

El Niño 1997-98 en el norte de Chile: efectos en la estructura y en la organización de comunidades submareales dominadas por algas pardas.

El Niño 1997-1998 in northern Chile: effects on the structure and organization of subtidal communities dominated by kelps.

JULIO A. VÁSQUEZ

J. M. ALONSO VEGA

Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar

Universidad Católica del Norte.

Casilla 117. Coquimbo. Chile.

e-mail: jvasquez@ucn.cl

Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas - CEAZA. www.ceaza.cl

RESUMEN

Este trabajo analiza los efectos de El Niño 1997-1998 en las comunidades submareales costeras en una localidad del norte de Chile, enfatizando los cambios registrados sobre los patrones de abundancia y distribución temporal de comunidades submareales de fondos duros dominados por *Lessonia trabeculata* y *Macrocystis integrifolia*. En particular, se comparan los efectos (antes, durante y después) generados por El Niño 1997-98 en diversos grupos de organismos bentónicos (pastoreadores, predadores, organismos dominantes en biomasa y ensamblajes de macroinvertebrados), claves en la estructura y organización de las comunidades submareales. Este trabajo constituye uno de los pocos trabajos, que documentan los cambios temporales en períodos pre, durante y post ENOS, en comunidades submareales someras del norte de Chile.

En contraste con lo informado para otras latitudes, durante ENOS 1997-98 y en ENOS anteriores, El Niño 1997-1998 no causó una desaparición completa de los huirales submareales en el norte de Chile. La des-

trucción del huiral, luego de un año desde la máxima expresión del ENOS 1997-1998, es consecuencia del incremento en la densidad de pastoreadores, y la desaparición del gremio de predadores de alto nivel (estrellas). Estos cambios en las especies claves de las comunidades de huirales submareales, generaron una modificación en los ensamblajes de macroinvertebrados, y una pérdida de estacionalidad en las abundancias de invertebrados después del ENOS 1997-98.

ENOS debiera ser incorporado como un factor más de variabilidad interanual, a la que los organismos que ocurren en ambientes marinos costeros deben estar adaptados.

ABSTRACT

This study analyzes the effects of the 1997-98 El Niño on coastal subtidal communities in northern Chile, emphasizing changes recorded on the patterns of abundance and temporal distribution of subtidal hard-bottom communities dominated by *Lessonia*

Palabras claves: *Macrocystis*, *lessonia*, herbivoría, comunidades costeras submareales.

Key words: *Macrocystis*, *Lessonia*, herbivory, coastal subtidal communities.

trabeculata and *Macrocystis integrifolia*. Specifically, the before, during, and after-effects generated by 1997-98 El Niño were intercompared in different groups of benthic organisms. These included grazers, predators, organisms dominant in biomass, and assemblages of macroinvertebrates performing key roles in the structure and organization of the subtidal communities. This study is one of the few which documents changes over time in shallow subtidal communities in northern Chile from the before, during, and after-ENSO perspective.

In contrast to reports made at other latitudes during the 1997-98 ENSO and previous ENSO phenomena, the El Niño of '97-98 did not cause the complete disappearance of subtidal seaweed beds in northern Chile. The destruction of the seaweed beds a year after the main expression of the 1997-98 ENSO was the result of an increase in the densities of grazers and the disappearance of a guild of high-level predators, the sea-stars. These changes in key species in the subtidal seaweed beds produced a modification in the assemblages of macroinvertebrates and a loss of seasonality in abundances of invertebrates following the 1997-98 ENSO.

The ENSO phenomenon should be incorporated as one more factor operative in the interannual variability to which marine organisms of coastal marine environments must be adapted.

INTRODUCCIÓN

La diversidad y el funcionamiento en las comunidades naturales son atributos altamente complejos, resultantes de la interacción entre múltiples factores físicos y biológicos que pueden estar organizados jerárquicamente, tanto en el espacio como en el tiempo (Ray, 1991; Ricklefs & Schluter, 1993). Debido a esta complejidad, el estudio de la estructura y la organización de los

ecosistemas terrestres y marinos ha avanzado a través del análisis de factores aislados, y sólo recientemente el conocimiento acumulado ha permitido realizar estudios más completos o con un enfoque integrador (Fernández *et al.*, 2000).

En los ecosistemas marinos costeros en particular, tanto en Chile como en otras áreas del mundo, el estudio de la estructura y la organización ha supuesto un importante desafío científico por la gran extensión y muchas veces poca accesibilidad de algunas áreas litorales. En Chile, este problema es especialmente relevante en ambientes submareales, donde las dificultades logísticas y de muestreo han limitado fuertemente su estudio. Por otra parte, muchos de los estudios realizados en Chile se han focalizado principalmente en la elaboración de inventarios de especies, sin un análisis de los procesos y factores que afectan la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico a distintas escalas (Vásquez *et al.*, 1998).

Los aproximadamente 4.200 km de costa de Chile continental a lo largo de la costa del Pacífico Suroriental, atraviesan diferentes condiciones ambientales fuertemente asociadas a la latitud (18° - 56° S). La mayoría de esta costa ocurre a lo largo de la subducción de la placa oceánica de Nazca bajo la placa continental de América del Sur, produciendo movimientos sísmicos de gran intensidad. Esta región del Pacífico suroriental se caracteriza por: a) fuertes afloramientos costeros de aguas ricas en nutrientes ("upwelling"), generando una abundancia relevante de recursos marinos renovables, b) elevaciones o subsidencias de la línea de la costa como consecuencia de terremotos; y c) una fuerte influencia de perturbaciones oceanográficas de gran escala como El Niño Oscilación Sur (ENOS) (Fernández *et al.*, 2000).

Entre las perturbaciones de gran escala que afectan la costa de Chile, la principal anomalía oceanográfica es el evento de El Niño y su contraparte atmosférica, la Oscilación del Sur (Castilla *et al.*, 1993). Una de las interpretaciones de mayor aceptación

es que los eventos El Niño ocurren como un ciclo interno de retornos positivos y negativos dentro del acoplamiento del sistema océano-atmósfera del Pacífico tropical. Las ondas Kelvin ecuatoriales se generan y se propagan desde el oeste hacia Sudamérica, deprimiendo la termoclina y aumentando el nivel del mar. El resultado de estos cambios se traduce en un aumento de la temperatura superficial entre 3-5 °C, y en un aumento del nivel del mar hasta en 20 cm desde Perú hasta el norte de Chile (Enfield, 1989).

Aun cuando ha existido un interés evidente en determinar los efectos de El Niño en las costas del norte de Chile (Soto, 1985; Tomicic, 1985), sólo unos pocos trabajos se escapan de lo anecdótico al momento de evaluar su efecto en la estructura y la organización de las comunidades marinas costeras. La escasa información al respecto se concentra en comunidades intermareales (Camus, 1990, 1994 a, 1994 b; Castilla & Camus 1992), con una evidente desinformación del efecto de El Niño en comunidades submareales someras (Vásquez *et al.*, 1998). En general, aun cuando es posible generar buenas observaciones durante el evento, se carece de información entre eventos (Camus, 1994 a, 1994 b), imposibilitando las comparaciones entre situaciones con y sin El Niño. Por otro lado, aun la comunidad científica nacional considera a El Niño como un evento estocástico que interrumpe o modifica la secuencia temporal de las poblaciones y comunidades marinas costeras. Por el contrario, El Niño debe ser incorporado como un factor de variabilidad interanual, a la que los organismos que ocurren en ambientes marinos costeros deberían estar adaptados (Camus, 1994 a; Vásquez *et al.*, 1998, 2000). A lo anterior, se suma la dificultad de disponer de recursos para generar series de tiempo adecuadas que permitan comparar situaciones con y sin El Niño, y comparaciones entre distintos eventos El Niño.

Ambientes intermareales y submareales someros (ca 30 m profundidad) de fondos duros, están dominados por asociaciones de grandes algas café de los órdenes Laminariales, Fucales y Durvilleales ("huirales" *sensu*

Vásquez, 1990). Estos ambientes constituyen zonas de alta productividad y albergan una importante diversidad y abundancia de macroinvertebrados y peces. Las macroalgas que conforman estos huirales y en especial sus discos de adhesión, han sido descritos como áreas de refugio contra la predación, corrientes de fondo y oleaje, y como áreas de desove, asentamiento larval y crianza de juveniles generando focos de alta riqueza específica (Vásquez & Santelices, 1984; Vásquez *et al.*, 2001). En el norte de Chile *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices y *Macrocystis integrifolia* Bory, son los organismos dominantes en cobertura y biomasa en ambientes submareales someros de fondos rocosos. Estas macroalgas son altamente sensibles a los cambios en la temperatura superficial del mar, constituyendo una de las especies que muestran altas mortalidades durante el fenómeno El Niño (Tomicic, 1985; Camus, 1994a, 1994b).

Este trabajo analiza los efectos de El Niño 1997-1998 sobre los patrones de abundancia y distribución temporal de comunidades submareales de fondos duros dominados por *Lessonia* y *Macrocystis*. En particular, se comparan los efectos (antes, durante y después) generados por El Niño 1997-1998 en diversos grupos de organismos bentónicos claves (pastoreadores, predadores, organismos dominantes en biomasa y ensamblajes de macroinvertebrados), en la estructura y organización de estas comunidades submareales del norte de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Ambientes submareales someros de fondos rocosos dominados por algas pardas de los géneros *Lessonia* y *Macrocystis*, fueron evaluados estacionalmente entre julio de 1996 y septiembre de 2000, en caleta Constitución, península de Mejillones (ca. 23° S, Fig. 1). Para una descripción más detallada del área de estudio (estructura y funcionamiento) véase Vásquez *et al.* (1998, 2001) y Vega & Vásquez (2002).

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE ALGAS PARDAS (“HUIRALES”).

Los patrones de distribución espacial y temporal de la abundancia de *Lessonia trabeculata* y *Macrocystis integrifolia* fueron evaluados estacionalmente mediante dos transectos permanentes, perpendiculares a la costa entre 0 y 14 m de profundidad. Los transectos de 160 m de largo, fueron subdivididos cada 10 m. Dos buzos autónomos (SCUBA) recorrieron el transecto, 1 m a cada lado de la línea, evaluando 17 unidades de muestreo de 10 m² cada uno (ver metodología en Vásquez & González, 1995). En cada unidad muestreal (10 m²), se evaluó el número de plantas juveniles (sin estructuras reproductivas, < 5 cm Ø diámetro disco), y de plantas adultas (con soros). La densidad de plantas juveniles y adultas se expresan como número de plantas por cada 10 m² (N=68).

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE ASTEROIDEOS

Cuatro especies de asteroideos: *Heliaster helianthus* (Lamarck), *Meyenaster gelatinosus* (Meyen), *Luidia magellanica* Leiboldt y *Stichaster striatus* Müller & Troschel, son frecuentes en el submareal somero del norte de Chile (Viviani, 1978), formando el más importante gremio de predadores de alto nivel trófico (Vásquez, 1989). Para evaluar los patrones de distribución espacial y temporal de este gremio de predadores, antes-durante-después de El Niño 1997-1998 se utilizaron los mismos transectos y unidades de muestreo utilizados en la evaluación de los huirales. En cada unidad muestreal (10 m²), se contó el número de asteroideos por especie. La densidad de individuos fue expresada en 10 m² (N=68).

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE PASTOREADORES (“ERIZOS DE MAR”)

Los cambios temporales relacionados a El Niño 1997-1998 de la distribución y la densidad de los erizos de mar *Tetrapygus niger* (Molina), y *Loxechinus albus* (Molina),

asociados a los huirales se determinan mediante cuadrantes al azar de 0,25 m², lanzados al interior de los cuadrantes de 10 m² que dividen los transectos antes descritos. La densidad de erizos de mar se expresa en N° de individuos por 0,25 m².

ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS ASOCIADOS A HUIRALES SUBMAREALES

Los cambios en la estructura de las comunidades de fondos duros (antes-durante-después de El Niño 1997-1998) fueron evaluados a través del análisis de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos asociados a los huirales submareales (entre plantas). La diversidad y abundancia de macroinvertebrados bentónicos fue evaluada mediante muestreos destructivos con cuadratas de 0,25 m², lanzados al azar en cada uno de los cuadrantes de 10 m² que dividen los transectos usados en la cuantificación de la abundancia de los huirales dominantes. Dos buzos, uno a cada lado de la línea del transecto, recolectaron la fauna en bolsas de malla numeradas de 1 mm de trama, en playa la fauna fue colocada en bolsas plásticas previamente rotuladas. El material biológico fue fijado *in situ* con formalina diluida al 8% en agua de mar y, posteriormente, conservada en alcohol al 70%. En el laboratorio, los invertebrados fueron separados e identificados al nivel taxonómico más bajo posible, utilizando la literatura considerada en Vásquez *et al.* (2001), y en Lancellotti & Vásquez (1999, 2000).

La variación de los patrones temporales del ensamble de invertebrados asociados a huirales submareales, y en relación a El Niño 1997-1998, fue analizada mediante: (a) métodos univariados (riqueza de especies, índices de diversidad (H') y uniformidad (J') biológica de Shannon Wiener y (b) análisis multivariado de conglomerado producido por una matriz de doble entrada especie/abundancia y mediante un análisis de escalamiento no métrico multidimensional nMDS (Clarke, 1993).

Para evaluar los patrones temporales de abundancia (huirales, erizos de mar y asteroideos), se utilizó análisis de la varianza

de una vía (ANDEVA). Previamente, se transformaron los datos a la raíz cuadrada más uno, usando como variable dependiente la densidad de cada especie y como factor fijo (variable independiente) la estación del año (Sokal & Rohlf, 1981). Cuando se detectaron diferencias significativas de la abundancia en los distintos grupos analizados y en función de la serie temporal estudiada, se utilizó el test *a posteriori* de Tukey para discriminar entre estaciones del año.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

EFFECTOS DE EL NIÑO 1997-1998 EN LOS HUIRALES SUBMAREALES

Dos especies de algas laminariales, *Macrocystis integrifolia* y *Lessonia trabeculata*, son los organismos de mayor cobertura y biomasa, en consecuencia los organismos estructuradores de la comunidad entre los 0 y los 15 m de profundidad. Estas macroalgas, como en numerosas localidades entre los 18° y los 30° S (Viviani, 1978; Vásquez, *et al.* 2001) forman un huiral mixto en el submareal rocoso de caleta Constitución en la península de Mejillones. La abundancia de plantas de este huiral varía significativamente (ANDEVA, $p < 0,05$) entre estaciones dentro de un mismo año y entre años durante el período de estudio (Fig. 1A). Para *Macrocystis* y *Lessonia* en el área de estudio, El Niño 97-98 mostró sólo un leve efecto en la abundancia de sus poblaciones, que se traduce en una disminución de la densidad de plantas adultas y juveniles durante el verano de 1997. Durante la declinación del evento El Niño (verano-otoño de 1998), las poblaciones muestran una rápida recuperación debido al reclutamiento de juveniles (Figs. 1B y C). Sin embargo, durante La Niña (1999), las poblaciones de *Macrocystis* muestran una disminución significativa (ANDEVA, $p < 0,05$) en la abundancia de sus poblaciones, desapareciendo al final de la serie temporal evaluada en este estudio (Fig. 1B). Esta variabilidad contrasta fuertemente con el aumento de la abundancia de plantas de *Lessonia tra-*

beculata, aún cuando se observa un decremento de la abundancia de plantas juveniles y adultas durante el año 2000 (Fig. 1C).

EFFECTO DE EL NIÑO 1997-1998, EN LOS PRINCIPALES PASTOREADORES BENTÓNICOS.

El patrón de distribución temporal de *Loxechinus albus* difiere significativamente (ANDEVA, $p < 0,05$) del *Tetrapygyus niger* (Fig. 2). La densidad de *Loxechinus albus* (erizo comestible) en los transectos permanentes es baja (ca 1-2 ind/0.25 m²) en comparación a la densidad de *Tetrapygyus niger* (erizo negro), sin cambiar significativamente a lo largo del tiempo (1996-2000, Fig. 2). Sin embargo, las menores abundancias se observaron durante otoño-invierno de 1998 (ca 0,5 ind/0,25 m²). En contraste, *Tetrapygyus niger* presenta dos períodos de abundancia significativamente diferentes (ANDEVA, $p < 0,05$) (Fig. 2). El primero ocurre desde invierno de 1996 hasta verano de 1999, y se caracteriza por bajas densidades promedios (ca 2 a 4 ind / 0,25 m²). Aun cuando hay una disminución de la densidad de *Tetrapygyus* (ca 2 ind / 0,25 m²) durante el máximo calentamiento superficial (primavera-verano 1998), ésta no difiere significativamente (test de Tukey, ANDEVA) con las estaciones del año pre-El Niño 1997-98. A partir del otoño de 1999, durante La Niña, la abundancia de *Tetrapygyus* fluctúa entre ≈ 10 a 13 ind / 0,25 m²). Este aumento de *Tetrapygyus*, el pastoreador más abundante en el sistema estudiado (Vásquez *et al.*, 1998) se correlaciona significativamente con la disminución de los huirales dominantes ($r^2 = 0.659$, $p < 0.05$), principalmente, con *Macrocystis integrifolia*.

EFFECTO DE EL NIÑO 1997-1998 EN LOS PRINCIPALES CARNÍVOROS BENTÓNICOS

Los patrones de distribución temporal de las distintas especies de asteroideos del sistema bentónico estudiado, difieren significativamente (ANDEVA, $p < 0,05$) entre sí (Fig. 3). *Heliaster helianthus*, el asteroideo más abundante en el área de estudio, incrementa signi-

ficativamente su abundancia (ANDEVA, $p < 0,05$) durante El Niño 1997-1998, en contraste con la condición pre-evento (1996). Sin embargo, durante La Niña 1999 la densidad de *Helias-ther* es significativamente mayor (ANDEVA, $p < 0,05$) que la encontrada en condiciones pre y durante El Niño 1997-1998 (Fig. 3A).

Durante primavera de 1999 en presencia de La Niña, la densidad de *Stichaster striatus* es significativamente mayor (ANDEVA, $p < 0,05$) en comparación con las otras estaciones del año durante el período de estudio (Fig. 3B). El notorio incremento en la abundancia de esta especie se debe a la formación de agregaciones reproductivas y a la presencia de individuos juveniles. Obviando estos patrones de agregación, la abundancia de *Stichaster* durante El Niño 1997-1998 es significativamente mayor (ANDEVA, $p < 0,05$) a las abundancias observadas pre-evento, sugiriendo un efecto positivo en la abundancia de esta especie (Fig 3B).

Meyenaster gelatinosus disminuye su abundancia significativamente (ANDEVA, $p < 0,05$) durante El Niño 1997-1998, en comparación con las abundancias observadas antes y después del evento oceanográfico analizado. Debido a un reclutamiento masivo durante la primavera de 1999 (Fig. 3C), la población se recupera incrementando significativamente su abundancia promedio. En este contexto, y en contraste con los patrones de los otros predadores antes analizados, El Niño 1997-1998 produce un efecto negativo en la abundancia y la distribución de *Meyenaster gelatinosus*. En contraste, períodos fríos (La Niña) generan reclutamientos exitosos permitiendo la recuperación de la abundancia promedio de *Meyenaster*, los que durante períodos fríos fluctúan entre 1-2 ind / 10 m².

Luidia magellanica, sin duda el predador de mayor tamaño, presenta las densidades más bajas (ca 1 ind / 10 m²) del gremio de predadores en el área de estudio. La población de *Luidia* presenta una disminución significativa (ANDEVA, $p < 0,05$) durante El Niño (verano-otoño 1998) con valores pro-

medio menores a 0,5 ind / 10 m², contrastando con su abundancia pre-evento y durante La Niña 1999 (Fig. 3D). La ocurrencia de fondos mixtos de arena-roca, hacen de esta especie un importante componente de la comunidad constituyéndose junto a *Meyenaster* en los predadores topos (*sensu* Paine, 1966) del sistema submareal estudiado (Vásquez *et al.*, 1998).

Luidia y *Meyenaster* son los asteroideos con mayor frecuencia de *Tetrapygyus* en sus estómagos evertidos (Viviani, 1978; Vásquez, 1993; Vásquez & Buschmann, 1997). En consecuencia, la disminución de estos predadores parece explicar el aumento de *Tetrapygyus*, y por ende, la disminución significativa de la pradera de *Macrocystis integrifolia* en el área de estudio.

EFFECTO DE EL NIÑO 1997-1998 EN LOS ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS

La variación temporal de la riqueza de especies del ensamble de macroinvertebrados asociados al huiral fluctúa entre 50 y 80 especies durante el período de estudio, sin detectar quiebres relevantes durante El Niño 1997-1998 o La Niña 1999 (Fig. 4A). Los índices de diversidad H' y de uniformidad J' sólo detectaron un quiebre en los patrones en otoño de 1998 (Fig. 4B) durante la declinación de El Niño, registrándose una disminución de los índices de diversidad como consecuencia de la dominancia numérica de especies hemisésiles filtradoras (tunicados y moluscos bivalvos). La densidad total de macroinvertebrados, en contraste con las otras variables comunitarias, presentó una alta y significativa variabilidad temporal (ANDEVA, $p < 0,05$) antes (1996) y después de El Niño (La Niña 1999-2000), contrastando con las bajas densidades durante El Niño 1997-1998 (Fig. 4C).

Los análisis multivariados (análisis de conglomerados y nMDS), combinan dos atributos comunitarios, riqueza de especies y abundancia relativa por especie, caracteri-

zando los ensamblajes de macroinvertebrados en el área de estudio (Fig. 5). El análisis de conglomerados detectó tres niveles distintos de asociación. El primer nivel separa un grupo de asociaciones que caracteriza a los ensamblajes de invertebrados en el período pre-El Niño (invierno de 1996 hasta otoño de 1997). El segundo nivel separa otoño, invierno y primavera 1999, caracterizando a la comunidad de invertebrados durante La Niña. Un tercer nivel separa a los ensamblajes conformados durante El Niño 1997-1998 y los encontrados durante 2000 (Fig. 5A).

El análisis nMDS muestra el trayecto temporal de los ensamblajes de macroinvertebrados entre 1996 y 2000 (Fig. 5B). La condición pre-El Niño (flecha discontinua de puntos, Fig. 5B), caracteriza un ensamble uniforme en riqueza de especies con una marcada estacionalidad en las abundancias de las especies constituyentes. Ésta puede ser tipificada como “la comunidad de invertebrados asociados a huirales submareales”, descrita por Vásquez (1989). Durante El Niño 1997-1998 (flecha continua, Fig. 5B), se observan tres cambios importantes en la composición de especies: a) en invierno-primavera de 1997, b) durante El Niño, primavera 1997 (verano-otoño 1998), y c) durante La Niña 1999-2000. En este contexto, es relevante destacar que los cambios en abundancia ocurren a una escala anual en contraste con los cambios estacionales detectados en época de pre El Niño en 1996. Post-La Niña 2000 (Flecha discontinua de cuadrados, Fig. 5B), la riqueza específica y la abundancia relativa de éstas, presentan una mayor similitud con condiciones El Niño, que al patrón descrito antes de El Niño 1997-1998 (Fig. 5B).

CONCLUSIONES

Desde hace ya algunas décadas el evento oceanográfico de El Niño ha sido objeto de estudio en el Pacífico suroccidental (Enfield, 1989). El desarrollo tecnológico de sistemas remotos de registro continuo en el

mar, y satelitales han permitido que los procesos oceanográficos involucrados en este evento sean relativamente conocidos (McPhaden, 1999, Chavez *et al.*, 1999). De acuerdo a la información oceanográfica, la duración de El Niño 1997-1998 fue de un año, desde el otoño de 1997 hasta el otoño 1998, y ha sido considerado como uno de los episodios más fuertes registrados hasta la fecha (McPhaden, 1999). Posterior a éste, desde el invierno de 1998, Chávez *et al.* (1999) ha descrito el desarrollo de un fuerte evento de enfriamiento de las capas superficiales conocido como La Niña.

En contraste a los procesos oceanográficos, los procesos biológicos que ocurren durante el desarrollo de un evento oceanográfico como El Niño han sido pobremente descritos. Esto, principalmente debido a las dificultades que significa el monitoreo biológico *in situ*, disponer de una escala temporal adecuada que permita contrastar antes, durante y después de ocurrido el evento. En este contexto, las comunidades submareales de fondos someros, en relación a El Niño, han sido las menos abordadas (Vásquez, *et al.*, 2001). Los eventos El Niño y La Niña generan perturbaciones en el ecosistema temperado del Hemisferio Sur, debiendo ser considerados parte del ecosistema del océano Pacífico Occidental (Vásquez *et al.*, 1998).

A nivel de paisaje costero, una de las consecuencias biológicas de mayor frecuencia durante la manifestación de un evento de El Niño en el litoral del Pacífico americano es la extinción de praderas de algas pardas Laminariales, huirales *sensu* Vásquez (1990) (Camus, 1990, 1994a, 1994b; Ladah *et al.*, 1999; Dayton *et al.*, 2000). En este estudio, durante el evento El Niño 1997-1998, las poblaciones de *Macrocystis* y *Lessonia* no fueron dramáticamente afectadas, disminuyendo sólo sus niveles de abundancia, las que se reestablecieron rápidamente por reclutamientos masivos. Así, en la costa de Antofagasta, más que un proceso de extinción local como ha sido descrito para otros eventos El Niño (*eg.* 1982-1983; ver Soto 1985 y Ca-

mus 1994a, 1994b), o en latitudes más bajas (ca. 10-21 °S) para el El Niño, 1997-1998 (Llellish *et al.*, 2000; Fernández *et al.*, 2000), sólo se detectó un desfase en los patrones estacionales de la abundancia de Laminariales. En este contexto, la ausencia de mortalidades masivas de los huirales submareales durante El Niño 1997-1998 sugiere: a) efectos diferenciales entre distintos eventos El Niño, b) presencia de localidades "fuentes" (*sensu* Camus, 1994 a), donde como consecuencia de atributos del hábitat se mantienen poblaciones de laminariales que "exportan" propágulos hacia otras localidades donde sí se han producido mortalidades masivas (localidades "sumideros", *sensu* Camus, 1994a).

La baja mortalidad de las poblaciones de algas pardas durante El Niño 1997-1998, y la pronta recuperación de sus abundancias post-evento, serían consecuencia de afloramientos costeros simultáneos a la máxima manifestación de El Niño 1997-1998 (Vásquez, *et al.*, 1998). Esto habría disminuido la profundización de la termoclina e incrementado la concentración de nutrientes, favoreciendo la estabilidad de las comunidades submareales someras en el área de estudio (González *et al.*, 1998; Vásquez *et al.*, 1998).

La disminución significativa de plantas de Laminariales, particularmente de *Macrocystis integrifolia* desde otoño de 1999 en adelante (Fig. 1), parece ser un efecto indirecto de El Niño 1997-1998 y directo de La Niña 1999. Para ambas especies de Laminariales dominantes, los incrementos estacionales de la abundancia dentro de un año está relacionada con la incorporación de esporofitos juveniles, tal como ha sido observado para poblaciones de Laminariales en el hemisferio norte (Tegner *et al.*, 1991 1997, Dayton *et al.* 1999). Sin embargo, estos reclutas no siempre alcanzan tamaños adultos en la siguiente estación del año (Tegner *et al.*, 1991, 1997; Vásquez 1989; Vásquez & Buschmann, 1997).

Un factor preponderante en la mortalidad de las grandes algas pardas es el desprendimiento de plantas producto del movi-

miento de agua (impacto del oleaje y arrastre de las corrientes de fondo; Vásquez 1989; Dayton *et al.*, 1984). Este factor de mortalidad diferencial se maximiza con el calentamiento superficial del mar durante períodos ENOS, el que debilita la adhesión del disco basal de las macroalgas, aumentando la mortalidad generada por el movimiento de agua (Dayton & Tegner 1984; Dayton *et al.*, 1999). La mortalidad de macroalgas laminariales constituye un evento de relevancia en el mantenimiento de la biodiversidad de los ambientes costeros (Vásquez *et al.*, 2001), puesto que constituyen áreas de desove, asentamiento y refugio de numerosas especies de macroinvertebrados y peces (Vásquez & Santelices, 1984; Vásquez, 1993).

Este estudio de mediano plazo, evidencia la carencia de patrones estacionales en la abundancia de ambas especies de macroalgas pardas, y refuerza la propuesta de mantener series de tiempo que superen los 5 años (Tegner *et al.*, 1997; Vega & Vásquez, 2002). No obstante lo anterior, durante años sin El Niño, ambas poblaciones de plantas adultas muestran estacionalidad en la dinámica de sus poblaciones con mayores abundancias durante el verano y reclutamientos de juveniles preferentemente durante invierno-primavera. Estos patrones coinciden con los patrones temporales de la dinámica poblacional de laminariales observados en latitudes más altas (Vásquez, 1992).

Otro factor importante en la mortalidad de Laminariales es la presión de herbivoría de pastoreadores bentónicos como erizos de mar y moluscos gastrópodos (Tegner & Dayton, 1991; Vásquez & Bushmann, 1998). En el área de estudio, y en general para el norte de Chile, el principal pastoreador bentónico es *Tetrapygyus niger* ("erizo negro", Vásquez & Bushmann 1997; Vásquez, 2001). En este estudio, existe una relación inversa entre el aumento de pastoreadores bentónicos (erizo negro) y la abundancia de *Macrocystis integrifolia*. Durante el evento La Niña 1998-1999, se produjo un importante reclutamiento del erizo negro *Tetrapygyus niger*,

generando un aumento significativo de las poblaciones adultas durante 1999-2000 (Fig. 3). Estos efectos "cascada abajo" (top-down) han sido extensamente documentados en *Macrocystis pyrifera* en ambos Hemisferios (Vásquez *et al.*, 1984; Dayton, 1985; Dayton *et al.*, 1984; Tomicic, 1985).

Dos patrones distintos de distribución temporal de asteroideos, que representan a los principales carnívoros bentónicos en el sistema bentónico estudiado, fueron detectados durante El Niño 1997-1998. *Heliaster* y *Stichaster* incrementan en densidad durante El Niño, contrastando con la disminución de las abundancias de *Meyenaster* y *Luidia*. Estos cambios en la densidad de asteroideos durante El Niño 1997-1998, parece ser de relevante importancia al momento de explicar la sucesión ecológica post El Niño y la formación de los distintos ensamblajes de macroinvertebrados detectados por los análisis multivariados que se muestran en la figura 5. En las cadenas tróficas litorales bentónicas del norte de Chile, *Luidia* y *Meyenaster* son considerados predadores topos, y ambas especies están por sobre el nivel trófico de *Heliaster* y *Stichaster* (Viviani, 1978). *Luidia* y *Meyenaster* coexisten y predan sobre *Stichaster* y *Heliaster* restringiendo su distribución batimétrica a la franja submareal somera superior e intermareal (Viviani, 1978). La ausencia de *Luidia* y *Meyenaster* en los hábitats submareales someros durante la manifestación de El Niño 1997-1998 son explicadas por migraciones hacia aguas profundas (Vásquez obs. pers.), o por extinción local y fallas en el reclutamiento (Tomicic, 1985, Soto, 1985). En este contexto, el incremento en la abundancia de *Heliaster* y *Stichaster* durante El Niño 1997-98 parece estar directamente relacionado con la ausencia de sus predadores potenciales, y a la disponibilidad de hábitats y presas en fondos más profundos.

Distintas conductas en la obtención del alimento han sido descritas para el gremio de carnívoros asteroideos (Viviani, 1978). *Luidia* y *Meyenaster* son especies cazadoras

solitarias predando sobre otras especies de equinodermos, mientras que *Stichaster* y *Heliaster* pueden llegar a conformar grandes agregaciones que devastan extensas áreas submareales (Viviani, 1978). Esto podría ser asimilado a las conductas de pastoreo descritas para los erizos de mar (Lawrence, 1975). *Luidia* y *Meyenaster*, también son además, importantes predadores de *Tetrapygus* (Viviani, 1978; Vásquez, 1993; Vásquez & Buschmann, 1997). En consecuencia, la disminución de estos predadores genera un complejo efecto "cascada abajo" (top-down, *sensu* Menge, 1992 y 1995) que modifica la estructura y la organización de las comunidades bentónicas en las distintas etapas de los eventos de El Niño y La Niña.

En general, los análisis univariados que consideran la diversidad específica como una variable propicia para la detección de efectos de El Niño 1997-1998, son inadecuados para detectar algún cambio a nivel de la estructura de las comunidades submareales. En este contexto, sólo fue posible apreciar una disminución de los índices de diversidad al final del evento. Los análisis multivariados en cambio, revelan que los eventos El Niño-La Niña podrían ser considerados como fuentes de variabilidad interanuales, modificando la estructura comunitaria de los ambientes submareales estudiados, y favoreciendo la diversidad biológica local. En un contexto regional, esta característica permite encontrar un mosaico de paisajes submareales en distintas etapas serales de sucesión ecológica (Tomicic, 1985; Camus, 1994a, 1994b; Vásquez *et al.*, 1998; Dayton, 1999).

Finalmente, la evidente variabilidad temporal que generan los eventos El Niño y La Niña en la estructura y organización de las comunidades submareales dominadas por algas pardas, sugieren la necesidad de contar con programas de monitoreo de largo plazo. Estos monitoreos permiten detectar cambios en escalas temporales mayores a las que comúnmente son analizadas (eg. este trabajo), permitiendo evaluar estrategias de conservación y manejo de recursos, y el estudio de la

sustentabilidad de la diversidad biológica en el ecosistema marino costero de Chile continental (Vásquez *et al.*, 2001). En este contexto, Chile por su gran extensión de costa (18-56° S) ofrece un escenario ecológico único en el mundo, al momento de evaluar los efectos de eventos oceanográficos de gran escala.

AGRADECIMIENTOS

La serie temporal presentada en este capítulo es producto de financiamiento proveniente de los siguientes Proyectos de Investigación: FONDECYT 5960001, FONDAP, O & BM y FONDECYT 1000044-1010706.

PREFERENCIAS

- Camus, P. A. 1990. Procesos regionales y fitogeografía en el Pacífico Suroriental: el efecto de El Niño, Oscilación del Sur. *Revista Chilena Historia Natural*. 63: 11-17.
- Camus, P. A. 1994a. Dinámica geográfica en poblaciones de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en el norte de Chile: importancia de la extinción local durante eventos de El Niño de gran intensidad. *Invest. Cient. y Tec. Serie Ciencias del Mar* 3: 58-70.
- Camus, P. A. 1994b. Fenología espacial de la diversidad intermareal en el norte de Chile: patrones comunitarios de variación geográfica e impactos de los procesos de extinción-recolonización post El Niño 82/83. *Medio Ambiente* 12 (1): 57-68.
- Castilla, J. C. & P. A. Camus. 1992. The Humboldt-El Niño Scenario: coastal benthic resources and anthropogenic influences, with particular reference to the 1982-83 ENSO. *South African Journal of Marine Science* 12: 703-712.
- Castilla, J. C., S. A. Navarrete & J. Lubchenco. 1993. Southeastern Pacific coastal environments: main features, large scale perturbations, and global climate change. In: Mooney H, E. Fuentes & B. Kronberg (eds) *Earth System Response to Global Climate Change* 13: 167-188. Academic Press Inc.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of change in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18: 117-173.
- Dayton, P. K., Currie, V., Gerrodette, T., Keller, B. D., Rosenthal, R. & D. Ven Tresca. 1984. Path dynamics and stability of some Californian Kelp communities. *Ecological Monographs*. 54: 253-289.
- Dayton, P. K. & M. J. Tegner. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern kelp community. *Science* 224: 283-285.
- Dayton, P. K. 1985. The structure and regulation of some South American kelp communities. *Ecological Monographs* 55: 447-468.
- Dayton, P. K., Tegner, M. J., P. B. Edwards & K. L. Riser. 1999. Temporal and spatial of kelp demography: the role of oceanographic climate. *Ecological Monographs* 69 (2): 219-250.
- Chávez, F., P. Strutton, P. G., Friederich, G. E., Feely, R. A., Felman, G. C., D. G. Foley & M. J. McPhaden. 1999. Biological and chemical response of the equatorial Pacific ocean to the 1997-1998 El Niño. *Science* 286: 2.126-2.131.
- Enfield, D. B. 1989. El Niño, past and present. *Reviews of Geophysics* 27:159-187.
- Fernández, E., Cordova, C. & J. Tarazona. Condiciones del bosque submareal de

- Lessonia trabeculata* en la Isla Independencia durante el Niño 1997-1998. Volumen Extraordinario (en prensa).
- Fernández, F., Jaramillo, E., Marquet, P. A., Moreno, C. A., Navarrete, S. A., Ojeda, F. P., Valdovinos, C. R. & J. A. Vásquez. 2000. Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation. *Revista Chilena Historia Natural* 73: 797-830.
 - González, E. H., Daneri, G., Figueroa D., Iriarte, J. L., Lefevre N., Pizarro, G., Quiñones, R., Sobarzo, M. & 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 Humbolt (23° S): Posibles efectos del evento El Niño, 1997-1998 en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 429-458.
 - Lawrence, J. M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 13: 213-286.
 - Lancellotti, D. & J. A. Vásquez. 1999. Biogeographical patterns of benthic invertebrates in the southeastern Pacific littoral. *Journal of Biogeography* 26: 1001-1006.
 - Lancelotti, D. & J. A. Vásquez. 2000. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena Historia Natural* 73: 99-129.
 - Lleellish, M., Fernández, E. & Y. Hooker. 2000. Disturbancia del bosque submareal de *Macrocystis pyrifera* durante El Niño 1997-1998 en la bahía de Pucusana. Volumen Extraordinario (en prensa).
 - Menge, B. A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73: 755-765.
 - Menge, B. A. 1995. Joint "bottom-up" and "top-down" regulation of rocky intertidal algal beds in South Africa. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 431-432.
 - McPhaden, M. J. 1999. Genesis and evolution of the 1997-98 El Niño. *Science* 283: 950-954.
 - Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
 - Ray, G. C. 1991. Coastal-Zone biodiversity patterns. *BioScience* 41 (7): 490-498.
 - Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago.
 - Sokal, R. R. & F. J. Rohlf, 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research* 2nd ed W. H. Freeman & Company, New York.
 - Soto, R. 1985. Efectos del fenómeno El Niño 1982-83, en ecosistemas de la I Región. *Investigaciones Pesqueras* 32: 199-206.
 - Tegner, M. J. & P. K. Dayton. 1991. Sea urchins, El Niño, and the long term stability of southern California kelp forest communities. *Marine Ecology Progress Series* 77: 49-63.
 - Tegener, M. J., Dayton, P. K., Edwards, P. B. & K. L. Riser. 1997. Large scale, low frequency oceanographic effects on the kelp forest succession: a tale of two cohorts. *Marine ecology Progress Series* 146: 117-134.
 - Tomicic, J. J. 1985. Efectos del fenómeno El Niño 1982-83, en las comunidades litorales de la Península de Mejillones. *Investigaciones Pesqueras* 32: 209-213.

- Vásquez, J. A. 1989. Estructura y organización de huirales submareales de *Lessonia trabeculata*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Universidad de Chile: 261 pp.
- Vásquez, J. A. 1990. Comunidades submareales dominadas por macroalgas. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 129-130.
- Vásquez, J. A. 1992. *Lessonia trabeculata*, a subtidal bottom kelp in northern Chile: a case study for a structural and geographical comparison. In: Seeliger U. (ed), *Coastal Plants of Latin America*. Academic Press, San Diego: 77-89.
- Vásquez, J. A. 1993. Effects on the animal community of dislodgement of holdfasts of *Macrocystis pyrifera*. *Pacific Science* 47: 180-187.
- Vásquez, J. A. 1993. Abundance, distributional patterns and diets of main herbivorous and carnivorous species associated to *Lessonia trabeculata* kelp beds in northern Chile. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte. Coquimbo. Chile. Serie Ocasional 2: 187-211.
- Vásquez, J. A. 2001. Ecology of *Loxechinus albus*. *Edible Sea urchins: Biology and Ecology*. J.M. Lawrence (eds.) *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* 32: 161-175.
- Vásquez, J. A. & 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, J. A. & González. 1995. Métodos de evaluación de macroalgas submareales. En: *Manual de Métodos Ficológicos*. Alveal, K. Ferrario, M. E., E. C. Oliveira y E. Sar (eds). 643-666 pp. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Vásquez, J. A. & A. H. Buschmann. 1997. Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: a review. *Revista Chilena Historia Natural*. 70: 41-52.
- Vásquez, J. A., P. A. Camus & F. P. Ojeda. 1998. Diversidad estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros rocosos del norte de Chile. *Revista Chilena Historia Natural*. 71: 479-499.
- Vásquez, J. A., D. Véliz & L. M. Pardo. 2001. 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*. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción (Chile). 293-3008.
- Vásquez, J. A., Fonck, E. & J. M. A. Vega. 2001. Diversidad, abundancia y variabilidad temporal de ensamblajes 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*. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción (CHILE). 615-634.
- Vega J. M. A. & J. A. Vásquez. 2002. Variabilidad espacio-temporal de *Lessonia trabeculata* y *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyta, Laminariales) en una localidad submareal rocosa del norte de Chile. A. Buschmann (Ed.), *Anales del V Congreso Latinoamericano de Ficología*. (En Prensa).
- Viviani C. 1978. Predación interespecífica, canibalismo y autotomía como mecanismos de escape en las especies de Asteroidea (Echinodermata) en el litotral del Desierto del norte grande de Chile. Report. Laboratorio de Ecología Marina. Universidad del Norte, Iquique.

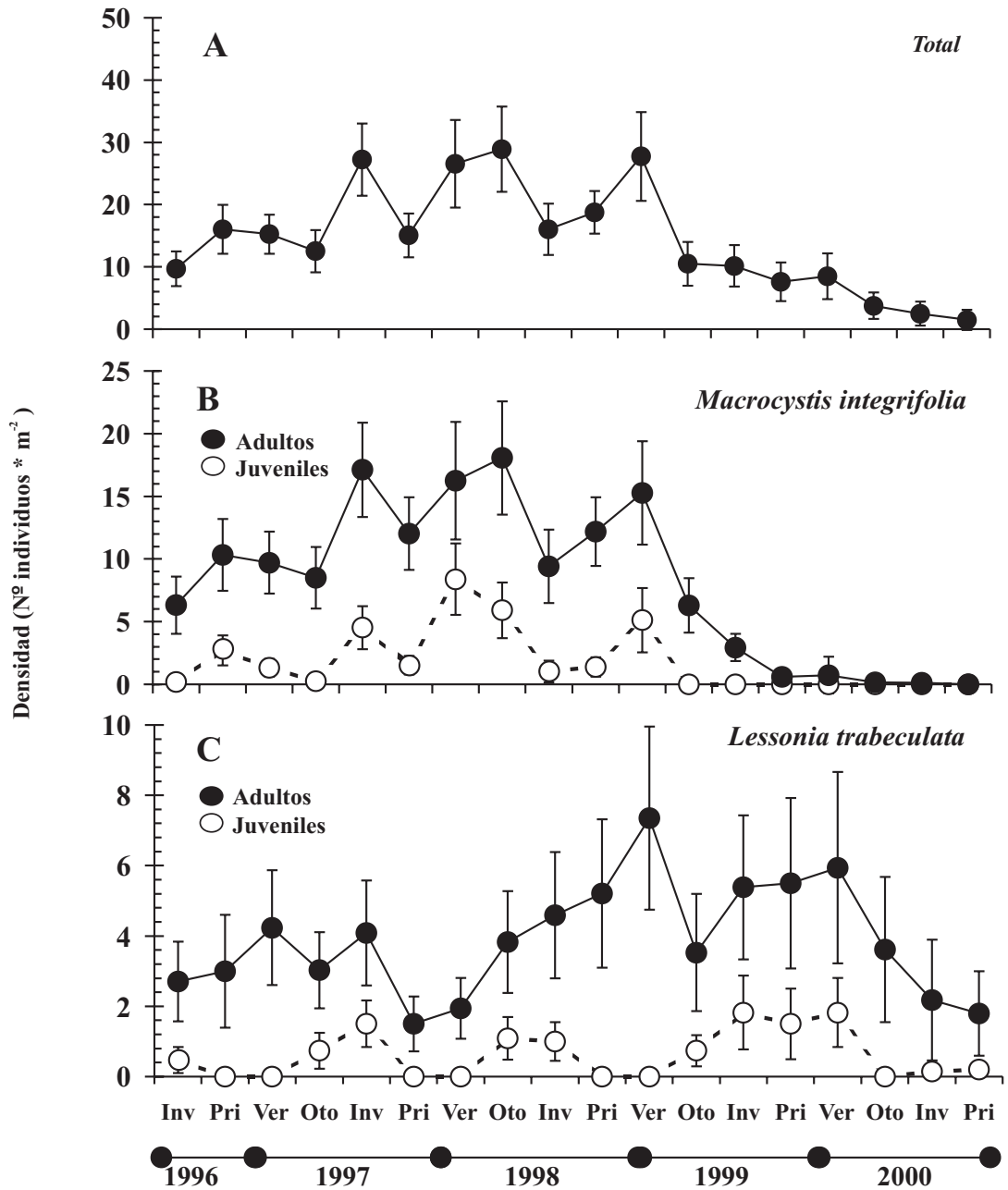


Fig. 1: Variabilidad estacional (1996-2000) de la densidad de total de algas laminariales (A), *Macrocystis integrifolia* (B) y *Lessonia trabeculata* (C) en ambientes submareales de caleta Constitución, península de Mejillones - Antofagasta.

Fig. 1: Seasonal variability (1996-2000) of the density of laminariales (A), *Macrocystis intergrifolia* (B) and *lessonia trabecura* (C) in subtidal environments at caleta Constitución, Mejillones península, Antofagasta.

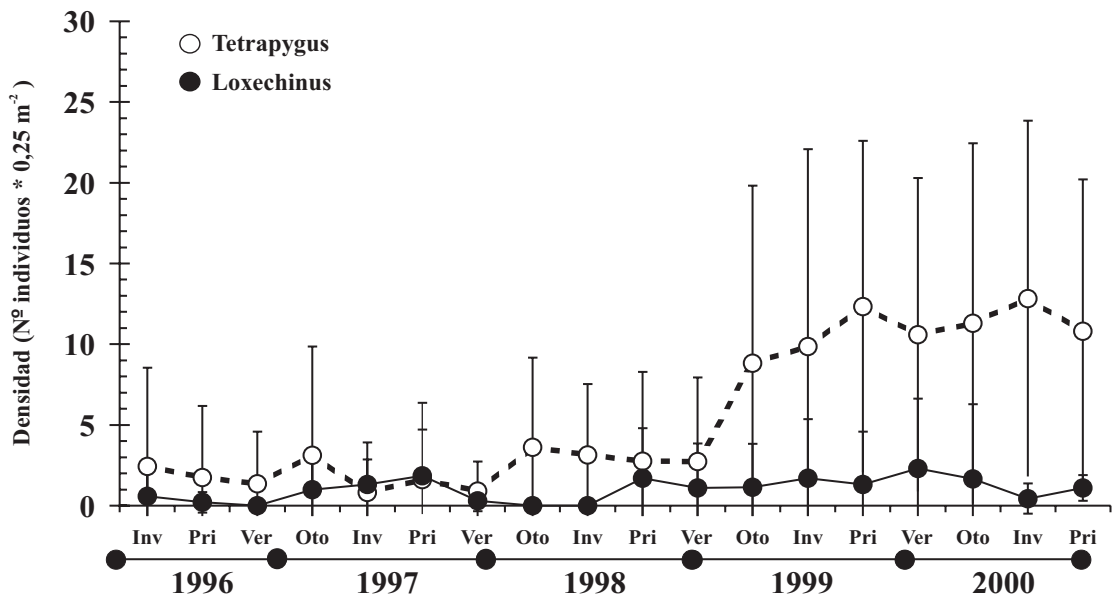


Fig. 2: Variabilidad estacional (1996-2000) de la densidad de *Tetrapygius niger* y *Loxechinus albus* en ambientes submareales de caleta Constitución, península de Mejillones - Antofagasta.

Fig. 2: Seasonal variability (1996-2000) of the density of *Tetrapygius niger* and *Loxechinus albus* in subtidal environments at caleta Constitución, Mejillones península, Antofagasta.

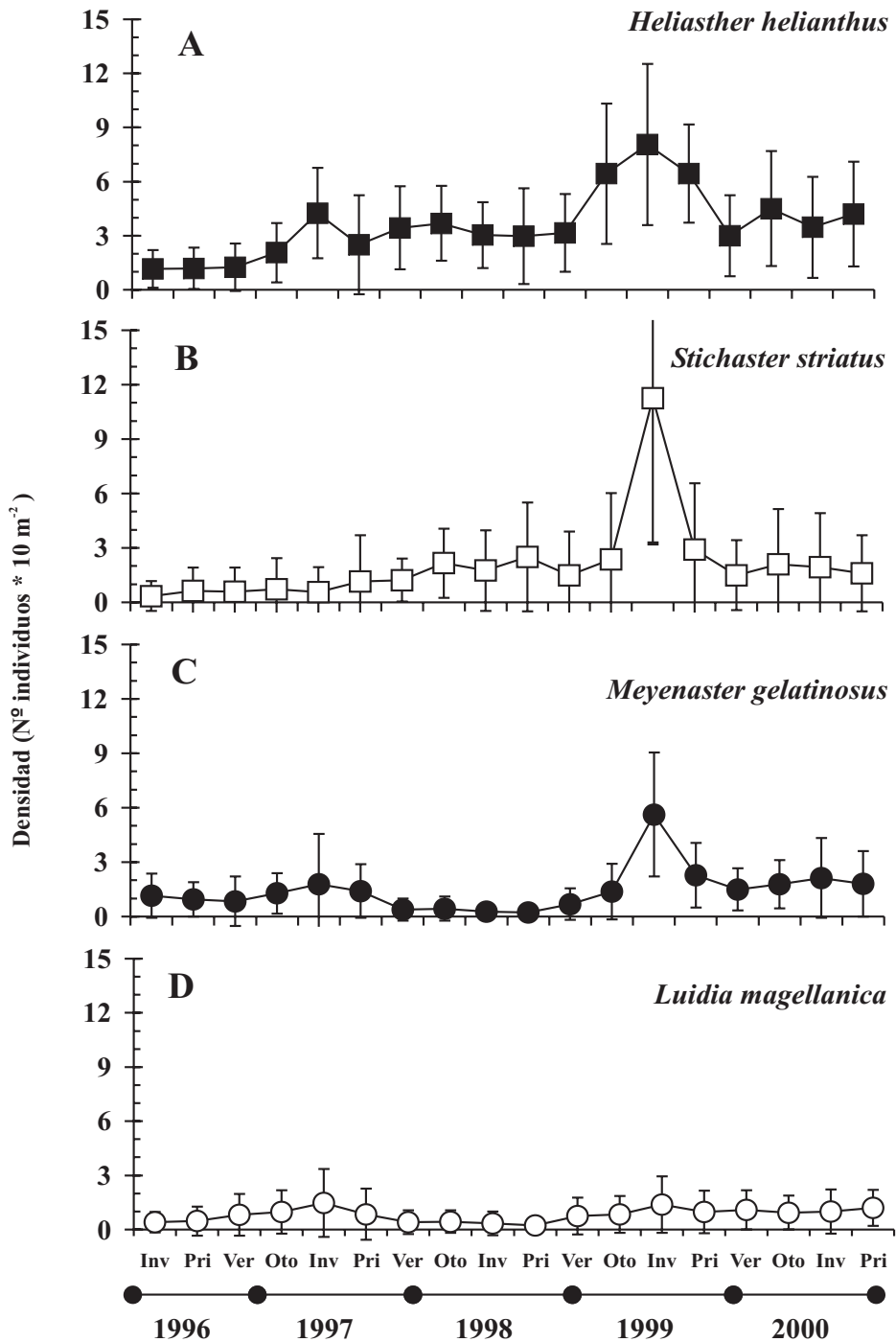


Fig. 3: Variabilidad estacional (1996-2000) de la densidad de los asteroideos: (A) *Heliaster helianthus*, (B) *Stichaster striatus*, (C) *Meyenaster gelatinosus* y (D) *Luidia magellanica* en ambientes submareales de caleta Constitución, península de Mejillones - Antofagasta.

Fig. 3: Seasonal variability (1996-2000) of ateroid densities: (A), *Heliaster helianthus*, (B) *Stichaster striatus*, (C) *Meyenaster gelatinosus* y (D) *Luidia magellanica* in subtidal environments at caleta Constitución, Mejillones, península, Antofagasta.

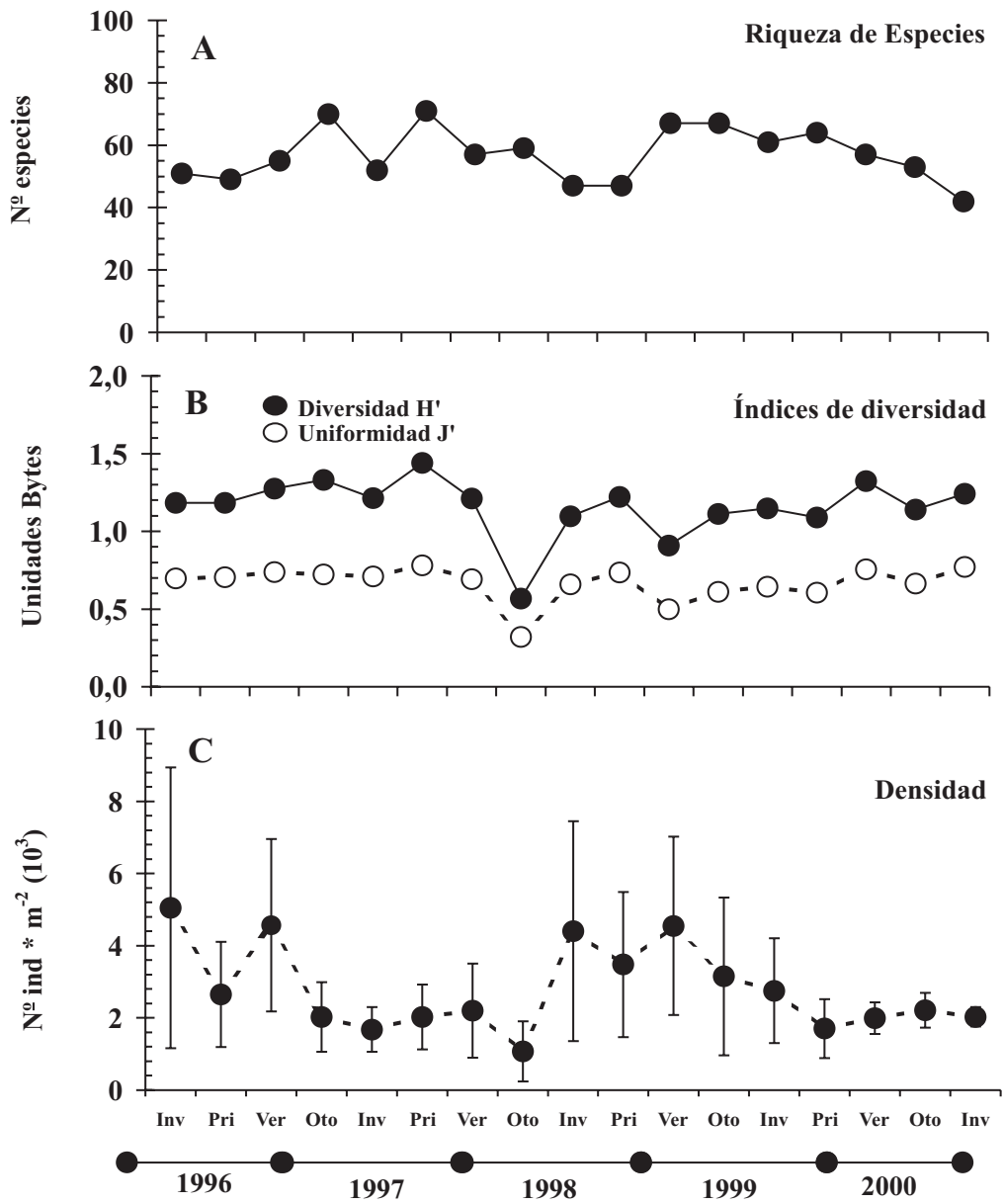


Fig. 4: Variabilidad estacional (1996-2000) de la densidad de macroinvertebrados bentónicos asociados a *Macrocystis integrifolia* y *Lessonia trabeculata* en ambientes submareales de caleta Constitución, península de Mejillones - Antofagasta: (A) Riqueza de especies, (B) Diversidad (H') y Uniformidad (J') biológica y (C) Densidad total de organismos bentónicos.

Fig. 4: Seasonal variability (1996-2000) of the total density of benthic macroinvertebrates associated to *Macrocystis integrifolia* y *Lessonia trabeculata* in subtidal habitats at caleta Constitución, Mejillones peninsula, Antofagasta: (A) Species richness, (B) Diversity (H') and Evenness (J') and (C) total density of benthic macroinvertebrates.

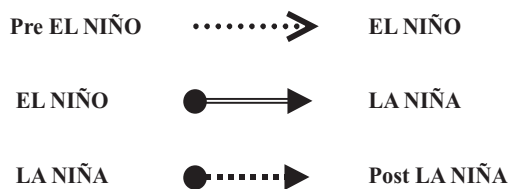
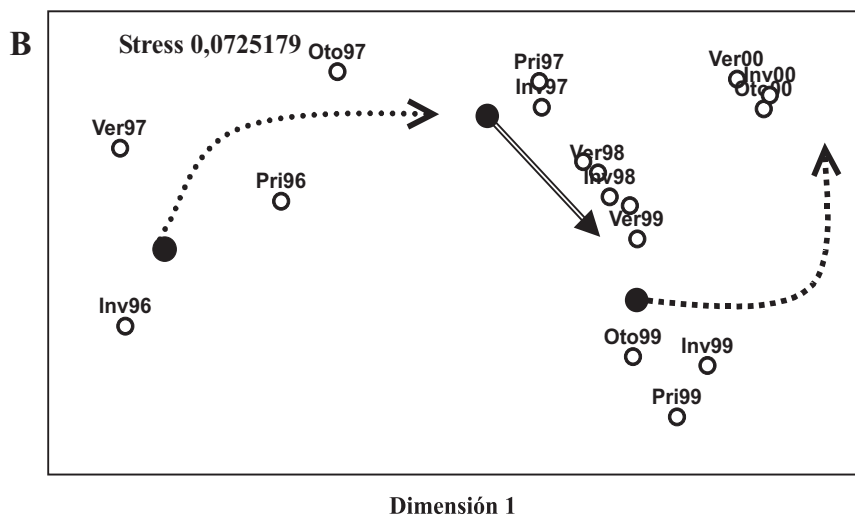
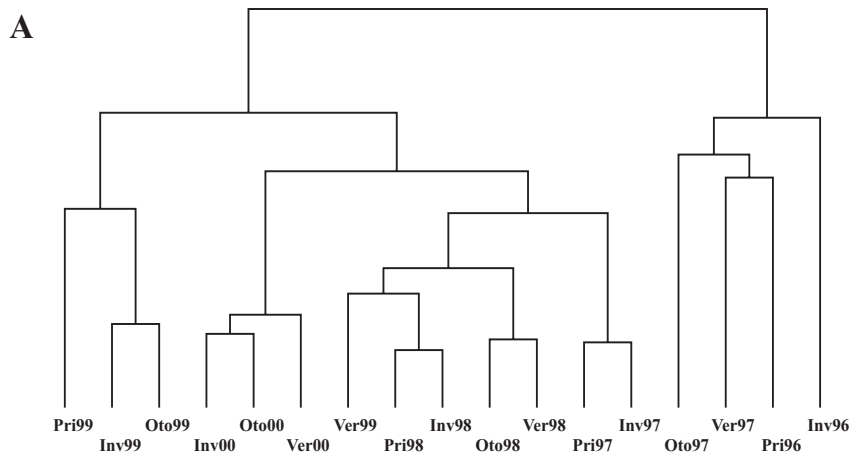


Fig. 5: Dendrograma de similitud (A) y análisis nMDS de la variabilidad temporal de la fauna de invertebrados bentónicos (riqueza específica y abundancia relativa por especie) en el área de estudio en eventos de pre-El Niño, El Niño y post-El Niño 1997-98.

Fig. 5: Cluster and nMDS analysis of benthic macroinvertebrate temporal variability (species richness and abundance per species) in the study area before, during and after El Niño 1997-1998.