

Capítulo 13

Ecosistemas marinos costeros del Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

JULIO A. VÁSQUEZ & J. M. ALONSO VEGA

RESUMEN

Esta revisión caracteriza la estructura y la organización de las comunidades de los ecosistemas costeros marinos del litoral del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. En la franja intermareal, se incluyen playas de arena y ambientes de estuario (desembocadura del Río Limarí), y ambientes rocosos expuestos y protegidos al oleaje. Las comunidades submareales someras son predominantemente rocosas, de pendiente pronunciada, dominadas por algas pardas y algas crustosas calcáreas. Las comunidades intermareales presenta un patrón de zonación característico de ambientes expuestos al oleaje de la zona centro-norte de Chile (ca. 30° S). La zona intermareal es estrecha, con paredones rocosos expuestos al oleaje, y escasas plataformas rocosas que se extienden hacia el submareal. El intermareal inferior está dominado por un cinturón de algas pardas que caracteriza la zona de rompientes. Inmediatamente sigue una franja intermedia dominada por macroalgas foliosas y una franja superior caracterizada por la abundancia de moluscos gastrópodos Litorinidos y algas crustosas no-calcáreas. La desembocadura del Río Limarí genera uno de los pocos ambientes estuarinos del Norte Chico, formando un escenario significativamente diverso de aves costeras residentes y migratorias. Los ambientes submareales desde los 5 y hasta los 20 m de profundidad están estructurados por *Lessonia trabeculata*, una alga parda que constituye hábitat y refugio de un abundante ensamble de macroinvertebrados bentónicos. Entre los 0 y 5 m de profundidad, los fondos rocosos están dominados por algas crustosas calcáreas y el erizo negro *Tetrapygyus niger* ("fondos blanqueados"). Más allá de los 20 m de profundidad los fondos de arena y bolones están dominados por anélidos (Polychaeta) y moluscos detritívoros. A lo largo del litoral rocoso del Parque, algunas pequeñas bahías rocosas expuestas al norte, y otras ensenadas semiexpuestas a los vientos predominantes del suroeste mantienen pequeñas comunidades de huirales intermareales-submareales de *Macrocystis integrifolia*. El hábitat discreto y biológicamente delimitado que conforman los discos basales de las algas pardas permite el desarrollo de ensambles de macroinvertebrados, que caracterizan las comunidades biológicas de su entorno. Existe una alta similitud entre la fauna asociada a algas pardas de igual distribución espacial (intermareales: *Lessonia-Durvillaea*; submareales: *Lessonia-Macrocystis*). En este contexto, las especies de algas pardas que forman "huirales", son relevantes como reservorios de biodiversidad, y extremadamente útiles como unidades de muestreo para evaluar el estado de conservación del litoral del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Evidencia experimental sobre la organización de las comunidades intermareales sugieren que los mecanismos que determinan los patrones de diversidad, distribución y abundancia de especies de invertebrados y macroalgas intermareales dependen de los

atributos y adaptaciones especie-específicas (deseccación), de factores bióticos (competencia y herbivoría) y abióticos (exposición y movimiento del agua). En contraste, y principalmente por problemas logísticos, se desconocen los mecanismos que regulan los atributos poblacionales y comunitarios de los ensamblajes submareales en esta parte del litoral del norte de Chile. Eventos oceanográficos que actúan a escala local (surgencia), y regional de baja frecuencia y gran intensidad (El Niño Oscilación del Sur), pueden ser determinantes en la composición de la biota y en la estructura comunitaria del litoral del Parque Nacional Fray Jorge.

Palabras Clave: ecosistemas intermareales, submareal, ambientes rocosos, norte de Chile.

INTRODUCCIÓN

En Chile, el estudio de los ecosistemas marinos costeros ha sido un importante y permanente desafío científico, por la gran extensión y la poca accesibilidad del litoral. La carencia de información sobre la biodiversidad y funcionamiento de los ambientes marinos costeros al norte de la desembocadura del Río Limarí, y que determinan el límite occidental del P. N. Bosque Fray Jorge es un buen ejemplo. Esto es especialmente relevante en los ecosistemas submareales, donde las dificultades logísticas han limitado su estudio, restringiendo el conocimiento casi exclusivamente a los ecosistemas intermareales (Vásquez et al. 1998). La biodiversidad de los ecosistemas marinos, en sus distintas escalas jerárquicas, es 20 veces mayor que en ambientes terrestres (Vásquez et al. 2001b). La mayor parte de la biodiversidad marina es residente de los ecosistemas costeros ubicados en la franja litoral entre los 0 y 30 m de profundidad, lo que implica realizar constantes investigaciones para actualizar el conocimiento de los procesos que regulan los patrones de diversidad y abundancias de los componentes biológicos, y sus interacciones espaciales y temporales. Esto, no es una característica sólo de los ecosistemas marinos costeros de Chile, sino que de todo el planeta (Ray 1991). El litoral del P. N. Bosque Fray Jorge incluye numerosos y variados ecosistemas, que en su conjunto caracterizan los ambientes costeros del norte de Chile, influenciados por la corriente de Humboldt (Castilla 1976, Vásquez et al. 1998). Entre estos podemos distinguir: playas de arena, ecosistemas de estuario y humedales costeros, ambientes intermareales rocosos expuestos y protegidos al oleaje, comunidades submareales rocosas y de fondos blandos. Estos ecosistemas constituyen hábitat y refugio de diversos y abundantes ensamblajes de macroalgas bentónicas, invertebrados bentónicos, peces, aves y mamíferos marinos.

El P. N. Bosque Fray Jorge fue creado en 1941, y desde 1977 constituye una Reserva de la Biosfera. Los distintos componentes que constituyen el ecosistema terrestre del Parque han sido estudiados desde hace varias décadas atrás (ver los otros capítulos de este libro), sin embargo, poca atención han tenido los ecosistemas marinos costeros. El bioma terrestre del Parque es desértico y semi-desértico cálido, perteneciente a la provincia biogeográfica esclerofila chilena. Administrativamente, el Parque se encuentra ubicado en la IV Región de Chile, provincia de Limarí, comuna de Ovalle. El límite geográfico norte del Parque se ubica a unos pocos kilómetros al Norte del cerro Corcovado (30° 34' S; 71°06' O), mientras que el límite Sur es la desembocadura del Río Limarí (31° 30' S; 71° 11' O). Hacia el Este el Parque abarca las faldas de la Cordillera de la Costa, mientras que hacia el oeste el límite lo constituye la costa rocosa y el océano Pacífico.

La extensión lineal del litoral del Parque es de aproximadamente 12 km, y está caracterizada principalmente por ambientes expuestos al oleaje y al movimiento del agua. El intermareal está compuesto por rocas graníticas macizas que penetran hacia el submareal en forma de plataformas cortas que se sumergen a los pocos metros desde la costa. Estas plataformas están asociadas a roqueríos submarinos altos, que en algunos sectores muy cercanos a la costa afloran formando bajarías rocosas en superficie. Los roqueríos intermareales presentan una pendiente alta a moderada, y son interrumpidos por playas de bolones de pequeña extensión. En este contexto, los fondos duros submareales constituyen una prolongación de los ambientes intermareales rocosos. Desde los 15-20 m de profundidad, el sustrato está constituido principalmente por bolones y arena-conchuela, generando el inicio de los ecosistemas submareales de fondos blandos (IFOP 1999).

La unidad ecosistémica marina donde esta inserto el litoral del Parque corresponde al sistema costero de surgencia permanente de Punta Lengua de Vaca (*sensu* Vásquez et al. 1998), y está caracterizada por una biota mixta inducida por el contacto entre la biota de origen templado cálida con la biota de origen austral (Lancellotti & Vásquez 1999, Camus 2001). En una perspectiva biogeográfica, esta biota mixta es producida por la ausencia de barreras geográficas, por la manifestación de los eventos oceanográficos de gran escala y de baja frecuencia como El Niño Oscilación del Sur (“ENOS”; Enfield 1989), y por los propios eventos de surgencia de aguas subsuperficiales frías hacia la costa, ricas en nutrientes y pobres en oxígeno, que actúan en una perspectiva local (Strub et al. 1998).

Este capítulo revisa la información de la literatura e incorpora información no publicada, relativa al estado del conocimiento de los ecosistemas litorales marinos ubicados dentro de los límites geográficos del Parque. El objetivo central de esta revisión es describir la estructura y la organización de las comunidades, y evaluar el estado de conservación de los distintos ecosistemas marinos del P. N. Bosque Fray Jorge.

ECOSISTEMAS INTERMAREALES

Estructura de las comunidades intermareales de ambientes expuestos al oleaje

La costa comprendida dentro de los límites del Parque, está dominada por ambientes intermareales expuestos al oleaje, con un patrón de zonación característico de las costas del centro-norte de Chile (Santelices 1989). Sin embargo, por la ausencia o adición de algunas especies cuyos límites de distribución coinciden con los 30° S, se detectan algunas leves modificaciones en la composición y estructura de las comunidades (Lancellotti & Vásquez 1999, 2000, Camus 2001).

El límite inferior de la zona intermareal del Parque esta definido por un cinturón de algas pardas compuesto principalmente por *Lessonia nigrescens* y en menor abundancia por *Durvillaea antarctica*, siendo ambos los organismos con mayor biomasa y cobertura. La extensión del cinturón de macroalgas y la abundancia relativa de ambas especies es variable, dependiendo del grado de inclinación de los roqueríos y de la exposición al oleaje. En paredones rocosos expuestos al oleaje, la franja es estrecha y monopolizada por *Lessonia nigrescens* (Fig. 1). En sectores con plataformas expuestas al oleaje, la franja de *Lessonia nigrescens* es más extensa abarcando varios metros, coexistiendo con plantas de *Durvillaea antarctica*. Una correlación negativa entre la abundancia de *Durvillaea* y el incremento del oleaje

(Santelices et al. 1980), explica la baja densidad de esta especie en la costa del Parque, donde la ocurrencia de hábitats protegidos al oleaje es escasa. La mayor parte del sustrato disponible entre las plantas *Lessonia nigrescens* está cubierto por un ensamble de algas crustosas calcáreas del Orden Corallinales, que se extienden hacia el submareal somero (Meneses 1993), formando la comunidad de fondos blanqueados (*sensu* Stotz et al. 2004). Altas densidades del erizo negro *Tetrapyrgus niger* son frecuentes bajo el cinturón de algas pardas, coexistiendo con *Acanthopleura echinata*, el caracol negro *Tegula atra*, el sol de mar *Heliaster helianthus* y diferentes especies de lapas del género *Fissurella*. Menos frecuentes, aunque recurrentes en esta franja, son la estrella de mar *Stichaster striatus*, la anémona *Phymacthis clemathis* y el caracol *Prisogaster niger* (Stotz et al. 2004). La ausencia de algas frondosas en la franja submareal somera es el resultado del efecto combinado entre el pastoreo de invertebrados y del barrido de frondas y estipes de *Lessonia nigrescens* sobre la roca (Santelices & Ojeda 1984, Vásquez & Buschmann 1998). Sin embargo, en paredones donde el embate de las olas es recurrente y los herbívoros presentan bajas densidades, la abundancia y frecuencia de algas frondosas como *Gelidium rex*, *Chaetomorpha sp*, *Corallina officinalis*, *Montemaria horridula* y *Gymnogongrus sp* es alta entre y bajo las grandes algas pardas.



Fig. 1. Ambientes rocosos intermareales expuestos del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta, Laminariales) es el organismo dominante en cobertura y biomasa en sectores bajos y medios. Poblaciones de *Mazzaella laminarioides* y *Porphyra columbina* dominan los sectores altos de esta franja intermareal.

La franja intermareal ubicada inmediatamente sobre el cinturón de algas pardas, está compuesta por asociaciones de distintas macroalgas, con abundancias relativas que varían dependiendo de la inclinación de las rocas, exposición al oleaje y

orientación a la luz (Santelices 1989). En plataformas horizontales con recambio de agua permanente y expuestos a la luz, es posible encontrar asociaciones de *Gimnogongrus* sp, *Gelidium* sp, *Porphyra* sp, *Centroceras clavulatum*, *Ulva* spp y *Mazzaella laminarioides*. Algunas veces estas asociaciones se mezclan con parches de algas estacionales como *Endarachne bingamiae* y *Colpomenia* spp. En paredes verticales con baja exposición a la luz directa, extensos colchones de *Codium dimorphum* monopolizan el sustrato. En hábitats con condiciones intermedias de iluminación, inclinación y exposición al oleaje, es frecuente encontrar parches de macroalgas de diversos tamaños, con distintas combinaciones de especies, principalmente *Montemaria horridula*, *Ulva* sp, *Gelidium* spp y *Codium dimorphum*. Los herbívoros más frecuentes en estos niveles intermareales son *Acanthopleura echinata*, *Fissurella* spp, *Collisella* spp y *Chiton granosus* que generalmente alcanza niveles más altos. En grietas y fisuras de los roqueríos es frecuente la presencia de los crustáceos decápodos *Acanthocyclus* spp, *Pachycheles* spp. y *Leptograpsus variegatus*.

La franja intermareal superior hasta 2-3 m sobre el nivel de mareas bajas, está caracterizada por parches de los cirripedios *Jehlius cirratus* y *Balanus laevis*, combinada y a veces reemplazados por el chorito *Perumytilus purpuratus*. Las macroalgas más comunes en esta franja son *Mazzaella laminarioides*, *Ulva* sp, *Enteromorpha* sp, *Centroceras clavulatum* y *Polysiphonia* sp, aunque a veces forman bandas intermareales monoespecíficas de carácter estacional. En o entre parches de algas foliosas y costras no calcáreas los herbívoros pastoreadores más comunes son *Collisella* spp, *Scurria viridula* y *Fisurella* spp. Sobre los 3 m del nivel de mareas bajas, la abundancia relativa de los cirripedios disminuye significativamente, aparecen parches estacionales de *Porphyra columbina* durante primavera, y predomina el sustrato rocoso libre. Los caracoles *Littorina araucana* y *Littorina peruviana*, y la lapa *F. crassa*, junto con *Siphonaria lessoni* se distribuyen en esta franja de manera agregada y con máximas abundancias alrededor de grietas y fisuras. En las rocas expuestas a iluminación directa, este nivel de marea puede presentar costras no-calcáreas de color pardo-rojizas, comúnmente identificadas como *Hildenbrandtia* sp.

Estructura de las comunidades intermareales de ambientes protegidos al oleaje

En la costa del Parque Fray Jorge, el número y la frecuencia de hábitats protegidos al oleaje es reducido, sin embargo las laderas norte de pequeñas penínsulas generan ensenadas que caracterizan este tipo de ambientes. En roqueríos protegidos *Lessonia trabeculata* y *Macrocystis integrifolia* especies propias del submareal, penetran en la zona intermareal con altas abundancias relativas en pozas de mareas y plataformas, sin llegar a conformar un cinturón como el descrito para *Lessonia nigrescens* en costas expuestas al oleaje. Inmediatamente por sobre las algas pardas es posible encontrar parches mixtos de macroalgas conformados por *Corallina officinalis*, *Glossophora kunthii* y *Plocamium cartilagineum*, en otros casos se observan pequeños parches de *Halopteris* sp, entre otras especies de frecuencia estacional. Durante la primavera y entremezclados con *Perumytilus purpuratus* y el cirripedio *Balanus laevis*, se observan parches de *Gelidium chilensis*, *Ceramium rubrum* y *Chaetangium fastigiatum*, mientras que en otras épocas del año la diversidad de macroalgas se incrementa por la presencia de *Ulva* sp, *Centroceras clavulatum*, y extensos parches de *Hildenbrandtia* sp. En los niveles intermareales más altos dominan Cirripedios (*Jehlius cirratus*), *Porphyra columbina*, *Collisella* spp, *Siphonaria lessoni* y *Littorina peruviana*.

Organización de las comunidades intermareales de ambientes rocosos

Los estudios experimentales sobre organización de comunidades intermareales se han restringido principalmente a hábitats rocosos expuestos de Chile central, alrededor de los 30° S (Santelices 1989), y en general la evidencia sugiere que los patrones de distribución están determinados por interacciones biológicas y factores abióticos que actúan diferencialmente desde la franja de algas pardas hacia el intermareal superior (Santelices et al. 1980).

La evidencia empírica indica que la organización de los ensambles que conforman el cinturón compuesto por *Lessonia-Durvillaea* esta regulado por herbívoros pastoreadores del submareal somero, por efectos denso dependientes e interacciones interespecíficas entre estas especies ingenieras (Santelices et al. 1980, Santelices & Ojeda 1984). En ausencia de estos factores inhibitorios el reclutamiento y la permanencia de estas algas pardas dependen de la estacionalidad, del nivel de mareas (Ojeda y Santelices 1984b), y de la ocurrencia de eventos de escala regional (ENOS) (Vásquez et al. 1998).

Experimentos de exclusión realizados en la costa expuesta del P. N. Bosque Fray Jorge sugieren que la presión de herbivoría ejercida por Lapas (*Fisurella* spp), Patelas (*Scurria* spp, *Collisella* spp) y Chitones (*Chiton granosus* y *Acanthopleura echinata*), es un importante factor en la organización de las comunidades del intermareal medio y bajo. En los tres niveles de marea, la ausencia de herbívoros incrementa la diversidad de macroalgas, particularmente de algas estacionales. En el intermareal alto, el efecto de la herbivoría se diluye y factores abióticos causados por el efecto sinérgico de luz y temperatura son de mayor importancia en la estructura de estas comunidades. En la franja media, la presencia de herbívoros incrementa la cobertura de cirripedios (*Jehlius cirratus*), en desmedro de algunos componentes del ensamble de algas, como *Ulva* sp, *Mazzaella laminarioides* e *Hildenbrandtia* sp. Hacia el intermareal bajo, la exclusión de herbívoros permite que *Gelidium rex* monopolice el sustrato, contrastando con la situación control donde dominan las algas crustosas (*Ralfsia* sp y algas Corallinas) y *Corallina officinalis*. Además, existe una alta ocurrencia de sustrato primario libre producto del continuo ramoneo de los herbívoros.

ECOSISTEMAS SUBMAREALES

Estructura de las comunidades submareales de ambientes expuestos al oleaje

Los ambientes rocosos submareales semi-protegidos y expuestos al oleaje del litoral del Parque, están dominados hasta los 15-20 m por extensos huirales (*sensu* Vásquez 1989) de *Lessonia trabeculata* sobre sustrato rocoso estable (Fig 2 y 3). En sectores protegidos al oleaje la distribución batimétrica de *Lessonia trabeculata* comienza en el intermareal dentro de pozas de marea, en contraste a sectores más expuestos, donde el límite superior de la pradera se ubica aproximadamente entre los 2 y 4 m de profundidad. El límite inferior de la pradera generalmente está determinado por la discontinuidad del sustrato estable, y el comienzo de los fondos blandos (Vásquez 1993). La distribución batimétrica de la pradera depende de la pendiente y la distribución del sustrato duro para el asentamiento de los propágulos, factores que en algunos sectores del Parque puede generar huirales hasta los 30 m de profundidad. La densidad de *Lessonia trabeculata* es variable dentro de un mismo bosque y a lo largo del litoral de la costa norte de Chile (Vásquez 1993).



Fig. 2. Fondos rocosos submareales del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. *Lessonia trabeculata* (Phaeophyta, Laminariales) sobre rocas dominadas por algas crustosas calcáreas. *Stichaster striatus* (Stichasterinae) predando sobre comunidades de macroinvertebrados asociados a los discos de fijación de *Lessonia*.



Fig. 3. Huirales (*sensu* Vásquez 1989) de *Lessonia trabeculata* en fondos rocosos estables del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Poblaciones de plantas pequeñas y de menor densidad a profundidades entre 25-30 m.

El estrato basal, bajo el dosel de *Lessonia trabeculata*, está dominado por algas crustosas calcáreas del Orden Corallinales (ver Alarcón 2000). Sin embargo, este estrato basal es variable en composición y estructura a lo largo del litoral del Parque (Fig. 4). En algunos huirales, además del dominio de las algas crustosas Corallinales, también están presentes estratos herbáceos representados por mezclas de distintas especies de macroalgas de los Ordenes Gelidiales, Ectocarpales y Ceramiales. En contraste, otros huirales desarrollan parches mixtos o monoespecíficos de *Halopteris canaliculata*., *Glossophora kunthii*, *Asparagopsis armata*, *Rodymenia* sp, *Plocamium* sp, *Bosiella* sp y *Corallina officinalis* (Alveal et al. 1973, Santelices 1989, Vásquez et al. 2001a). Otros organismos sésiles frecuentes entre discos basales de *Lessonia trabeculata* son el piure *Pyura chilensis*, el poliqueto tubícola *Phragmathoma moerchii*, el gasterópodo Vermetidae *indet.* y numerosas especies de Esponjas (Fig. 3). La macrofauna asociada a los huirales de *Lessonia trabeculata* está dominada por gasterópodos pequeños como *Tegula* sp, *Mitrella unisfaciata* y *Prisogaster niger* y el camarón de roca *Rhinchocinetes typus* (Stotz et al. 2004).

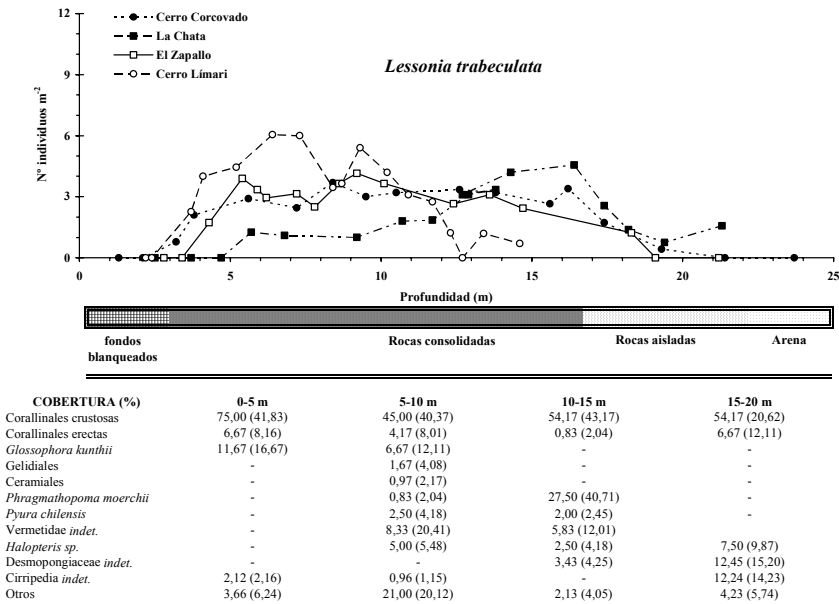


Fig. 4. Variabilidad espacial de *Lessonia trabeculata*, distribución de sustrato y principales especies bentónicas en ambientes submareales de la costa del Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

Promontorios rocosos notoriamente desprovistos de vegetación, son frecuentes dentro de los huirales, estos sectores están dominados por algas crustosas calcáreas del Orden Corallinales (ver Meneses 1993) y altas densidades de herbívoros pastoreadores (eg. erizo negro *Tetrapygyus niger*, erizo comestible *Loxechinus albus*, lapas *Fissurella* spp, caracoles negros *Tegula* spp, anémona de mar *Phymacthius clemathis*, y cangrejos Porcelanidos *Allopetrolithes* sp (Stotz et al. 2004). Entre los predadores de alto nivel destacan el loco *Concholepas concholepas* y las estrellas de mar *Heliaster helianthus*, *Stichaster striathus* y *Meyenaster gelatinosus* (Vásquez 1993, Stotz et al. 2004).

La abundancia de los huirales de *Lessonia trabeculata* varía según la profundidad y sector del Parque (Fig. 4). En general, la abundancia de plantas tiende a disminuir con la profundidad, así, densidades entre 3 a 6 plantas / m² son frecuentes entre los 5 y 10 m de profundidad, mientras que a profundidades mayores de 20 m la densidad es cercana a 1 planta / m².

Hacia los límites del sustrato rocoso consolidado (15-20 m de profundidad), y sobre roqueríos submarinos rodeados por arena, se desarrolla una comunidad dominada por fauna incrustante (*sensu* Stotz et al. 2004) caracterizada por Cirripedios (*Balanus laevis*, *Austromegabalanus psittacus* y *Cirripedia indet.*) y Esponjas de la Familia Desmopongiaceae. A estas profundidades, diferentes especies de caracoles como: *Nassarius gayi*, *Tricolia macleani*, *Tegula* spp, *Crassilabrum crassilabrum* y *Xanthochorus* son frecuentes y abundantes y coexisten con especies de anémomas de pequeño tamaño (Stotz et al. 2004). Los predadores más conspicuos son las estrellas de mar *Luidia magellanica* y *Meyenaster gelatinosus*, y el gasterópodo *Concholepas concholepas*. Sobre los fondos blandos y rodeando las rocas aparecen densas agregaciones de un caracol detritívoro *Turritella cingulata*, junto con *Tegula* sp, *Priene* ssp, el crustáceo *Pagurus edwardsii* y la anémona de mar *Antholoba achates* (Stotz et al. 2004).

La diversidad de macroinvertebrados bentónicos es variable a lo largo del gradiente batimétrico del ecosistema submareal expuesto del Parque, con aproximadamente un 40% de disimilitud entre los rangos de profundidad subjetivamente establecidos en la Fig. 5. La fauna asociada a praderas de *Lessonia trabeculata*, ubicadas entre los 10 y 15 m de profundidad, es distinta a los fondos someros (0-10 m) y profundos (15-20 m). Esta se caracteriza por altos índices de biodiversidad (H') y uniformidad (J'), con una baja dominancia específica del caracol detritívoro *Nassarius gayi*, sugiriendo una distribución uniforme de la abundancia de cada uno de los componentes estructurales de las comunidades submareales de fondos rocosos. En fondos someros hasta los 10 m de profundidad, la comunidad presenta una baja disimilitud en los componentes específicos dominantes, sin embargo la sección somera de los huirales de *Lessonia trabeculata* es más diversa (H') y menos uniforme (J') que los fondos blanqueados dominados por algas crustosas calcáreas y erizos negros. Estas comunidades de fondos blanqueados presentan menor riqueza de especies, con una alta dominancia en densidad y biomasa del erizo negro *Tetrapygyus niger*. Los componentes estructurales dominantes en las comunidades de fondos rocosos profundos (15-20 m) hacen que la disimilitud con las comunidades de fondos someros sean cercanas al 60%. Las diferencias en la estructura de las comunidades ubicadas hacia los extremos del rango de distribución batimétrica de *Lessonia trabeculata* están dado por los componentes específicos de baja frecuencia numérica (Fig 5).

Estructura de las comunidades submareales de ambientes protegidos al oleaje

En algunos sectores del litoral del Parque Nacional Fray Jorge, particularmente en ambientes protegidos al oleaje entre 0 y 14 m de profundidad, existen ensambles mixtos de algas Laminariales formados por *Macrocystis integrifolia* y *Lessonia trabeculata*. Sin embargo, el patrón de distribución de *Macrocystis integrifolia* es significativamente diferente a *Lessonia trabeculata*, debido a que *Macrocystis integrifolia* habita preferentemente en la cúspide de promontorios rocosos submarinos. En general, los máximos de abundancia para *Macrocystis* son más someros (1-3 m de profundidad), que los máximos de abundancia de *Lessonia* los

que ocurren bajo los 5 m de profundidad. Esta segregación batimétrica en la distribución de ambas poblaciones, no influye en la estructura de sus comunidades asociadas (invertebrados y macroalgas bentónicas).

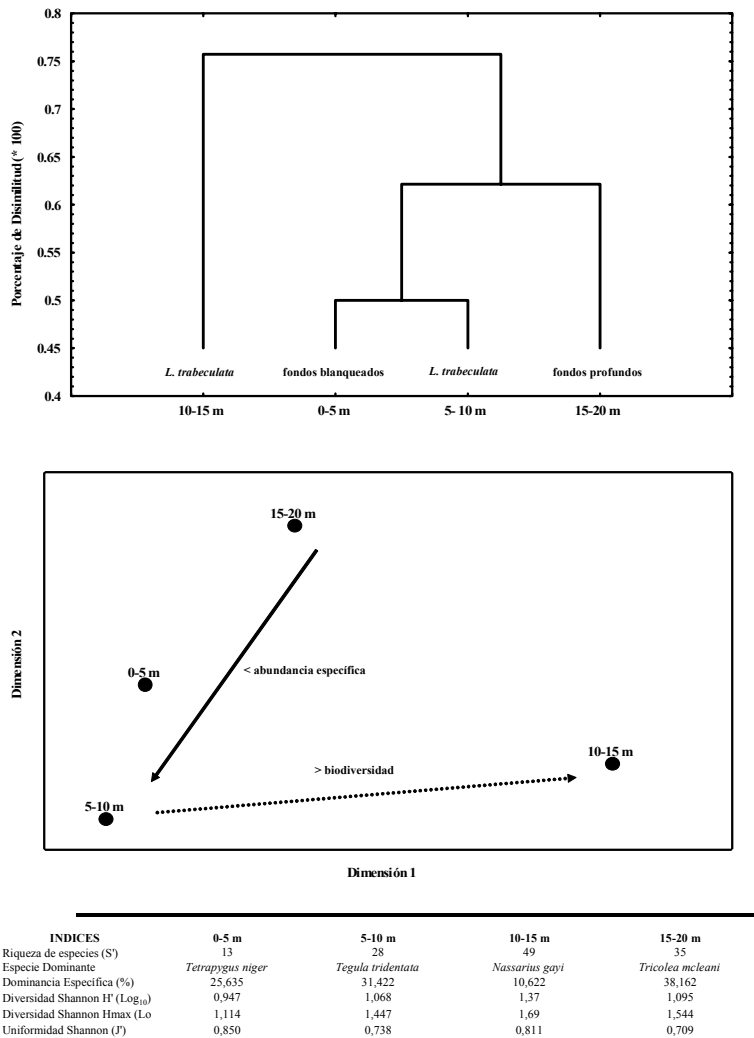


Fig. 5. Análisis de agrupamiento y de nMDS de los ensambles bentónicos submareales, a distintos rangos de distribución batimétrica

Organización de las comunidades submareales de ambientes rocosos

Como se ha mencionado anteriormente, los ambientes submareales rocosos entre 0 y 30 m de profundidad están dominados por *Lessonia trabeculata*. Estudios experimentales realizados en localidades ubicadas al norte del Parque Nacional Bosque Fray Jorge sugieren que el funcionamiento de estas comunidades responden a una serie de efectos bióticos y abióticos que determinan su persistencia y estabilidad (Vásquez 1992, 1993). Entre éstos, la abundancia y la diversidad de herbívoros bentónicos (erizo negro, *Tetrapygyus niger* y caracoles gastrópodos del género *Tegula*), la morfología de las poblaciones de *Lessonia trabeculata* (arbustivas

vs arborescentes), el movimiento de agua y las corrientes de fondo, y las posturas de estructuras reproductivas de dos especies de elasmobranquios que minimizan el efecto de barrido de las frondas de *Lessonia*.

La presión de pastoreo de *Tetrapygyus niger* modifica la morfología de las plantas, produciendo dos morfotipos que son diferencialmente afectados por el movimiento del agua. Estas modificaciones morfológicas tienen consecuencias relevantes en la persistencia de las comunidades de *Lessonia trabeculata*, así, plantas arborescentes son afectadas mayoritariamente por las corrientes de fondo. El menor espaciado entre plantas de *Lessonia trabeculata* (altas densidades) reduce el acceso de pastoreadores a la base de las plantas (Vásquez 1992). En este contexto, el efecto de “barrido” de las frondas y estipes de *Lessonia*, generado por las corrientes de fondo, mantiene a distancia a los herbívoros ramoneadores.

Las posturas estacionales de huevos de elasmobranquios sobre *Lessonia trabeculata* produce una significativa reducción en la densidad de la población, por el incremento en peso sobre las plantas y la reducción del efecto de barrido sobre herbívoros bentónicos. Las plantas de *Lessonia* con posturas de elasmobranquios son arrancadas por las corrientes de fondo, o mayoritariamente afectadas por la presión de herbívoros bentónicos (Vásquez 1989, 1992). La disminución de la densidad de *Lessonia* puede generar diferentes estados de equilibrio: (1) ensambles dominados por algas foliosas como *Gelidium* spp y *Glossophora kunthii*, (2) fondos blanqueados dominados por algas crustosas calcáreas y erizos negros y (3) sustratos dominados por arrecifes de poliquetos tubícolas (Vásquez 1992).

Ensamblajes de peces costeros y mamíferos marinos

La ictiofauna costera del P. N. Bosque Fray Jorge está compuesta por 14 especies de peces que ocurren principalmente en pozas de marea con recambio de agua permanente, y en ambientes submareales muy cercanos a la línea de costa (Tabla 1). En pozas de mareas las especies más frecuentes y abundantes son individuos juveniles de *Graus nigra* y *Doydixodon laevifrons*. En paredones rocosos expuestos al oleaje, y muy por sobre la línea de la más baja marea habita el pejesapo *Sicyaces sanguineus*. En áreas expuestas al oleaje permanente, el bagre *Aphos porosus* es de ocurrencia frecuente. En el submareal somero, la mayor diversidad de peces están asociadas a *Lessonia trabeculata* (12 especies) y a *Macrocystis integrifolia* (8 especies) (Tabla 1). Funcionalmente los peces carnívoros más frecuentes y abundantes son *Cheilodactylus variegatus*, *Scarthysthis viridis*, *Chromis crusma*, *Pinguipes chilensis* y *Helcogramoides cumminghami*. El herbívoro más abundante asociado a huirales es *Aplodactylus punctatus*, en contraste a la abundancia de *Doydixodon laevifrons* que es el herbívoro más abundantes en pozas de marea con recambio de agua permanente (Vásquez 1993, IFOP 1999).

El lobo de mar común *Otaria flavescens* es el mamífero marino más frecuente en las costas del Parque (IFOP 1999). Frecuentemente familias de chungungos (*Lontra felina*) son avistadas cazando en la zona de rompientes. Estos pequeños mamíferos, que ocupan cuevas del intermareal expuesto como zonas de crianza, alimentación y vivienda, han soportado una enorme presión de extracción constituyendo una de las especies marinas costeras en estado de vulnerabilidad.

Tabla 1. Diversidad de peces litorales del Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

Nombres Vernaculares	Nombres Científicos	Intermareal		
		(pozas de mareas)	<i>L. trabeculata</i>	<i>M. integrifolia</i>
Jerguilla común	<i>Aplodactylus punctatus</i>		***	***
Borrachilla verde	<i>Scarhichthys viridis</i>	*	***	*
Alpargata o Baunco	<i>Doydixodon laevifrons</i>	***	*	**
Bilagay	<i>Cheilodactylus variegatus</i>		***	**
Cabinza	<i>Isacia conceptionis</i>		**	**
Rollizo	<i>Pingipes chilensis</i>		***	
Lenguado	<i>Paralichthys microps</i>			*
Castañeta	<i>Chromis chrusma</i>		***	
Blanquillo	<i>Prolactilus jugularis</i>		*	
Bagre	<i>Aphos porosus</i>	*	*	
Pejesapo	<i>Sicyaces sanguineus</i>	*	*	
Pinta roja	<i>Schroederichthys chilensis</i>		*	*
Trombollito tres aletas	<i>Helcogramoides cumminghami</i>		***	*
Vieja	<i>Graus nigra</i>	***		

*** : Muy Frecuentes

** : Frecuentes

* : Poco Frecuentes

Comunidades asociadas a discos basales de algas pardas

Los discos basales de algas pardas de los Ordenes Laminariales y Durvilleales contienen una alta diversidad específica de macroinvertebrados en su interior (Tabla 2), constituyendo comunidades discretas biológicamente delimitadas. Estas comunidades discretas contienen más del 80% de la diversidad específica de su entorno, y en consecuencia, pueden ser utilizadas como unidades de muestreo para caracterizar la diversidad específica de una determinada localidad (Vásquez et al. 2001b).

Comparaciones de la diversidad de las comunidades intra disco muestran que la disimilitud faunística no supera el 40%, sugiriendo una alta correspondencia en la composición específica de estas comunidades biológicamente delimitadas (Fig. 6).

Comunidades de macroinvertebrados asociadas a discos de *Durvillea antarctica* son similares a las que ocurren en *Lessonia nigrescens*. Ambas especies de algas pardas habitan ambientes intermareales expuestos y semiexpuestos al impacto del oleaje. Las comunidades de macroinvertebrados asociados a discos basales de *Macrocystis integrifolia* y *Lessonia trabeculata* presentan también una alta similitud. Estas especies tienen una distribución submareal en ambientes expuestos y semiexpuestos a las corrientes de fondo (Fig. 6). La biodiversidad y la complejidad estructural de estas comunidades biológicamente delimitadas, y asociadas a los discos de fijación de algas pardas se incrementa hacia el submareal, con máximos en los discos de *Lessonia trabeculata* (Fig. 6).

Los discos de fijación de algas pardas han sido descritos como áreas de reclutamiento, desove, refugio contra la predación y hábitat de numerosas especies de macroinvertebrados bentónicos. Sólo algunas de estas especies son residentes exclusivos, y la mayoría de los individuos corresponde a estadios juveniles que migran de estos hábitat discretos durante su desarrollo hacia otros hábitats del entorno (Cancino & Santelices 1984, Vásquez & Santelices 1984, Ojeda & Santelices 1984a). En este contexto, los discos de fijación constituyen reservorios de alto valor en la conservación de la biodiversidad marina costera.

Tabla 2. Diversidad de especies litorales marinas del Parque Bosque Fray Jorge.

Taxa		
PORIFERA		
Desmopongiaacea <i>indet.</i>		
Cnidaria		
<i>Antholoba achates</i> Countony, 1846		
<i>Anthothoe chilensis</i> (Lesson, 1830)		
<i>Phymactis clematis</i> (Drayton, 1846)		
<i>Phymactea pluvia</i> (Drayton, 1846)		
<i>Corynactis</i> sp.		
<i>Actinia</i> sp.		
PLATYHELMINTHES		
Tricladida <i>indet.</i>		
NEMATODA		
Nematoda <i>indet.</i>		
NEMERTEA		
Nemertea <i>indet.</i>		
ANNELIDA		
<i>Chaetopterus</i> sp.		
Eunicidae <i>indet.</i>		
Flabelligeridae <i>indet.</i>		
Glycyeridae <i>indet.</i>		
Hesionidae <i>indet.</i>		
Lumbrineris sp.		
Maldanidae <i>indet.</i>		
<i>Marphysa</i> sp.		
<i>Nereis calloana</i> (Kinberg, 1866)		
<i>Nereis</i> sp.		
Orbiniidae <i>indet.</i>		
<i>Phragmatopoma moerchi</i> Kinberg, 1867		
Phyllodoceidae <i>indet.</i>		
<i>Platynereis</i> sp.		
<i>Polydora</i> sp.		
Polynoidae sp. 1		
Polynoidae sp. 2		
<i>Pseudonereis gallapaguensis</i> Kinberg, 1866		
Sabellidae <i>indet.</i>		
Sabellidae <i>indet.</i>		
<i>Scoletepis</i> sp.		
Serpullidae <i>indet.</i>		
Spionidae <i>indet.</i>		
Spirorbidae <i>indet.</i>		
Syllidae <i>indet.</i>		
Terebellidae <i>indet.</i>		
MOLLUSCA		
Bivalvia		
<i>Aulacomya ater</i> (Molina, 1782)		
<i>Brachiodontes granulata</i> (Hanley, 1843)		
<i>Carditella tegulata</i> (Reeve, 1843)		
<i>Chama pelucida</i> Broderip, 1835		
<i>Entodesma cuneata</i> (Gray, 1828)		
<i>Kellia tumbesiana</i> (Stempell, 1899)		
<i>Linucula pisum</i> (Sowerby, 1833)		
<i>Perumytilus purpuratus</i> (Lamarck, 1819)		
<i>Petricola rigosa</i> (Sowerby, 1834)		
<i>Protothaca thaca</i> (Molina, 1782)		
<i>Semimytilus algosus</i> (Gould, 1850)		
Veneridae <i>indet.</i>		
Gastropoda		
<i>Agathotoma ordinaria</i> (Smith, 1882)		
<i>Calipptraea trochiformis</i> (Born, 1778)		
<i>Collisella</i> sp.		
<i>Concholepas concholepas</i> (Bruguère, 1789)		
<i>Crassilabrum crassilabrum</i> (Sowerby, 1832)		
<i>Crepidula coquimbensis</i> Brown & Olivares, 1996		
<i>Crepidula</i> sp.		
<i>Crucibulum quiriquinae</i> (Lesson, 1830)		
<i>Diloma nigerrina</i> (Gmelin, 1791)		
<i>Eatoniella latina</i> Marincovich, 1973		
<i>Fissurella costata</i> Lesson, 1830		
<i>Fissurella crassa</i> Lamarck, 1822		
<i>Fissurella latimarginata</i> Sowerby, 1835		
<i>Fissurella limbata</i> Sowerby, 1835		
<i>Fissurella maxima</i> Sowerby, 1835		
<i>Fissurella peruviana</i> Lamarck, 1822		
<i>Fissurella</i> sp.		
<i>Mitrella unifasciata</i> (Sowerby, 1832)		
<i>Nassarius gayi</i> (Kiener, 1835)		
<i>Priene scabra</i> (King, 1832)		
<i>Prisogaster niger</i> (Wood, 1828)		
<i>Rissoina inca</i> Orbigny, 1840		
<i>Scurria scurra</i> (Lesson, 1830)		
<i>Siphonaria lessoni</i> (Blainville, 1824)		
<i>Tegula atra</i> (Lesson, 1830)		
<i>Tegula luctuosa</i> (Orbigny, 1841)		
<i>Tegula quadricostata</i> (Wood, 1828)		
<i>Tegula tridentata</i> (Potiez & Michaud, 1838)		
<i>Thais haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)		
<i>Tricolia macleani</i> Marincovich, 1973		
<i>Turritella cingulata</i> Sowerby, 1825		
Vermetidae <i>indet.</i>		
<i>Xanthochorus cassidiformis</i> (Blainville, 1832)		
Polyplocophora		
<i>Acanthopleura echinata</i> (Barnes, 1823)		
<i>Chaetopleura peruviana</i> (Lamarck, 1819)		
<i>Chiton cumingsii</i> Frembly, 1827		
<i>Chiton granosus</i> Frembly, 1927		
<i>Chiton</i> sp.		
<i>Enoplochiton niger</i> (Barnes, 1824)		
<i>Tonicia</i> sp.		
Opisthobranchia		
Opisthobranchia <i>indet.</i>		
<i>Anisodoris ruberghi</i> Marcus & Marcus, 1967		
ARTHROPODA		
Pygogonida		
<i>Achelia assimilis</i> (Haswell, 1884)		
Cirripedia		
<i>Austrorhynchus psittacus</i> (Molina, 1782)		
<i>Balanus flosculus</i> Darwin, 1854		
<i>Balanus laevis</i> Darwin, 1854		
<i>Jehlius cirratus</i> (Darwin, 1854)		
<i>Notochlamys scabrosus</i> (Darwin, 1854)		
<i>Verruca laevigata</i> (Sowerby, 1827)		
Decapoda		
<i>Latreutes antiborealis</i> Holthius, 1952		
<i>Hippolyte williamsi</i> Schmitt, 1924		
<i>Nauticaris magellanica</i> (H. Milne Edwards, 1888)		
<i>Enalaeus dozei</i> (Milne Edwards, 1891)		
<i>Synalpheus spinifrons</i> (Milne Edwards, 1837)		
<i>Betaeus emarginatus</i> (H. Milne Edwards, 1837)		
<i>Betaeus truncatus</i> Dana, 1852		
Alpheidae <i>indet.</i>		
<i>Alpheus inca</i> Wieksten & Mendez, 1981		
<i>Alpheus chilensis</i> Coutiere, 1902		
<i>Rhynchocinetes typus</i> (Milne Edwards, 1837)		
<i>Allopetrolisthes punctatus</i> (Guérin, 1835)		
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i> (Milne Edwards, 1935)		
<i>Allopetrolisthes angulosus</i> (Guérin, 1835)		
<i>Liopetrolisthes mitra</i> (Dana, 1852)		
<i>Megalobrachium peruvianum</i> Haig, 1960		
<i>Pachycheles grossimanus</i> (Guérin, 1835)		
<i>Pachycheles chilensis</i> Carvacho, 1968		
<i>Petrolisthes violaceus</i> (Guérin, 1831)		
<i>Petrolisthes tuberculatus</i> (Milne Edwards, 1837)		
<i>Petrolisthes tuberculatus</i> (Guérin, 1835)		
<i>Petrolisthes desmaresti</i> (Guérin, 1835)		
<i>Paguristhes tomentosus</i> (H. M. Edwards, 1848)		
<i>Pagurus forceps</i> (Milne Edwards, 1836)		
<i>Pagurus comptus</i> White, 1847		
<i>Pagurus villosus</i> Nicolet, 1849		
<i>Pagurus edwardsii</i> (Dana, 1852)		
<i>Halicarcinus planatus</i> (Fabricius, 1775)		
<i>Talipeus dentatus</i> (Milne Edwards, 1834)		
<i>Talipeus marginatus</i> (Bell, 1835)		
<i>Pisoides edwardsi</i> (Bell, 1835)		
<i>Homalaspis plana</i> (H. Milne Edwards, 1834)		
<i>Paraxanthus barbiger</i> (Poepping, 1836)		
<i>Pilumnoides perlatus</i> (Poepping, 1836)		
<i>Gaudichaudia gaudichaudii</i> (Milne Edwards, 1834)		
<i>Acanthocyclus gayi</i> Milne Edwards & Lucas, 1844		
<i>Acanthocyclus halserei</i> Rathbun, 1898		
<i>Pinnixa bahamondet</i> Garth, 1957		
<i>Pinnotheres politus</i> Smith, 1870		
Ostracoda		
<i>Asteropella rotundicostata</i> (Hartmann, 1965)		
Miodocopa		
Peracarida		
<i>Amphoroidea tupa</i> Milne Edwards, 1840		
<i>Dynamenella eatoni</i> (Miers, 1875)		
Isopoda <i>indet.</i>		
<i>Phycolimnoria chilensis</i>		
Anphipoda		
<i>Aora</i> sp.		
Gammaridae <i>indet.</i>		
<i>Elasmopus</i> sp.		
Tanaidacea <i>indet.</i>		
ECHIURIDA		
Echiurida <i>indet.</i>		
BRIOZOA		
Briozoa <i>indet.</i>		
ECHINODERMATA		
Echinoidea		
<i>Loxechinus albus</i> Molina, 1782		
<i>Tetrapyrgus niger</i> Molina, 1782		
Asteroidea		
<i>Patiria chilensis</i> (Lütken, 1859)		
<i>Stichaster striatus</i> Müller & troschel, 1840		
<i>Helianaster helianthus</i> Molina, 1782		
<i>Meyenaster gelatinosus</i> (Meyen, 1834)		
Ophiuroidea		
Ophiurida		
<i>Ophiactis krøyeri</i>		
Holothuroidea		
<i>Patallus mollis</i> Selenka, 1868		
<i>Athyonidium chilensis</i> (Semper, 1868)		
UROCHORDATA		
<i>Pyura chilensis</i> Molina, 1782		
<i>Ciona intestinalis</i> Linnaeus, 1767		
Tunicata <i>indet.</i>		

Estructura de las comunidades submareales de fondos blandos

Las comunidades de fondos blandos submareales someros (2 a 10 m de profundidad) de la costa del P. N. Bosque Fray Jorge han sido pobremente muestreadas. Un estudio de línea base efectuado en la Ensenada El Zapallo, en el litoral sur del Parque, muestra una comunidad estructuralmente simple compuesta por un gastrópodo (*Oliva peruviana*), un bivalvo Veneridae, anfipodos, isópodos y poliquetos de las Familias Spionidae y Lumbrineridae (IFOP 1999).

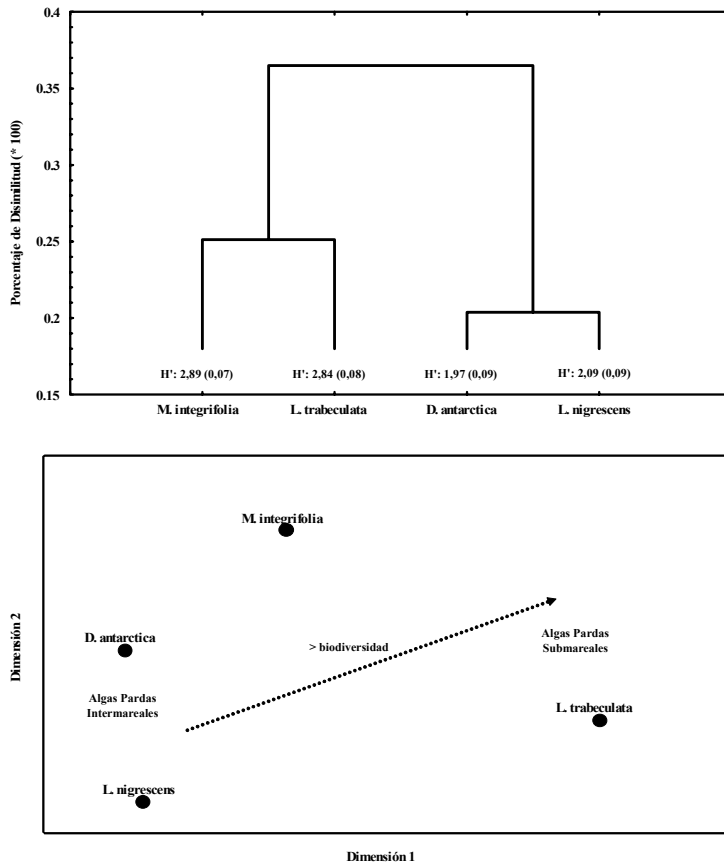


Fig. 6. Análisis de agrupamiento y de nMDS de las comunidades de macroinvertebrados asociados a los discos basales de algas pardas del Parque Nacional Bosque Fray Jorge.

ECOSISTEMAS DE ESTUARIOS

Estructura de las comunidades del humedal costero del Río Limarí

El límite sur del P. N. Bosque Fray Jorge está determinado por la desembocadura del Río Limarí, donde existe un estuario de barrera de aproximadamente 4 km de largo. La boca del estuario está conectada al mar durante todo el año. Este ecosistema de estuario ha sido caracterizado utilizando siete unidades de paisaje: orillas, roqueríos, dunas, playa, bajarías y espejo de agua (Fig. 7). La flora de las orillas y de las dunas está compuesta principalmente por *Baccharis* sp, *Salicornia* sp, *Paspalum pectinatum*, *Selliera radicans*, *Jussiaea repens* y *Potamogeton pectinatus*. La fauna acuática bajo el espejo de agua del estuario está caracterizada por el camarón de río *Cryphiops caementarius* y peces como la lisa *Mugil cephalus*, el bagrecito *Trichomyterus areolatus* y el pejerrey *Basilichthys microlepidotus*. El cangrejo

corredor *Hemigrapsus crenulatus* caracteriza la orilla del estuario y la playa (Gil 1988).

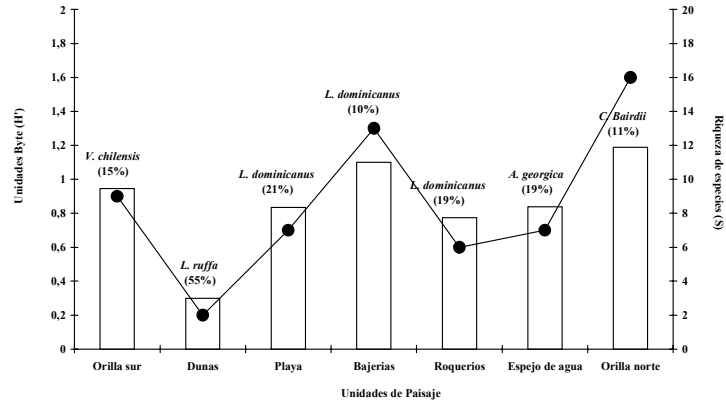


Fig. 7. Distribución de la avifauna en siete unidades de paisajes del estuario de la desembocadura del Río Limari.

La avifauna del estuario está conformada por 24 especies de aves residentes y migratorias. Las aves más frecuentes del estuario son el Playero de Baird *Calidris bairdii*, la gaviota *Larus dominicanus*, el queltehue *Vanellus chilensis*, el cormorán negro *Phalacrocorax olivaceus*, el pato jergón grande *Anas georgica*, el zarapito *Numenius phaeopus*, el pitototy *Tringa* sp, la garza chica *Egretta thula* y el chincol *Zonotrichia capensis* (Gil 1988, Cortés et al. 2000). La composición y estructura del ensamble de aves que habita el estuario cambia según el tipo de paisaje, y probablemente de acuerdo a la época del año en que se observa (Fig. 7). La riqueza de especies y la diversidad (H') aumenta en las orillas y en las bajerías del estuario debido a la baja dominancia porcentual de las especies más frecuentes. En contraste, la diversidad y la riqueza específica es menor en el resto de las unidades de paisaje, donde los ensambles de aves presentan una mayor dominancia específica. Esto es particularmente evidente en las dunas donde la especie más frecuente es el colegial *Lessonia rufa* (Fig. 7).

Efectos de ENOS y surgencia costera en las comunidades marinas litorales

El Niño Oscilación del Sur (ENOS) puede tener un gran impacto sobre la biota litoral, dependiendo de su frecuencia e intensidad (Camus 1990). Su efecto en las poblaciones litorales incluye mortalidades masivas que producen reducciones drásticas de sus abundancias que en casos extremos pueden llevar a la extinción local (Jaksic 2000). También genera procesos de migración batimétrica e intrusión de especies exóticas (Soto 1985, Tomicic 1985). Estos efectos son calificados como catastróficos, modificando el ordenamiento espacial de las poblaciones, y por ende, la composición, estructura y organización de las comunidades marinas costeras y submareales someras (Jaksic 2000). ENOS tiene un papel importante como proceso perturbador y generador de un área de alta inestabilidad e impredecibilidad entre los 6° y los 30° S, sometiendo a los componentes de la biota de esta región a extinciones locales no selectivas (Camus 1990).

Los centros de surgencia costera permanente han sido considerados como agentes modificadores de la biota litoral, los que en contraste con ENOS, presentan un área de influencia espacialmente menor. La surgencia costera incrementa la abundancia y la productividad de las comunidades (Vásquez et al. 1998), y en presencia de un agente de perturbación de gran escala (por ejemplo ENOS), favorece la persistencia de las poblaciones, deprimiendo los efectos del calentamiento de aguas superficiales (González et al. 1998, Vásquez et al. 1998). En este contexto, la biota de las costas del Parque Bosque Fray Jorge puede ser considerada como un reservorio estratégico de la biodiversidad marina del norte de Chile y requiere de estudios innovadores que clarifiquen la diversidad, estructura y funcionamiento de sus comunidades intermareales y submareales someras.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los editores de este libro por incorporar un importante escenario geográfico del Parque Nacional Bosque Fray Jorge, e invitarnos generosamente a colaborar en esta obra. A todos quienes ayudaron y “desenterraron” información para elaborar esta revisión. Hemos incorporado data y observaciones relevantes no publicadas, obtenidas a través de los Proyectos FONDECYT 5960001, 1000044 y 1010706. Esta es una contribución del Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA).

LITERATURA CITADA

- ALARCON RA (2000) Corallinales (Rhodophyta) de la zona submareal del norte de Chile. Tesis para optar al título de Biólogo Marino. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte.
- ALVEAL K, ROMO H & J VALENZUELA (1973) Consideraciones ecológicas de las regiones de Valparaíso y de Magallanes. *Revista de Biología Marina* 15:1-29.
- CANCINO J & B SANTELICES (1984). Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 23-33.
- CAMUS PA (1990) Procesos regionales y fitogeografía en el Pacífico Suroriental: el efecto de "El Niño-Oscilación del Sur". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 11-17.
- CAMUS PA (2001) Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 587-617. 1990.
- CASTILLA JC (1976) Parques y reservas marítimas chilenas, necesidad de creación, probables localizaciones y criterios básicos. *Medio Ambiente (Chile)* 2: 70-80.
- CORTES M, M CONTRERAS, P DURAN & K VARAS (2000) Informe preliminar de la ornitofauna presente en la desembocadura del río Limari. Universidad Católica del Norte. Facultad de Ciencias del Mar. Coquimbo.
- ENFIELD DB (1989) El Niño, past and present. *Geophysics* 27: 159-187.
- GIL RE (1988) Dispersión o retención: El problema de las larvas de *Cryphiops caementarius* (Crustacea: Palaemonida) en el estuario del río Limarí, IV Región. Tesis para optar al título de Biólogo Marino. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte.
- GONZALEZ EH, G DANERI, D FIGUEROA, JL IRIARTE, N LEFEVRE, G PIZARRO, R QUIÑÓNEZ, M SOBERZO & A TRONCOSO (1998) Producción primaria y su destino en la trama trófica pelágica y océano profundo e intercambio océano-atmósfera de CO₂ en la zona norte de la corriente de

- Humboldt (23°S): Posibles efectos del evento El Niño 1997-1998 en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 429-458.
- IFOP (1999) Estudio piloto ecológico y socio-económico en áreas potenciales de reserva marina en la III y IV Regiones. Informe Final FIP 97-50. 194 pp.
- JAKSIC FM (2000) Ecología de comunidades. Eds. Universidad Católica de Chile. 233 pp.
- LANCELOTI D & JA VÁSQUEZ (1999) Biogeographical patterns of benthic invertebrates in the southeastern Pacific littoral. *Journal of Biogeography* 26: 1001-1006.
- LANCELOTTI D & JA VÁSQUEZ (2000) Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 99-129.
- MENESES I (1993) Vertical distribution of coralline algae in the rocky intertidal of northern Chile. *Hydrobiologia* 260/261: 121-129.
- OJEDA PF & B SANTELICES (1984a) Invertebrate communities in holdfast of *Macrocystis pyrifera* from southern Chile. *Marine ecology Progress Series* 16: 65-73.
- OJEDA PF & B SANTELICES (1984b) Ecological dominance of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) in central Chile. *Marine ecology Progress Series* 19: 83-91.
- RAY GC (1991) Coastal-zone biodiversity patterns *BioScience* 41: 90-98.
- SANTELICES B (1989) Algas Marinas de Chile, Distribución, Ecología, Utilización y Diversidad. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 380 pp.
- SANTELICES B & FP OJEDA (1984) Recruitment, growth and survival of *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) at various tidal levels in exposed habitats of central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 19: 73-82.
- SANTELICES B, JC CASTILLA, J CANCINO & P SCHMIEDE (1980) Comparative ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillea antarctica* (Phaeophyta) in Central Chile. *Marine Biology* 59: 119-132.
- STRUB PT, JV MESIAS, V MONTECINOS, J RUTLAND & S SALINAS (1998) Coastal ocean circulation off western South America. En: KH Brink & A R Robinson (eds) *The global coastal ocean*. John Wiley & Sons Inc. New York. *The Sea* 11: 273-313.
- SOTO R (1985) Efectos del fenómeno de El Niño 1982-83 en ecosistemas de la I Región. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32: 199-206.
- STOTZ W, J ABURTO, LM CAILLAUX & SA GONZÁLEZ (2004) Rocky subtidal community zonation along the exposed coast of north-central Chile. *In litterallis*.
- TOMICIC JJ (1985) Efectos del fenómeno de El Niño 1982-83 en las comunidades litorales de la península de Mejillones. *Investigaciones Pesqueras (Chile)* 32: 209-213.
- VÁSQUEZ JA (1989) Estructura y organización de huirales submareales de *Lessonia trabeculata*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile.
- VÁSQUEZ JA (1992) *Lessonia trabeculata*, a subtidal bottom kelp in northern Chile: a case study for a structural and geographical comparisons. In: U Seeliger (ed), *Coastal Plants of Latin America*: 77-89. Academic Press, San Diego.
- VÁSQUEZ JA (1993) Patrones de distribución de poblaciones submareales de *Lessonia trabeculata* en el norte de Chile. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte. Coquimbo. Chile. *Serie Ocasional* 2: 187-211.
- VÁSQUEZ JA & B SANTELICES (1984) Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 57: 131-154.
- VÁSQUEZ JA & A BUSCHMANN (1998) Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:41-52.

- VÁSQUEZ 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.
- VÁSQUEZ JA, E FONCK & JMA VEGA (2001a) Diversidad, abundancia y variabilidad temporal de ensambles de macroalgas del submareal rocoso del norte de Chile. En: K Alveal & T Antezana (eds) *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual, bases científico técnicas, teorizaciones y perspectivas*: 351-366. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción (CHILE).
- VÁSQUEZ JA, D VÉLIZ & LM PARDO (2001b) Vida bajo las grandes algas pardas. En: K Alveal & T Antezana (eds) *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual, bases científico técnicas, teorizaciones y perspectivas*: 293-308. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción (CHILE).