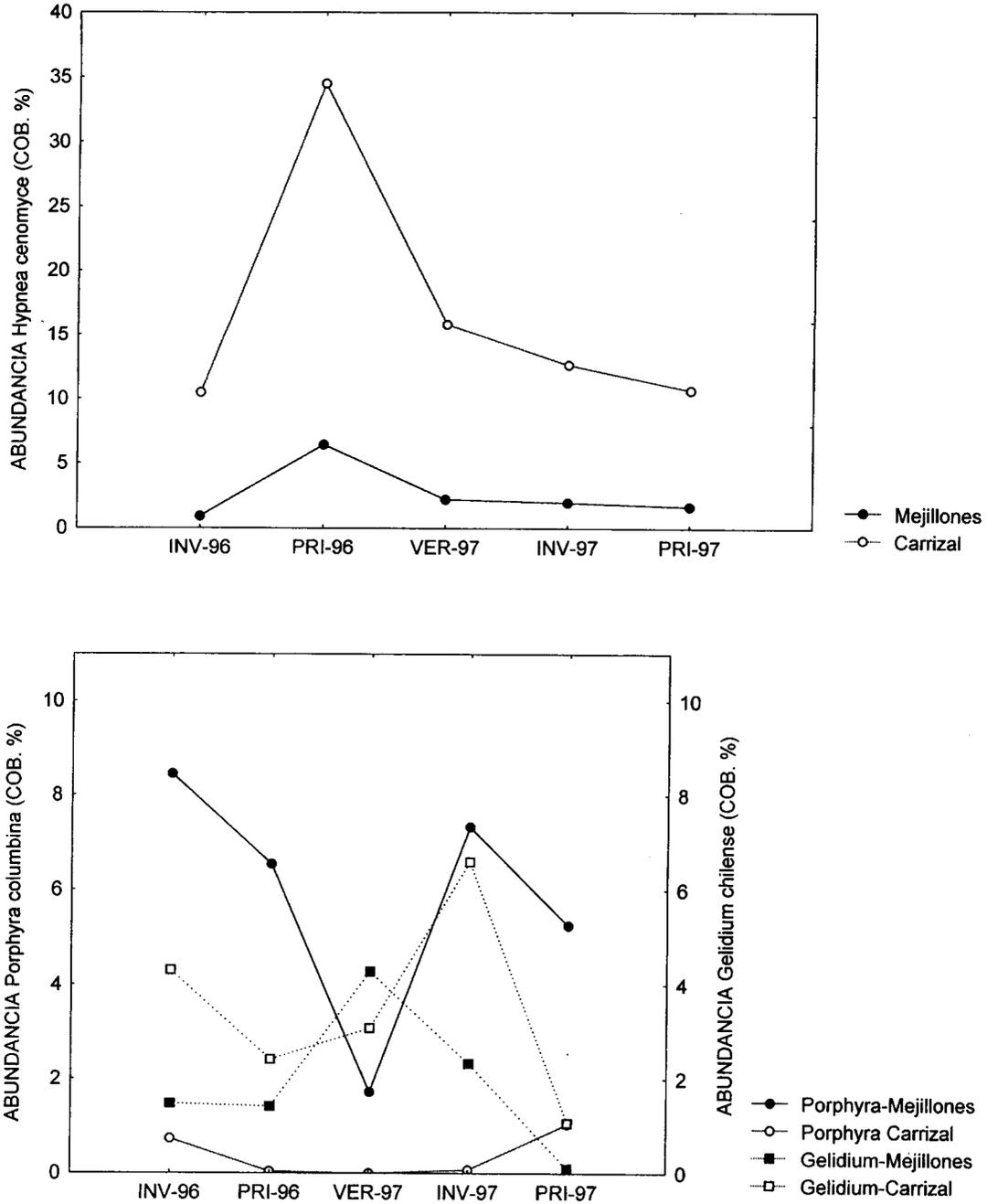


Fig. 6: Variación estacional en la abundancia (cobertura) de tres especies de algas rodófitas numéricamente importantes en las comunidades estudiadas: *Hypnea cenomyce*, *Gelidium chilense* y *Porphyra columbina*.

Seasonal variation in the abundance (coverage) of three numerically important Rhodophyceae algae in the study communities: *Hypnea cenomyce*, *Gelidium chilense* y *Porphyra columbina*.

gencia, en San Lorenzo, se ubicaba en los 30° S. Esto implica limitantes al análisis de datos en términos de no ajustarse a un diseño tipo "experimento" (i.e., un tratamiento con niveles con y sin surgencia), y la posibilidad de que hayan factores distintos a la surgencia afectando la comparación entre sitios. Por ello, nuestros resultados no deben considerarse una prueba de hipótesis del efecto de surgencia en términos estadísticos, sino antecedentes que permiten evaluar si existen tendencias en la dirección predicha por el efecto de enriquecimiento. Sobre esta base, es posible diseñar "experimentos" con el objetivo único de evaluar efectos de surgencia, idealmente considerando un único tipo de ambiente, una "replicación" apropiada de sitios, y un mayor número de variables a estudiar. Sin embargo, nuestros resultados nos permiten afirmar sin reservas que en ningún caso el efecto de enriquecimiento por surgencia puede ser adoptado como una premisa, ni que ésta pueda usarse para obtener conclusiones, lo cual es el principal aspecto conflictivo en otros estudios (e.g., Bosman et al. 1987).

### *Riqueza de especies*

Contrario a lo esperado, la riqueza de especies tanto a nivel de la comunidad completa como de los ensamblajes de algas y herbívoros fue siempre mayor en la localidad de Carrizal (sin surgencia) que en Mejillones (con surgencia), diferencia que se mantuvo consistentemente en todo el período de estudio e independientemente de las fluctuaciones temporales en cada localidad. Estos resultados sugieren que, al menos para el área estudiada, no existe ninguna asociación a priori entre el número de especies de una comunidad intermareal rocosa y la ocurrencia o no de surgencia frente a la costa en que se ubica. Esto implica que puede ser erróneo extender el supuesto del enriquecimiento a tales casos, pero no necesariamente indica que la surgencia no influye sobre la riqueza específica en alguna forma. Sin embargo, parece claro que si la surgencia tuviera un efecto ascendente sobre la riqueza específica en Mejillones no

sería de suficiente magnitud como para ser un factor modificador de este atributo.

Por otra parte, de acuerdo a los modelos que predicen un máximo en diversidad a un nivel intermedio de productividad (ver una síntesis en Rosenzweig & Abramsky 1993), hipotéticamente sería posible que la productividad en Mejillones fuera tan alta que su riqueza específica haya decrecido a niveles más bajos de los encontrados en lugares como Carrizal, supuestamente de menor productividad. No obstante, en la primavera de 1996 el número de especies en San Lorenzo (sitio con surgencia) fue mayor que en Mejillones y tan alto como en Carrizal, sugiriendo que el razonamiento anterior no sería aplicable. En 1997, sin embargo, la riqueza específica en San Lorenzo decayó ostensiblemente respecto a 1996, una tendencia que también se observó en Carrizal pero que fue menos evidente en Mejillones, lo cual podría estar relacionado con la ocurrencia de El Niño 97/98, como se discute más adelante.

Con respecto a la riqueza del ensamblaje algal, hay algunos antecedentes que apoyan la existencia de una relación unimodal entre productividad y diversidad, como un estudio de Kautsky & Kautsky (1989) efectuado en seis ensamblajes de Suecia, y donde se contrastan en parte las predicciones derivadas del modelo de limitación de recursos para plantas formulado por Tilman (1982). Sin embargo, y como fue sugerido previamente en la literatura (e.g., Connell & Slatyer 1977, Lubchenco & Gaines 1981), Kautsky & Kautsky (1989) también encontraron relaciones unimodales entre diversidad y perturbación, vinculada en su estudio a estrés fisiológico, efectos de oleaje, pastoreo y el efecto abrasivo del hielo. En particular la intensidad de pastoreo por moluscos herbívoros podría ser un factor de importancia en nuestros sitios de estudio, y en el futuro podría analizarse su relación con la diversidad algal en función del patrón unimodal sugerido en modelos anteriores (e.g., Lubchenco & Gaines 1981). Es poco probable que la riqueza de herbívoros evaluada en este trabajo pueda considerarse un estimador adecuado de intensidad de pastoreo, además tomando en cuenta que no mostró diferencias importantes entre los sitios de Mejillones y Carrizal.

A los factores anteriores asociados a patrones unimodales de diversidad pueden también agregarse los aspectos sugeridos por Fuentes & Jaksic (1988) como condiciones necesarias para que se genere una curva "jorobada", destacando la disponibilidad de propágulos para colonización y una fuerte competencia interespecífica, además de la disponibilidad de recursos. Esto sugiere la naturaleza multifactorial subyacente a la curva unimodal de diversidad, y la poca factibilidad de atribuirlos a un solo factor como en el caso de nuestros sitios de estudio, donde la diversidad parece asociada a un efecto diferencial de factores dependientes del sitio y donde no es aparente que las comunidades puedan ordenarse en un gradiente de algún tipo.

#### *Abundancia de especies*

Un antecedente interesante a favor de un posible efecto de enriquecimiento fue la diferencia entre los sitios de estudio en la biomasa por unidad de área ("standing crop") de algunas de las especies de algas más representativas, *Ulva rigida*, *Porphyra columbina*, *Hypnea cenomyce* y *Gelidium chilense*. La diferencia es relevante no sólo porque en Carrizal estas especies alcanzaron en promedio el 65% de la biomasa que mostraron en Mejillones, sino también porque en Carrizal, con excepción de *Hypnea*, desarrollaron además una menor biomasa por unidad de cobertura, sugiriendo que en Mejillones podrían haber mejores condiciones para su crecimiento. Por otra parte, el nivel de producción de biomasa en Mejillones (ca. 120 g seco m<sup>-2</sup>) fue bastante alto. Aunque no disponemos de datos equivalentes para otras comunidades intermareales, una referencia importante es la producción medida en tres ensambles de algas submareales por Cáceres et al. (1994), la que a diferencia de nuestro estudio incluyó a todas las especies presentes, y fluctuó entre 50 y 320 g seco m<sup>-2</sup>. Este último valor corresponde a la zona de Caleta Errázuriz en la Península de Mejillones, considerado también un ambiente altamente productivo en comparación a comunidades submareales de la zona central.

Si Mejillones es un ambiente enriquecido a un nivel intermedio, implicaría que la condición "normal" (en ausencia de un aporte externo) es de baja disponibilidad de nutrientes, generando un escenario propicio para detectar efectos de surgencia. No obstante, un estudio de tal tipo debiera considerar muchos otros aspectos no involucrados en este trabajo, como se discute más adelante.

Por otra parte, algunos efectos de la surgencia podrían no estar ligados a cambios en productividad sino además, o exclusivamente, a las condiciones oceanográficas asociadas que podrían incidir diferencialmente en el reclutamiento de las especies. En la literatura ya se ha especulado sobre el rol de la surgencia como posible modificador del transporte larval (e.g., Eckman 1996), y recientemente Moreno et al. (1998) han mostrado cómo la surgencia puede cambiar fuertemente los niveles de asentamiento del gastrópodo *Concholepas concholepas* en el sur de Chile, además en una interacción compleja con la ocurrencia de eventos El Niño. Tales resultados sólo resaltan nuestra ignorancia actual sobre la interacción entre factores oceanográficos y biológicos. Por otro lado, los cambios en el transporte de larvas del tipo indicado por Moreno et al. (1998) pueden ser especialmente relevantes en sitios donde alternen condiciones de surgencia y convergencia, independientemente de si siguen o no un patrón estacional determinado. Estos procesos eventualmente podrían también interactuar con aumentos locales en la producción, y traducirse en modificaciones en los patrones de nivel comunitario.

#### *Detección de efectos de surgencia*

Nuestros resultados sugieren que, al menos en el área estudiada, incluso la ocurrencia efectiva de un efecto enriquecedor por surgencia podría ser oscurecido fácilmente por la fuerza de otros factores locales o de mayor escala.

Consideramos que para diseñar un estudio capaz de detectar efectos de surgencia sobre la diversidad en el intermareal sería necesario focalizarse inicialmente en el

ensamble algal, pero además en especies individuales que pudieran ser potencialmente capaces de canalizar una mayor energía hacia el resto de la comunidad. Por ello, incluso los estudios que evaluaran cuidadosamente el ingreso y niveles de nutrientes, correlacionándolos con la producción local, serían todavía insuficientes. Parece fundamental evaluar el nivel de producción autogénica para establecer la condición basal de la comunidad en ausencia de un aporte externo de recursos, involucrando directamente análisis de tipo ecofisiológico. Muchas veces el que exista o no limitación del crecimiento en las algas dependerá de las tasas de suministro y recambio de nutrientes y no de su concentración (Lobban et al. 1985), y además de las dinámicas especie-específicas de captación y procesamiento de los mismos. Por ello es más probable detectar efectos de surgencia en lugares donde las especies estén limitadas por nutrientes y donde el aporte externo varíe a través del año. No obstante, es muy interesante notar que durante los eventos de surgencia ocurridos en Mejillones en el verano de 1997, la baja intensidad de los vientos del suroeste provocó que el afloramiento involucrara principalmente a la masa de agua subantártica, y no a la masa de agua ecuatorial subsuperficial que es aquella característicamente rica en nutrientes (González et al. 1998), lo cual añade otra condicionante más a la ocurrencia del efecto de enriquecimiento.

Por otra parte, más difícil aún es detectar si una mayor productividad algal será efectivamente transmitida al nivel de los consumidores primarios. Los estudios comunitarios tradicionales en el intermareal rocoso se basan normalmente en la comunidad macroscópica que puede ser adecuadamente observada y medida, y no es en absoluto evidente que los herbívoros respondan a las variaciones en tal tipo de especies. De hecho, la dieta de muchos moluscos herbívoros intermareales (e.g., ver un análisis en Chile central por Santelices et al. 1986) parece descansar fuertemente en especies microscópicas (e.g., diatomeas), de pequeño tamaño (muchas rodófitas y clorófitas filamentosas) o en estructuras perennes, todas de difícil detección o cuantificación

en los muestreos corrientes, y tal vez sea éste tipo de especies el que responda en mayor medida a un "mejoramiento" de las condiciones ambientales (e.g., ver Hoffmann & Santelices 1991). En este sentido, el ensamble macroscópico de algas puede incluso corresponder a una expresión fenológica parcial del ensamble algal que realmente tiene un rol ecológico en la comunidad en términos de uso del espacio y de constituir un recurso para otras especies (R. Otaiza, com. pers.), en parte análogo a la floración en una cubierta vegetal terrestre. De hecho el ensamble macroscópico observable podría representar precisamente aquello que no es utilizado por los miembros de la comunidad, y sin mayor relación con las trayectorias de la energía en ella.

Por otra parte, aunque nuestra caracterización trófica para Mejillones y Carrizal es sólo una aproximación somera a los patrones de consumo en la comunidad, por varias razones es interesante notar que el consumo de los herbívoros en Mejillones se concentra en las clorófitas, especialmente *Ulva rigida*, mientras en Carrizal se reparte similarmente entre clorófitas y rodófitas pero a nivel específico *Ulva* sigue siendo un ítem dominante. La fisiología de las especies del género *Ulva* ha sido intensamente estudiada (e.g., ver Lobban et al. 1985), y constituyen casos paradigmáticos de especies que responden fuertemente a la disponibilidad de nutrientes y los aprovechan eficientemente. Además, debido a la alta tasa de renovación poblacional de *Ulva rigida* (Camus 1998), es característico que en el intermareal exista una cobertura importante de sus estados tempranos de crecimiento (junto a los de especies de *Enteromorpha*), de tamaño pequeño y que pueden ser fácilmente accesibles a los herbívoros, a diferencia de sus frondas macroscópicas. Lo anterior sugiere que, aparte de las formas microscópicas, *Ulva* podría ser una especie potencialmente capaz de canalizar alguna fracción relevante de la energía que ingresa a la comunidad hacia los consumidores primarios, y por ello es significativo que desarrolle mayor biomasa en Mejillones. Si éste fuera el caso, es posible que un aporte externo de nutrientes por surgencia consti-

tuya un factor ascendente que se propague a algún grado al resto de la comunidad, pero esto no necesariamente afectaría la riqueza o la estructura de abundancia del ensamble algal. Por otro lado, si el impacto real de la surgencia es a nivel de las formas microscópicas, virtualmente no habrían antecedentes para evaluarlo y podría ser necesario efectuar más estudios en esa dirección.

#### *El evento El Niño 97/98*

Aunque las diferencias detectadas entre las comunidades de Mejillones y Carrizal en la mayoría de las variables analizadas en este trabajo fueron consistentes en el tiempo, detectamos tendencias diferenciales de cambio desde 1996 a 1997, coincidiendo con el desarrollo progresivo del evento El Niño 97/98. En la localidad de Carrizal (y también aparentemente en San Lorenzo), las variables con un comportamiento más difícil de interpretar fueron principalmente la riqueza específica de herbívoros y la abundancia de algas, herbívoros y filtradores, mientras en Mejillones lo fue la abundancia de herbívoros y en menor medida la abundancia de filtradores (en particular los cirripedios). En todos estos casos hubo tendencias decrecientes, llamando la atención que en general las algas no experimentarían cambios equivalentes y que la mayoría de los cambios ocurrieran en Carrizal, el sitio sin surgencia. En este sentido, la temperatura del mar podría haber sido un factor con efecto diferencial entre sitios. En el verano de 1997 habían procesos de surgencia en torno a la Península de Mejillones, con el consiguiente afloramiento de aguas frías, y el inicio del evento El Niño 97/98 en marzo de 1997 tuvo como consecuencia que ya en Julio del mismo año (hacia el final de nuestro estudio) la profundización de la termoclina hasta casi 200 m, causada por el evento, evitara este afloramiento (ver González et al. 1998, Rutllant et al. 1998).

Es factible que la presencia de surgencia en Mejillones hubiera contribuido a prevenir un impacto mayor del efecto de calentamiento debido a El Niño en esa zona en

comparación a Carrizal en los primeros meses de 1997, y no puede descartarse que exista alguna conexión entre este evento y las tendencias decrecientes observadas desde 1996 a 1997, especialmente en Carrizal. Recordando la situación descrita por Moreno, et al. (1998) en el sur de Chile, es importante considerar la posibilidad de que ocurran interacciones complejas entre la ocurrencia de eventos El Niño y eventos de surgencia en la zona norte, y los posibles efectos de tal interacción sobre la comunidad, los cuales desconocemos.

Independientemente de si el evento El Niño 97/98 pudo haber incidido en nuestros resultados o en qué forma, en virtud de los antecedentes actuales es claro que el efecto de la surgencia sobre comunidades intermareales está muy lejos aún de ser entendido, y probablemente sea menos importante de lo que habitualmente suponemos.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el financiamiento del Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico de Chile (Proyecto Sectorial FONDECYT 5960001), a la Capitanía de Puerto en Puerto Aldea por la autorización para efectuar muestreos en San Lorenzo, y a Bernardo Broitman, José Miguel Rojas y Carolina Oliva por la ayuda prestada en terreno. Agradecemos especialmente la colaboración de María Eliana Ramírez, del Museo Nacional de Historia Natural, por su ayuda en terreno y en la preparación y administración del material taxonómico recolectado.

#### LITERATURA CITADA

- AHUMADA R, L PINTO & PA CAMUS (1999) The sea at the millennium, South East Pacific: the Chilean coast. *Marine Pollution* (aceptado).
- BARNES RSK & RN HUGHES (1988) An introduction to marine ecology. Segunda edición, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 351 pp.
- BERNAL PA, FL ROBLES & O ROJAS (1982) Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. En: Castilla JC (ed) *Bases biológicas para el manejo de recursos bentónicos: 75-102*. Monografías Biológicas 2, Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

- BOSMAN AL & PAR HOCKEY (1986) Seabird guano an determinant of rocky intertidal community structure. *Marine Ecology Progress Series* 32 : 247-257.
- BOSMAN AL, JT DuTOI, PAR HOCKEY & GM BRANCH (1986) A field experiment demonstrating the influence of seabird guano on intertidal primary production. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 23: 283-294.
- 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 & A JOHANSEN (1983) Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna for Chile. *Sarsia* 68: 298-339.
- CACERES CW, LS FUENTES & FP OJEDA (1994) Optimal feeding strategies of the temperate herbivorous fish *Aplodactylus punctatus*: the effects of food availability on digestive and reproductive patterns. *Oecologia* 99: 118-123.
- CAMUS PA & N LAGOS (1996) Variación espacio-temporal del reclutamiento en ensamblajes intermareales sésiles del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 193-204.
- CAMUS PA, EO VASQUEZ, EO GONZALEZ & LE GALAZ (1994) Fenología espacial de la diversidad intermareal en el norte de Chile: patrones comunitarios de variación geográfica e impacto de los procesos de extinción-recolonización post El Niño 82/83. *Medio Ambiente (Chile)* 12: 57-68.
- CASTILLA JC (1996) La futura Red Chilena de Parques y Reservas Marinas y los conceptos de conservación, preservación y manejo en la legislación nacional. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 253-270.
- CASTILLA JC & R DURAN (1985) Human exclusion from the intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45: 391-399.
- CASTILLA JC & RH BUSTAMANTE (1989) Human exclusion from the rocky intertidal of Las Cruces, central Chile: effects on *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta, Durvilliales). *Marine Ecology Progress Series* 50: 203-214.
- CONNELL JH & RO SLATYER (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their roles in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- ECKMAN JE (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200: 207-237.
- FONSECA TR & M FARIAS (1987) Estudio del proceso de surgencia en la costa chilena utilizando percepción remota. *Investigación Pesquera (Chile)* 34: 33-46.
- FUENTES ER & FM JAKSIC (1988) The hump-backed species diversity curve: why has it not been found among land animals? *Oikos* 53: 139-143.
- FUJITA RM, PA WHEELER & RI EDWARDS (1989) Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series* 53: 293-303.
- GALLARDO A (1963). Notas sobre la densidad de la fauna bentónica en el sublitoral del norte de Chile. *Gayana, Zoología (Chile)* 10: 3-15.
- GONZALEZ HE, G DANERI, D FIGUEROA, JL IRIARTE, N LEFEVRE, G PIZARRO, R QUIÑONES, M SOBARZO & A TRONCOSO (1998) Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano profundo e intercambio océano-atmósfera de CO<sub>2</sub> en la zona norte de la Corriente de Humboldt (23° S): posibles efectos del evento El Niño 1997-98 en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 429-458.
- 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.
- HOFFMANN AJ & B SANTELICES (1991) Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seeds banks. *Marine Ecology Progress Series* 79: 185-194.
- JAKSIC F[M] (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) Distribución y estructura comunitaria de la macrofauna bentónica en la costa del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 459-478.
- JONES FRH (1980) The nekton. Production and migration patterns. En: Barnes RSK & KH Mann (eds) *Fundamentals of aquatic ecosystems*: 119-142. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- KAUTSKY L & H KAUTSKY (1989) Algal species diversity and dominance along gradients of stress and disturbance in marine environments. *Vegetatio* 83: 259-267.
- LOBBAN CS, PJ HARRISON & MJ DUNCAN (1985) The physiological ecology of seaweeds. Cambridge University Press, New York. ix + 242 pp.
- LUBCHENCO J & SD GAINES (1981) A unified approach to marine-plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 405-437.
- 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.
- MORENO CA, JP SUTHERLAND & FH JARA (1984) Man as a predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 42: 150-160.
- MORENO CA, G ASENCIO, WE DUARTE & V MARIN (1998) Settlement of the muricid *Concholepas concholepas* and its relationship with El Niño and coastal upwellings in southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 167: 171-175.
- ODUM WE (1980) Utilization of aquatic production by man. En: Barnes RSK & KH Mann (eds) *Fundamentals of aquatic ecosystems*: 143-161. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- 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.
- PAYNE AIL, KH BRINK, KH MANN & R HILBORN, eds (1992) Benguela trophic functioning. *South African Journal of Marine Science* 12. 1108 pp.

- RICKLEFS RE & D SCHLUTER (1993) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago. viii + 416.
- ROSENBERG R, WE ARNTZ, E CHUMAN DE FLORES, LA FLORES, G CARBAJAL, I FINGER & J TARAZONA (1983) Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *Journal of Marine Research* 41: 263-279.
- ROSENZWEIG ML & Z ABRAMSKY (1993) How are diversity and productivity related? En: Ricklefs RE & D Schluter (eds) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives: 52-65. The University of Chicago Press, Chicago.
- ROUGHGARDEN J, S GAINES & H POSSINGHAM (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466.
- RUTLLANT J, H FUENZALIDA, R TORRES & D FIGUEROA (1998) Interacción océano-atmósfera-tierra en la Región de Antofagasta (Chile, 23 ° S): experimento DICLIMA. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 405-427.
- 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.
- SANTELICES B (1990) Pattern of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 28: 157-175.
- SANTELICES B, J VASQUEZ & I MENESES (1986) Patrones de distribución y dietas de un gremio de moluscos hervívoros en hábitats intermareales expuestos de Chile central: 147-171. En: Santelices B (ed) Usos y funciones ecológicas de las algas marinas bentónicas. *Monografías Biológicas* 4, P. Universidad Católica de Chile, Santiago.
- STRUB PT, JM MESIAS, V MONTECINO, J RUTLLANT & S SALINAS (1998) Coastal ocean circulation off western South America. En: Brink KH & AR Robinson (eds) *The global coastal ocean*. The Sea, Vol. 11. John Wiley & Sons, Inc. (en prensa).
- TARAZONA J, E CANAHUIRE, H SALZWEDEL, T JERI, W ARNTZ & L CID (1991) Macrozoobenthos in two shallow areas of the Peruvian upwelling ecosystem. En: Elliot M & JP Ducrotoy (eds) *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*. ECSA19 Symposium: 251-257. Olsen & Olsen, Germany.
- VASQUEZ JA, PA CAMUS & FP OJEDA (1998) Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas rocosos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 479-499.
- VIVIANI CA (1979) Ecogeografía del litoral chileno. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 14: 65-123.
- WRIGHT DH, DJ CURRIE & BA MAURER (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: Ricklefs RE & D Schluter (eds) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives: 66-74. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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.