



Revista de Biología Marina y
Oceanografía

ISSN: 0717-3326

revbiolmar@gmail.com

Universidad de Valparaíso
Chile

Velásquez, Carlos; Jaramillo, Eduardo; Camus, Patricio A.; Manzano, Mario; Sánchez,
Roland

Biota del intermareal rocoso expuesto de la Isla Grande de Chiloé, Archipiélago de
Chiloé, Chile: Patrones de diversidad e implicancias ecológicas y biogeográficas

Revista de Biología Marina y Oceanografía, vol. 51, núm. 1, abril, 2016, pp. 33-50

Universidad de Valparaíso

Viña del Mar, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=47945599004>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ARTÍCULO

Biota del intermareal rocoso expuesto de la Isla Grande de Chiloé, Archipiélago de Chiloé, Chile: Patrones de diversidad e implicancias ecológicas y biogeográficas

Exposed rocky intertidal biota of the Isla Grande de Chiloé, Archipiélago de Chiloé, Chile:
Diversity patterns and ecological and biogeographic implications

Carlos Velásquez¹, Eduardo Jaramillo², Patricio A. Camus^{3,4},
Mario Manzano⁵ y Roland Sánchez⁶

¹Programa Magíster en Ciencias Mención Recursos Hídricos, Escuela de Graduados, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. cfvelasque@gmail.com

²Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile

³Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile

⁴Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes Sustentables (CIBAS), Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile

⁵Programa Doctorado en Biología Marina, Escuela de Graduados, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

⁶Programa Doctorado en Ciencias Mención Ecología y Evolución, Escuela de Graduados, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile

Abstract.- The northern part of the Chiloé Island (41.8°S) has been linked to an abrupt biogeographic break in the Southeastern Pacific; a break which represents the northern limit of the Magellanic Province, a large zone geographically characterized by a broken coastline as opposed to the Chilean coast further north. This study represents a first eco-biogeographical characterization of the rocky intertidal macrobiota along the northwest coast of Chiloé Island, a coastal line stretching nearly 50 km. Sampling was carried out at 5 sites using the same systematic design (transects perpendicular to the coast using 0.25 m² quadrats in 4 tidal levels), and the data were analyzed by using multivariate statistical methods. A total of 38 species were recorded, with a consistent zonation and dominance across sites, albeit minor differences due to local variations in abundance and cover of mobile and sessile species. Virtually all taxa were organisms widely distributed along the coast of Chile, showing patterns of community structure and composition similar to those documented for central Chile. We reinforce the need to reassess the biogeographic character of the coasts directly exposed to the Pacific in the austral zone of Chile, and the role of historical processes on the northwest coast of Chiloé having in mind that the study area was not affected by glacial advances in the late Pleistocene.

Key words: Glaciation, Magellan Province, biogeographic transition, zonation

Resumen.- La parte norte de la Isla Grande de Chiloé (41,8°S) ha sido vinculada a un quiebre biogeográfico abrupto en el Pacífico Sudeste, lo que marca el límite norte de la Provincia Magallánica, una gran zona geográfica caracterizada por tener una costa desmembrada en oposición a la fisonomía de la costa Chilena ubicada más al norte. Este estudio presenta una primera caracterización ecológica y biogeográfica de la macrobiota intermareal rocosa de la zona noroeste de la Isla Grande de Chiloé, una línea costera de aproximadamente 50 km. En 5 sitios se aplicó un muestreo sistemático (transectos perpendiculares a la costa usando cuadrantes de 0,25 m² en 4 niveles mareales), analizando los datos mediante métodos multivariados. Se registró un total de 38 especies cuya zonación y dominancia fueron consistentes entre sitios, aunque con diferencias menores debidas a variaciones locales en abundancia y cobertura de especies particulares. Prácticamente todos los taxa fueron organismos comunes de amplia distribución en Chile, mostrando patrones comunitarios de composición y estructura equivalentes a los documentados para la costa de Chile central. Se discute la necesidad de reevaluar el carácter biogeográfico de las costas expuestas al Pacífico en la zona austral de Chile, y el rol de los procesos históricos en la costa noroeste de Chiloé considerando que el área de estudio no fue afectada por los avances glaciares a fines del Pleistoceno.

Palabras clave: Glaciación, Provincia Magallánica, transición biogeográfica, zonación

INTRODUCCIÓN

Una tarea central de la biogeografía es el reconocimiento de estructuras anidadas de unidades espaciales de distinta jerarquía (regiones, provincias, distritos, y otros) en función de sus diferencias en composición biótica (*e.g.*, véase Ferro & Morrone 2014). Los límites entre las unidades detectadas se asocian habitualmente a la existencia de quiebres en la distribución de conjuntos de especies, debido al efecto de barreras fisiológicas o ecológicas que impiden o restringen la dispersión, o de filtros que permiten el paso selectivo de especies (Brown & Lomolino 1998). En algunos casos, sin embargo, los límites entre unidades biogeográficas no son discretos o absolutos y pueden adoptar la forma de una zona de transición, es decir un área de superposición biótica promovida por cambios históricos y ecológicos que permiten la mezcla de taxa pertenecientes a diferentes componentes bióticos (Ferro & Morrone 2014). Un ejemplo notable de estos procesos se encuentra en la costa sur de Chile, donde la Isla Grande de Chiloé (~42°S) es el hito geográfico que marca una de las mayores transiciones bióticas en el Pacífico oriental, cuyas determinantes históricas y ecológicas aún no son adecuadamente conocidas.

El rasgo más distintivo en la geomorfología costera de Chile es su diferenciación latitudinal en 2 segmentos discretos de mínima y máxima complejidad topográfica a gran escala, separados por el Canal de Chacao (Fig. 1): (a) una costa continua y virtualmente recta desde Arica (18,4°S) hasta Carelmapu (41,7°S); y (b) una costa totalmente fragmentada desde el extremo norte de la Isla Grande de Chiloé (41,8°S) al Cabo de Hornos (56°S), con un paisaje complejo formado por archipiélagos, fiordos y canales interiores protegidos de características principalmente estuariales (Viviani 1979, Lancellotti & Vásquez 2000, Camus 2001), que se habrían originado por la acción combinada de eventos tectónicos y avances y retrocesos glaciales en el Pleistoceno hasta hace ~ 20,000 años (*e.g.*, Villagrán 1990, Heusser *et al.* 1992, Abarzúa *et al.* 2004, Villagrán *et al.* 2004). En este escenario, la Isla Grande de Chiloé (en adelante IG-Chiloé), la mayor del Archipiélago de Chiloé (*ca.*, 8.400 km²) y la segunda mayor del territorio chileno (después de Isla Grande de Tierra del Fuego), tiene especial importancia biológica debido a su tamaño, historia evolutiva y ubicación geográfica.

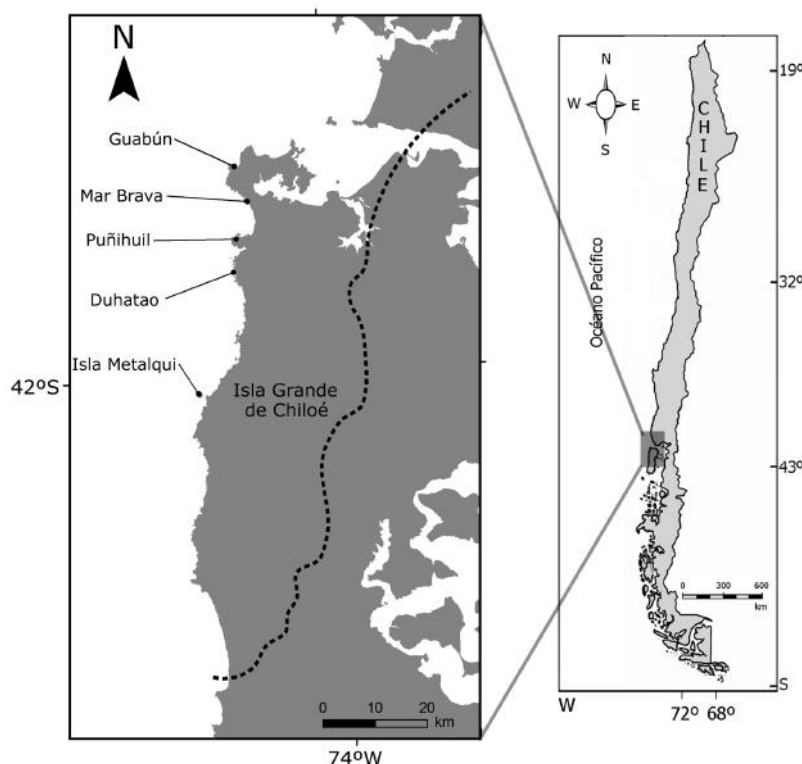


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la costa noroeste de la Isla Grande de Chiloé, sur de Chile. La línea segmentada (basada en Latorre *et al.* 2007) indica el límite oeste del avance de los glaciares durante el Último Máximo Glacial *ca.*, 20,000 años AP / Location of the study sites along the northwestern coast of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile. The dashed line (after Latorre *et al.* 2007) indicates the westernmost limit of glacier advance during the Last Glacial Maximum *ca.*, 20.000 years BP

La IG-Chiloé es parte de uno de los hotspots terrestres de biodiversidad con mayor concentración de endemismo en el planeta (Myers *et al.* 2000), y alto grado de amenaza por el impacto histórico de diversas actividades antrópicas (*e.g.*, Armesto *et al.* 1998, Simonetti 1999, Arroyo *et al.* 2008). En el ambiente marino, la IG-Chiloé marca tanto el término de una zona de transición biogeográfica a partir del límite sur de la provincia Peruana (30-33°S), como el inicio de la provincia Magallánica templada-fría que se extiende hasta el Cabo de Hornos. Además, la IG-Chiloé es el área donde la Corriente Circumpolar Antártica alcanza la costa de Sudamérica y se divide en dos ramas, formando el sistema de Corrientes de Humboldt hacia el norte y la Corriente del Cabo de Hornos hacia el sur (véase revisiones de Fernández *et al.* 2000, Camus 2001, Thiel *et al.* 2007). El origen de esta configuración físico-biológica deriva del proceso de quiebre del supercontinente Mesozoico de Gondwana (*e.g.*, McLoughlin 2001), formado por la mayoría de las actuales masas de tierra del hemisferio sur, y en particular de la separación entre América del Sur y la Antártica durante el Terciario (Oligoceno, hace *ca.*, 30 Ma) que llevó al establecimiento del sistema frío de Humboldt y de la biota austral ancestral (*e.g.*, Crisci *et al.* 1991, Camus 2001). El quiebre de Gondwana explica a su vez la afinidad biogeográfica reconocida por diversos autores entre las biotas marinas de la zona austral de Chile, Australia, Nueva Zelanda, Tasmania, Antártica e islas subantárticas (*e.g.*, Hedgpeth 1969, Alveal *et al.* 1973, Larraín 1975, Viviani 1979, Santelices 1980, Jaramillo 1981, Castilla *et al.* 1993, Moyano 1996, Cárdenas *et al.* 2008).

La importancia biogeográfica de la biota bentónica de la IG-Chiloé ha sido destacada en numerosos estudios comparativos del litoral rocoso chileno (*e.g.*, Balech 1954, Knox 1960, Etcheverry 1964, Stuardo 1964, Viviani 1979, Santelices 1980, Moyano 1983, Brattström & Johanssen 1983, Brattström 1990, Fernández *et al.* 2000, Lancellotti & Vásquez 2000, Camus 2001). Sin embargo el conocimiento biológico de la costa oeste expuesta al Pacífico de la IG-Chiloé es escaso o impreciso, y continúa limitado básicamente a la fauna de playas de arena (*e.g.*, Jaramillo *et al.* 2000, Dugan *et al.* 2004). De hecho la información disponible se basa en parte en descripciones que no registran localidades específicas (*e.g.*, Knox 1960), y en su mayoría proviene de expediciones científicas Suecas e Inglesas realizadas hace más de medio siglo, destacando la Lund University Chile Expedition 1948-49 (*e.g.*, Mortensen 1952, Menzies 1962, Brattström 1990) y la Royal Society of London Expedition to Southern Chile 1958-59 (*e.g.*, Pawson 1964, Pawson 1966, Dell 1971), a las que sólo recientemente se sumaron las campañas chilenas del Programa CIMAR Fiordos (*e.g.*, Cárdenas *et al.* 2008, Ramajo & Osorio

2010). No obstante, casi todos estos estudios se han enfocado en la biota de fondos blandos, y se han concentrado en la zona del mar interior que presenta una salinidad y exposición al oleaje mucho más bajas que las de las costas abiertas al Pacífico, y además difiere significativamente en otras características físico-químicas así como en sus cargas y dinámicas de transporte de sedimentos y nutrientes (*e.g.*, Pickard 1971, Silva *et al.* 1997, Ahumada *et al.* 2000, Dávila *et al.* 2002, Haussermann & Forsterra 2009). En este marco, determinar si los regímenes físicos contrastantes entre las costas este y oeste del Archipiélago de Chiloé ejercen un diferencial sobre la biota de costas rocosas es un paso necesario para clarificar la naturaleza de la transición biogeográfica de los 42°S.

Por lo tanto, el presente estudio tuvo como objetivo primario proveer una primera caracterización de la diversidad de la biota intermareal rocosa de la costa oeste de la IG-Chiloé, a fin de establecer su carácter biogeográfico. Si bien la importancia de las diferencias este-oeste sobre la biogeografía del área de Chiloé fue señalada tempranamente por varios autores (*e.g.*, Dahl 1960, Castilla 1979, Viviani 1979), sus efectos aún no han sido aclarados debido a la falta de estudios sistemáticos de diversidad. A esto se agrega el efecto histórico de los eventos geológicos y glaciales del Cuaternario sobre la oceanografía, nivel del mar y geomorfología costera en el sur de Chile (*e.g.*, Clapperton 1994, Latorre 2008, Hervé *et al.* 2009), que son un factor clave para comprender los patrones biogeográficos marinos actuales (Ortlieb *et al.* 1994, Ortlieb 1995) cuya importancia no ha sido considerada adecuadamente. De hecho estudios recientes (*e.g.*, Hulton *et al.* 2002, Villagrán & Armesto 2005, Latorre *et al.* 2007, Glasser *et al.* 2008) revelan que durante el último máximo glacial los glaciares no avanzaron sobre la costa norte (desde ~73,5°O) y gran parte de la costa oeste (~41,7-42,7°S) de la IG-Chiloé, pero en contraste tuvieron un gran impacto en toda su costa este y la zona del mar interior (Fig. 1). Si bien el efecto biogeográfico de esta glaciación diferencial no ha sido evaluado, la costa Pacífica de la IG-Chiloé -pese al virtual desconocimiento de su biota- es sin duda un área de alta significancia biológica, por lo cual resulta afortunado que albergue importantes áreas de conservación marina como el Monumento Natural Islotes de Puñihuil y el sector norte del Parque Nacional Chiloé (Rovira *et al.* 2008).

En un contexto general, la literatura muestra que los gradientes de exposición al oleaje afectan fuertemente la distribución y composición de la biota intermareal en costas rocosas, por lo cual la diversidad y estructura de estas comunidades a escala biogeográfica dependería a un grado importante de la variación espacial en exposición (*e.g.*, véase Smith & Simpson 2002, y revisiones de Bustamante & Branch 1996, Ricciardi & Bourget 1999). Por lo tanto el patrón

latitudinal de reemplazo de especies asociado a la transición biogeográfica de los 42°S podría estar modulado por el fuerte gradiente longitudinal de exposición en la misma área. Esta predicción es examinada indirectamente en el presente estudio evaluando los patrones de riqueza, abundancia, composición y zonación de las especies sésiles y móviles que forman la comunidad intermareal rocosa de la costa expuesta al Pacífico de la Isla Grande de Chiloé, en 5 sitios representativos de la variación fisiográfica observada a través de ~50 km de costa. Esta información es analizada comparativamente para determinar la afinidad biogeográfica de la costa oeste de la IG-Chiloé con los ambientes protegidos del mar interior y la costa no fragmentada al norte de los 42°S, y proveer información que permita establecer criterios de gestión para la conservación de su biodiversidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y MUESTREOS

El estudio se realizó en el hábitat intermareal rocoso del sector oeste de la Isla Grande de Chiloé, en 5 sitios abarcando ~50 km de costa (Fig. 1): Guabún (41°48'S, 74°01'O), Mar Brava (41°55'S, 74°00'O), Puñihuil (41°59'S, 74°03'O), Duhatao (41°59'S, 74°03'O) e Isla Metalqui (42°11'S, 74°08'O).

Entre octubre y diciembre 2012, en cada sitio se evaluó la riqueza, abundancia y composición de especies macrobentónicas, usando 12 cuadrantes de 50 x 50 cm distribuidos en 3 transectos perpendiculares a la línea de costa, y en 4 niveles mareales por transecto dispuestos en forma equidistante entre los límites de las mareas alta y baja, referidos como superior, medio-superior, medio-inferior e inferior. En cada cuadrante se registró la densidad de las especies móviles y la cobertura de las especies sésiles en 25 cuadros, recolectando muestras (fijadas en formalina 10%) de los organismos no identificados para su determinación posterior en el laboratorio. Excepcionalmente, debido a la dificultad para determinar el número e identidad de sus especies, el gremio de algas coralinas incrustantes fue contabilizado como un solo ítem y tratado como una especie para efectos prácticos.

CARÁCTER BIOGEOGRÁFICO Y ANÁLISIS COMUNITARIO

La identidad y el estatus biogeográfico de las especies encontradas en los sitios de muestreo se evaluó revisando literatura seleccionada para invertebrados (Brattström & Johanssen 1983, Valdovinos 1999, Lancellotti & Vásquez 2000, Häussermann & Försterra 2009) y algas (Etcheverry 1964, Santelices 1980, Ramírez & Santelices 1981, Hoffmann & Santelices 1997, Meneses & Santelices 2000), determinando: (a) su rango latitudinal de distribución en Chile, (b) la existencia de registros previos para el área de estudio, y (c) las unidades

biogeográficas (*sensu* Camus 2001) en las que estaban presentes, incluyendo la mitad sur de la Provincia Peruana templada-cálida (~18-30/33°S), la Provincia Magallánica templada-fría (~42-56°S), y la zona de transición entre ambas provincias (Área Intermedia; ~30/33-42°S).

Para el análisis comunitario de la macrobiota intermareal se calcularon matrices de similitud usando el índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957), a fin de evaluar la diversidad (riqueza + abundancia) de especies sésiles y móviles por separado, previa transformación de sus valores respectivos de cobertura (arcoseno) y densidad ($\log x + 1$). Un análisis preliminar de las especies sésiles y móviles y del conjunto total de especies usando el índice binario de Jaccard mostró resultados altamente redundantes con los obtenidos con Bray-Curtis, por lo que sólo se presentan estos últimos. La variación espacial de las especies sésiles y móviles fue evaluada para cada matriz mediante PERMANOVA (Anderson 2001, McArdle & Anderson 2001) usando 4999 permutaciones, analizando los factores sitio ($n = 5$) y nivel mareal ($n = 4$), su interacción, y las diferencias entre sus niveles a través de pruebas pareadas *a posteriori*. Adicionalmente, usando la matriz de Bray-Curtis se efectuó: (a) un análisis de los puntos de quiebre de la similitud (SIMPER) para determinar las especies con mayor contribución porcentual a la disimilitud observada (Clarke 1993); y (b) una ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para explorar gráficamente las diferencias entre sitios y niveles mareales, realizada separadamente para las especies sésiles y móviles. Todos los análisis anteriores se realizaron usando el programa PRIMER v.6.0 (Clarke & Gorley 2006).

RESULTADOS

RIQUEZA DE ESPECIES Y AFINIDAD BIOGEOGRÁFICA

En el área de estudio se registró un número total de 38 especies (Tabla 1) conformado por: (a) 26 macroinvertebrados, con predominancia de moluscos (20; 77,9%) incluyendo 16 gastrópodos, 3 poliplacóforos y 1 bivalvo, seguidos por crustáceos cirripedios (3; 11,5%), equinodermos (2; 7,7%) incluyendo 1 holoturoídeo y 1 asteroídeo, y cnidarios antozoos (1; 3,8%); (b) 12 macroalgas, incluyendo 5 rodófitas (41,7%), 4 feófitas (33,3%) y 3 clorófitas (25,0%). A escala local, la riqueza de especies varió desde un máximo de 31 en Guabún (41°48'S, 74°01'O) a un mínimo de 18 en Isla Metalqui (42°11'S, 74°08'O), con un promedio (\pm DE) de $24,6 \pm 5,6$ especies por sitio.

En términos biogeográficos, los 36 taxa identificados a nivel de especie (Tabla 1) constituyen organismos comunes en la costa de Chile y ninguno estuvo fuera de los límites conocidos de su rango geográfico. Con excepción de *Codium*

Tabla 1. Composición taxonómica de la biota sésil y móvil (columnas 4-8, X = presencia) en los sitios de estudio (Gua: Guabún, MB: Mar Brava, Puñ: Puñihuil, Duh: Duhatao, IM: Isla Metalqui), indicando para cada especie; (a) sus taxa superiores (columna 1; CA: Cnidaria Anthozoa, MP: Mollusca Polyplacophora, MB: Mollusca Bivalvia, MG: Mollusca Gastropoda, CC: Crustacea Cirripedia, EH: Echinodermata Holothuroidea, EA: Echinodermata Asteroidea, C: Chlorophyta, R: Rhodophyta, P: Phaeophyta), (b) su rango latitudinal de distribución en la costa de Chile (columna 2), y (c) su ocurrencia en 3 unidades biogeográficas mayores (*sensu* Camus 2001) presentes en la costa chilena (columna 3; P: Provincia Peruana, I: Área Intermedia - zona de transición, M: Provincia Magallánica) / Taxonomic composition of the sessile and mobile biota (columns 4-8, X = presence) found at the study sites (Gua: Guabún, MB: Mar Brava, Puñ: Puñihuil, Duh: Duhatao, IM: Isla Metalqui). For each species it is indicated: (a) higher taxa (column 1; CA: Cnidaria Anthozoa, MP: Mollusca Polyplacophora, MB: Mollusca Bivalvia, MG: Mollusca Gastropoda, CC: Crustacea Cirripedia, EH: Echinodermata Holothuroidea, EA: Echinodermata Asteroidea, C: Chlorophyta, R: Rhodophyta, P: Phaeophyta), (b) latitudinal distributional range on the coast of Chile (column 2), and (c) occurrence in each of the 3 major biogeographic units (after Camus 2001) present on the Chilean coast (column 3; P: Peruvian Province, I: Intermediate Area - transition zone, M: Magellanic Province)

Especie	Taxa	Rango geográfico ("S) (en Chile)	Unidad biogeográfica	Gua	MB	Puñ	Duh	IM
Biota sésil								
<i>Perumytilus purpuratus</i> Lamarck	MB	18 - 56	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Jehlius cirratus</i> Darwin	CC	18 - 43	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Notothamalus scabrosus</i> Darwin	CC	18 - 55	P - I - M	X	X	X	X	
<i>Balanus laevis</i> Brugière	CC	18 - 56	P - I - M	X				
<i>Ulva</i> sp.	C			X	X	X	X	
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus	C	21 - 56	P - I - M	X	X			X
<i>Codium dimorphum</i> Svedelius	C	21 - 54	P - I - M		X	X	X	
<i>Pyropia orbicularis</i> M. E. Ramirez, L. Contreras Porcia & M. L. Guillemin	R	21 - 56	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Mazzaella laminarioides</i> (Bory) Fredericq	R	26 - 56	P - I - M	X	X	X	X	
<i>Dendrymenia skottsbergii</i> (E.Y. Dawson)	R	18 - 44	P - I - M	X			X	X
coralina incrustante	R				X	X	X	X
<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i> (Decaisne) Kützing	R	18 - 54	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Halopteris funicularis</i> (Montagne) Sauvegeau	P	31 - 54	I - M	X	X		X	X
<i>Durvillaea antarctica</i> (Chamisso) Hariot	P	31 - 56	I - M	X	X		X	X
<i>Lessonia spicata</i> Suhr	P	30 - 41	I	X	X	X		
<i>Macrocystis pyrifera</i> (Linnaeus) C. Agardh	P	31 - 56	I - M	X				
Número de especies de biota sésil	16			14	13	10	12	9
Biota móvil								
<i>Phymactis clematis</i> Drayton	CA	18 - 56	P - I - M	X	X			
<i>Chiton granosus</i> Frembly	MP	18 - 43	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Tonicia chilensis</i> Frembly	MP	18 - 55	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Tonicia disjuncta</i> Frembly	MP	33 - 49	I - M	X	X	X	X	
<i>Lottia orbigny</i> Dall	MG	18 - 42	P - I - M		X		X	
<i>Scurria araucana</i> Orbigny	MG	18 - 42	P - I - M		X	X	X	
<i>Scurria cecilliana</i> Orbigny	MG	18 - 54	P - I - M	X	X	X		
<i>Scurria variabilis</i> Sowerby	MG	18 - 42	P - I - M		X		X	
<i>Scurria zebrina</i> Lesson	MG	31 - 42	I - M	X	X	X	X	X
<i>Nacella magellanica</i> Gmelin	MG	42 - 56	M	X				X
<i>Fissurella crassa</i> Lamarck	MG	18 - 44	P - I - M	X				
<i>Fissurella limbata</i> Sowerby	MG	18 - 44	P - I - M	X				X
<i>Fissurella costata</i> Lesson	MG	18 - 44	P - I - M		X			X
<i>Fissurella picta</i> Gmelin	MG	33 - 56	I - M	X	X	X	X	
<i>Siphonaria lessonii</i> Blainville	MG	18 - 56	P - I - M	X	X	X	X	
<i>Austrolittorina araucana</i> D'Orbigny	MG	18 - 46	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Prisogaster niger</i> Wood	MG	18 - 54	P - I - M	X				
<i>Tegula atra</i> Lesson	MG	18 - 54	P - I - M	X	X	X	X	X
<i>Acanthina monodon</i> Pallas	MG	18 - 56	P - I - M	X	X			
<i>Concholepas concholepas</i> Brugière	MG	18 - 55	P - I - M	X	X			X
<i>Athyonidium chilensis</i> Semper	EH	18 - 42	P - I				X	
<i>Stichaster striatus</i> Müller & Troschel	EA	18 - 54	P - I - M	X			X	
Número de especies de biota móvil	22			17	16	10	13	9
Número total de especies	38			31	29	20	25	18

Tabla 2. Abundancia de las especies sésiles por nivel mareal en los sitios de estudio, estimada como porcentaje de cobertura (%) en cuadrantes de 0,25 m² (X= presencia). Valores: media (± 1 DE) / Abundance of sessile species by tidal level in the study sites, estimated as percent coverage (%) in 0.25 m² quadrats (X= presence). Values: mean (± 1 SD)

Nivel mareal	Especie	Guabún	Mar Brava	Puñihuil	Duhatao	Isla Metalqui
Superior	<i>Perumytilus purpuratus</i>	25,0 (40,9)	3,7 (4,2)	13,9 (3,9)	20,4 (13,7)	1,4 (2,0)
	<i>Jehlius cirratus</i>	18,5 (10,5)	27,8 (48,1)	11,1 (3,9)	X	20,8 (29,5)
	<i>Ulva</i> sp.	-	1,9 (3,2)	2,8 (3,9)	4,6 (8,0)	-
	<i>Mazzaella laminarioides</i>	-	-	-	18,5 (10,5)	-
	<i>Pyropia orbicularis</i>	X	31,5 (25,2)	37,5 (2,0)	-	5,6 (3,9)
	coralina incrustante	-	-	-	8,3 (14,4)	-
Medio-superior	<i>Perumytilus purpuratus</i>	4,6 (8,0)	13,9 (5,6)	29,2 (17,7)	1,9 (3,2)	40,3 (25,5)
	<i>Jehlius cirratus</i>	36,1 (19,4)	3,7 (6,4)	25,0 (3,9)	X	4,2 (5,9)
	<i>Notochthamalus scabrosus</i>	-	X	4,2 (5,9)	X	-
	<i>Ulva</i> sp.	-	-	5,6 (3,9)	10,2 (7,0)	-
	<i>Ulva intestinalis</i>	X	-	-	-	4,2 (5,9)
	<i>Codium dimorphum</i>	-	7,4 (12,8)	-	-	-
	<i>Mazzaella laminarioides</i>	30,6 (17,3)	2,8 (4,8)	5,6 (7,9)	41,7 (19,4)	-
	<i>Pyropia orbicularis</i>	-	8,3 (4,8)	25,0 (35,4)	11,1 (9,6)	-
	<i>Dendrymenia skottsbergii</i>	X	-	-	X	-
	coralina incrustante	-	0,9 (1,6)	20,8 (29,5)	0,9 (1,6)	18,1 (25,5)
	<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i>	-	-	-	1,9 (3,2)	-
	<i>Halopteris funicularis</i>	0,9 (1,6)	-	-	-	1,4 (2,0)
	<i>Perumytilus purpuratus</i>	4,6 (8,0)	3,7 (4,2)	2,8 (3,9)	-	4,2 (5,9)
Medio-inferior	<i>Jehlius cirratus</i>	24,1 (4,2)	-	8,3 (0,0)	-	11,1 (15,7)
	<i>Notochthamalus scabrosus</i>	-	13,0 (7,0)	-	1,9 (3,2)	-
	<i>Ulva</i> sp.	-	X	11,1 (3,9)	4,6 (4,2)	-
	<i>Codium dimorphum</i>	-	5,6 (9,6)	38,9 (31,4)	2,8 (4,8)	-
	<i>Mazzaella laminarioides</i>	19,4 (33,7)	3,7 (4,2)	23,6 (33,4)	11,1 (19,2)	-
	<i>Pyropia orbicularis</i>	-	0,9 (1,6)	-	15,7 (24,9)	-
	<i>Dendrymenia skottsbergii</i>	X	-	-	0,9 (1,6)	1,4 (2,0)
	coralina incrustante	-	20,4 (35,3)	26,4 (9,8)	X	61,1 (7,9)
	<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i>	X	-	-	18,5 (8,5)	12,5 (13,7)
	<i>Halopteris funicularis</i>	-	2,8 (4,8)	-	X	-
	<i>Durvillaea antarctica</i>	-	-	-	8,3 (8,3)	5,6 (7,9)
	<i>Notochthamalus scabrosus</i>	X	X	-	-	-
	<i>Balanus laevis</i>	5,6 (9,6)	-	-	-	-
Inferior	<i>Ulva</i> sp.	0,9 (1,6)	X	11,1 (15,7)	3,8 (2,0)	-
	<i>Ulva intestinalis</i>	-	X	-	-	-
	<i>Codium dimorphum</i>	-	29,6 (37,8)	-	18,5 (31,4)	-
	<i>Mazzaella laminarioides</i>	-	-	-	3,7 (7,9)	-
	coralina incrustante	-	25,0 (20,0)	100,0 (0,0)	7,4 (12,8)	56,9 (13,7)
	<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i>	75,0 (21,0)	13,0 (20,1)	77,8 (15,7)	25,9 (39,3)	45,8 (25,5)
	<i>Halopteris funicularis</i>	0,9 (1,6)	-	-	4,6 (2,0)	X
	<i>Durvillaea antarctica</i>	17,6 (14,0)	21,3 (34,5)	-	12,0 (17,7)	29,2 (5,9)
	<i>Lessonia spicata</i>	17,6 (15,8)	36,1 (19,2)	25,0 (35,4)	-	-
	<i>Macrocystis pyrifera</i>	13,0 (20,1)	-	-	-	-

Tabla 3. Abundancia de las especies móviles por nivel mareal en los sitios de estudio, estimada como densidad (individuos x 0,25 m²; X= presencia). Valores: media (± 1 DE) / Abundance of mobile species by tidal level in the study sites, estimated as density (individuals x 0.25 m²; X= presence). Values: mean (± 1 SD)

Nivel mareal	Especie	Guabún	Mar Brava	Puñihuil	Duhatao	Isla Metalqui
Superior	<i>Austrolittorina araucana</i>	X	X	X	X	X
	<i>Lottia orbignyi</i>	-	3,0 (5,2)	-	-	-
	<i>Scurria zebrina</i>	-	2,0 (1,7)	0,5 (0,7)	0,3 (0,6)	3,0 (4,2)
	<i>Scurria araucana</i>	-	0,3 (0,6)	-	4,3 (7,5)	-
	<i>Scurria variabilis</i>	-	0,3 (0,6)	-	8,7 (1,5)	-
	<i>Siphonaria lessonii</i>	1,7 (1,5)	2,0 (3,5)	4,5 (2,1)	3,3 (3,1)	-
Medio-superior	<i>Chiton granosus</i>	15,7 (14,2)	2,0 (3,5)	-	0,7 (1,2)	-
	<i>Scurria zebrina</i>	0,3 (0,6)	5,7 (5,5)	1,0 (1,4)	-	2,0 (2,8)
	<i>Scurria cecilians</i>	0,7 (1,2)	3,3 (5,8)	6,5 (4,9)	-	-
	<i>Scurria araucana</i>	-	-	3,5 (4,9)	-	-
	<i>Fissurella picta</i>	-	-	-	0,3 (0,6)	-
	<i>Siphonaria lessonii</i>	3,3 (1,2)	0,7 (1,2)	4,5 (6,4)	-	-
Medio-inferior	<i>Concholepas concholepas</i>	1,3 (2,3)	-	-	-	-
	<i>Phymactis clematis</i>	X	-	-	-	-
	<i>Chiton granosus</i>	29,7 (4,5)	21,7 (10,8)	3,5 (4,9)	2,0 (1,7)	-
	<i>Toncia disjuncta</i>	-	-	1,5 (2,1)	1,3 (2,3)	-
	<i>Toncia chilensis</i>	-	-	-	-	1,5 (2,1)
	<i>Scurria zebrina</i>	-	4,7 (0,6)	1,0 (1,4)	-	3,5 (4,9)
	<i>Scurria cecilians</i>	-	-	4,5 (2,1)	-	-
	<i>Scurria araucana</i>	-	-	2,5 (3,5)	-	-
	<i>Nacella magellanica</i>	-	-	-	-	1,0 (1,4)
	<i>Fissurella picta</i>	0,7 (1,2)	-	2,0 (2,8)	0,7 (1,2)	-
	<i>Fissurella crassa</i>	0,3 (0,6)	-	-	-	-
	<i>Siphonaria lessonii</i>	2,0 (3,5)	1,0 (1,7)	-	-	-
	<i>Tegula atra</i>	-	4,7 (8,1)	13,0 (14,1)	-	0,5 (0,7)
	<i>Acanthina monodon</i>	0,3 (0,6)	-	-	-	-
	<i>Concholepas concholepas</i>	0,7 (0,6)	-	-	-	1,0 (1,4)
Inferior	<i>Phymactis clematis</i>	X	X	-	-	-
	<i>Chiton granosus</i>	2,3 (4,0)	16,7 (18,1)	2,0 (2,8)	0,3 (0,6)	4,0 (1,4)
	<i>Toncia chilensis</i>	0,7 (0,6)	0,3 (0,6)	1,5 (0,7)	0,3 (0,6)	-
	<i>Toncia disjuncta</i>	1,0 (1,0)	1,0 (1,7)	2,0 (2,8)	0,7 (1,2)	-
	<i>Lottia orbignyi</i>	-	-	-	1,0 (1,7)	-
	<i>Scurria zebrina</i>	-	0,3 (0,6)	-	-	-
	<i>Scurria araucana</i>	-	0,7 (1,2)	-	-	-
	<i>Nacella magellanica</i>	0,3 (0,6)	-	-	-	3,0 (4,2)
	<i>Fissurella picta</i>	0,7 (0,6)	1,3 (1,5)	4,0 (1,4)	2,3 (2,1)	-
	<i>Fissurella costata</i>	-	0,7 (0,6)	-	-	3,5 (2,1)
	<i>Fissurella limbata</i>	0,3 (0,6)	-	-	-	3,0 (4,2)
	<i>Prisogaster niger</i>	1,3 (2,3)	-	-	-	-
	<i>Tegula atra</i>	0,3 (0,6)	10,0 (17,3)	12,0 (8,5)	1,0 (1,0)	6,0 (8,5)
	<i>Acanthina monodon</i>	0,7 (1,2)	0,3 (0,6)	-	-	-
	<i>Concholepas concholepas</i>	0,3 (0,6)	0,3 (0,6)	-	-	2,5 (2,1)
	<i>Athyonidium chilensis</i>	-	-	-	2,8 (5,9)	-
	<i>Stichaster striatus</i>	0,7 (1,2)	-	-	0,3 (0,6)	-

dimorphum y *Mazzaella laminarioides*, catalogadas como especies endémicas de la costa de Chile, la gran mayoría de las algas e invertebrados presenta amplia distribución latitudinal en Chile pero su rango también se extiende hacia áreas vecinas (principalmente Perú, Antártica, islas subantárticas, y Argentina). De las 36 especies identificadas, 27 (75%) ocurren en las 3 unidades biogeográficas en Chile, 7 (19,4%) en 2 unidades (6 de ellas en el Área Intermedia y Provincia Magallánica), y sólo 2 (5,6%) en una unidad (*Lessonia spicata* en el Área Intermedia y *Nacella magellanica* en la Provincia Magallánica) (Tabla 1). En este contexto, la biota dominante del noroeste de la IG-Chiloé no presentó ningún rasgo indicativo de un remplazo biogeográfico, y además de ser distinta de la biota que caracteriza la zona de archipiélagos de la Provincia Magallánica, fue virtualmente indistinguible de la encontrada en la mayoría de las comunidades de Chile central.

DOMINANCIA DE ESPECIES

Considerando los sitios en conjunto, los organismos sésiles y móviles más abundantes y característicos del patrón vertical de dominancia fueron (véase Tablas 2 y 3): (a) nivel superior: *Jehlius cirratus*, *Perumytilus purpuratus*, *Pyropia orbicularis*, *Austrolittorina araucana*, *Scurria zebrina* y *Siphonaria lessonii*; (b) nivel medio (medio-superior + medio-inferior): *J. cirratus*, *P. purpuratus*, *Mazzaella laminarioides*, *Chiton granosus* y *S. zebrina*; (c) nivel inferior: algas coralinas incrustantes, *Corallina officinalis* var. *chilensis* (en adelante *C. officinalis*), *Lessonia spicata*, *Durvillaea antarctica*, *C. granosus*, *Fissurella picta* y *Tegula atra*. Las únicas especies importantes en más de un nivel mareal fueron *J. cirratus*, *P. purpuratus*, y *S. zebrina* en las zonas superior y media, y *C. granosus* en los niveles medio e inferior.

RIQUEZA Y DOMINANCIA DE ESPECIES POR SITIO

La Figura 2 muestra una zonación esquematizada del intermareal rocoso en cada sitio de estudio, en correspondencia con las descripciones indicadas a continuación.

GUABÚN

En Guabún la riqueza de especies tanto sésiles como móviles incrementó notoriamente desde el nivel superior hacia el nivel inferior, este último con 12 especies exclusivas, 5 sésiles y 7 móviles (Fig. 3). La zonación vertical del intermareal de Guabún estuvo dominada por los siguientes organismos sésiles y móviles (Tablas 2 y 3): (a) nivel superior: *P. purpuratus*, *J. cirratus*, *A. araucana* y *S. lessonii*; (b) nivel medio-superior: *J. cirratus*, *M. laminarioides*, *C. granosus*, *S. lessonii*, *S. zebrina* y *Scurria cecilianae*; (c) nivel medio-inferior: *J. cirratus*, *M.*

laminarioides, *C. granosus*, *Fissurella crassa*, *Acanthina monodon* y *Concholepas concholepas*; (d) nivel inferior: *C. officinalis*, *D. antarctica*, *L. spicata*, *Tonicia chilensis*, *Tonicia disjuncta*, *F. picta*, *Prisogaster niger*, *C. concholepas*, *Phymactis clematis* y *Stichaster striatus*.

MAR BRAVA

En forma similar a Guabún, la riqueza de especies sésiles y móviles en Mar Brava aumentó desde el nivel superior hacia el nivel inferior el cual tuvo 10 especies exclusivas, 4 sésiles y 6 móviles (Fig. 3), aunque las especies móviles estuvieron poco representadas en los niveles medios. Las especies sésiles y móviles que caracterizaron la zonación vertical fueron (Tablas 2 y 3): (a) nivel superior: *J. cirratus*, *P. orbicularis*, *A. araucana*, *S. lessonii*, *Lottia orbignyi* y *S. zebrina*; (b) nivel medio-superior: *P. purpuratus*, *P. orbicularis*, *Codium dimorphum*, *S. zebrina*, *S. cecilianae* y *C. granosus*; (c) nivel medio-inferior: *Notochthamalus scabrosus*, coralinas incrustantes, *C. granosus*, *S. zebrina* y *T. atra*; (d) nivel inferior: *C. dimorphum*, algas coralinas incrustantes, *C. officinalis*, *L. spicata*, *D. antarctica*, *C. granosus*, *T. disjuncta*, *Scurria araucana*, *F. picta*, *T. atra*, *C. concholepas* y *P. clematis*.

PUÑIHUIL

A diferencia de Guabún y Mar Brava, en Puñihuil las especies sésiles mostraron mayor riqueza en los 2 niveles medios y las móviles en los niveles medio-inferior e inferior, con un bajo número de especies exclusivas de cada nivel (2 en el nivel inferior y 1 en los demás niveles) (Fig. 3). Los organismos que caracterizaron la zonación de Puñihuil fueron (Tablas 2 y 3): (a) nivel superior: *P. orbicularis*, *P. purpuratus*, *J. cirratus*, *A. araucana* y *S. lessonii*; (b) nivel medio-superior: *P. purpuratus*, *J. cirratus*, *P. orbicularis*, coralinas incrustantes, *S. lessonii*, *S. cecilianae* y *S. araucana*; (c) nivel medio-inferior: *C. dimorphum*, *M. laminarioides*, coralinas incrustantes, *T. atra*, *C. granosus*, *T. disjuncta*, *S. cecilianae* y *S. araucana*; (d) nivel inferior: *L. spicata*, coralinas incrustantes, *C. officinalis*, *T. atra*, *F. picta*, *T. chilensis* y *T. disjuncta*.

DUHATAO

La riqueza de especies en Duhatao aumentó desde el nivel superior al inferior, pero mostró un patrón vertical opuesto entre las especies sésiles, con mayor riqueza en los dos niveles medios, y las móviles, más numerosas en los niveles superior e inferior (Fig. 3). El nivel inferior fue el que concentró mayor número de especies móviles exclusivas (Fig. 3). Las especies características de la zonación en Duhatao fueron (Tablas 2 y 3): (a) nivel

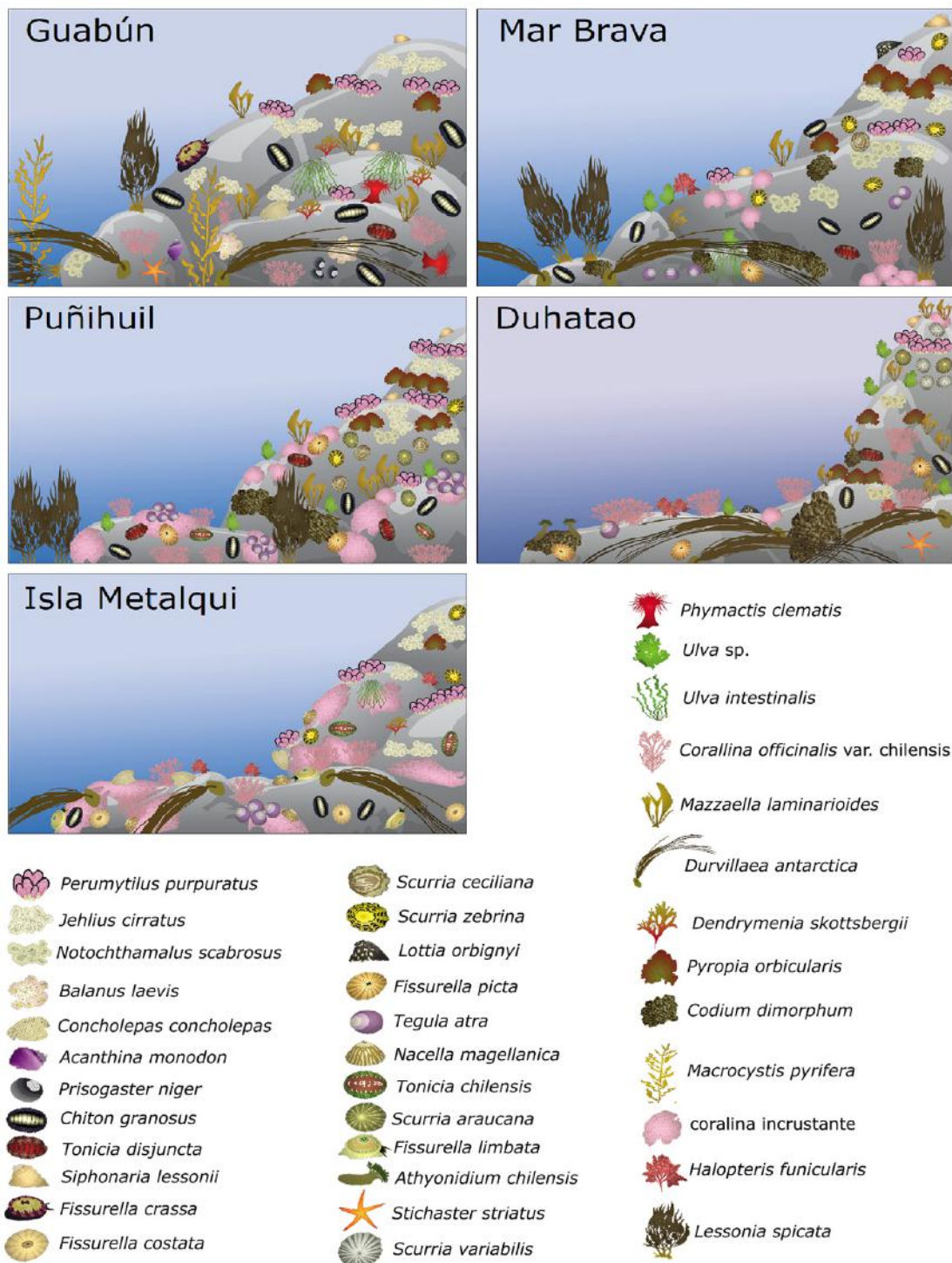


Figura 2. Representación esquemática de los patrones de zonación de la biota intermareal rocosa en 5 localidades de la costa oeste de la Isla Grande de Chiloé / Schematic representation of the zonation patterns of the rocky intertidal biota from 5 localities in the west coast of the Isla Grande de Chiloé

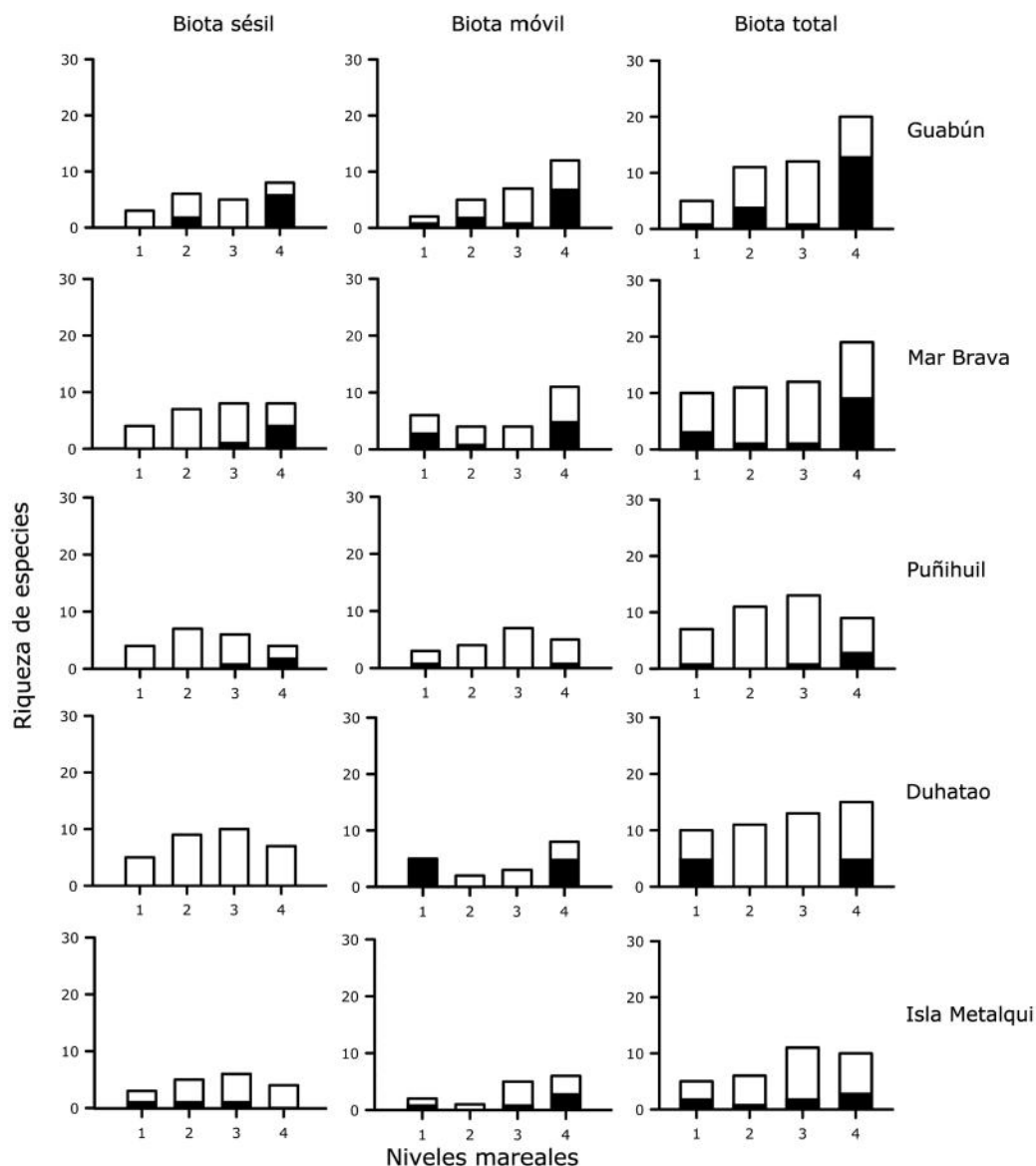


Figura 3. Distribución vertical de la riqueza de especies en los sitios de estudio, estimada para la biota sésil y móvil y para el ensamble completo. Niveles mareales: 1: superior, 2: medio-superior, 3: medio-inferior, 4: inferior. Las áreas negras de las barras indican el número de especies exclusivas de cada nivel mareal / Vertical distribution of species richness in the study sites, estimated for the sessile and mobile biota and for the whole assemblage. Tidal levels: 1: upper, 2: mid-upper, 3: mid-lower, 4: lower. The black areas in the bars indicate the number of species exclusive of each tidal level

superior: *P. purpuratus*, *M. laminarioides*, *A. araucana*, *S. lessonii*, *S. variabilis* y *S. araucana*; (b) nivel medio-superior: *M. laminarioides*, *P. orbicularis*, *Ulva* sp., *C. granosus* y *F. picta*; (c) nivel medio-inferior: *P. orbicularis*, *M. laminarioides*, *F. picta*, *C. granosus* y *T. disjuncta*; (d) nivel inferior: *C. officinalis*, *C. dimorphum*, *D. antarctica*, *F. picta*, *T. chilensis*, *T. disjuncta*, *Athyonidium chilensis* y *S. striatus*. Por otra parte, Duhatao fue el único sitio donde el holoturoídeo

A. chilensis estuvo presente y en alta densidad, debido aparentemente a la abundancia de grietas y pozas intermareales que son los hábitats más propicios para esta especie.

ISLA METALQUI

La riqueza de especies en Isla Metalqui tendió a aumentar hacia el nivel inferior, pero con un máximo en el nivel medio-inferior. Las especies sésiles mostraron mayor riqueza en los dos niveles

Tabla 4. Análisis de permutaciones (PERMANOVA). El diseño fue de tipo anidado, considerando los factores: sitio, nivel mareal y la interacción entre sitio-nivel mareal. Los datos se basaron en la similitud de Bray-Curtis, fueron transformados a arcoseno (biota sésil) y log x+1 (biota móvil) y se realizaron 4999 permutaciones / Analysis of permutations (PERMANOVA). The sampling design was nested, considering site, tidal level and the interaction between site-tidal level. Data were transformed to the arcoseno (sessile biota) y log x+1 (mobile biota), based in Bray-Curtis similarity analysis, the number of permutations was of 4999

	Biota sésil				Biota móvil			
	df	MS	Pseudo-F	P	df	MS	Pseudo-F	P
Sitio (S)	4	9240	8,3901	0,0002	4	9240	2,8304	0,0002
Nivel mareal (N)	3	16921	15,364	0,0002	3	16921	4,539	0,0002
S x N	12	3106,2	2,8205	0,0002	12	3106,2	1,2522	0,0784 (*)
Residual	32	1101,3			32	1101,3		

(*) $P > 0,05$

medios, mientras las móviles tendieron a aumentar hacia el nivel inferior (Fig. 3). Los niveles superior, medio-superior y medio-inferior tuvieron una especie sésil exclusiva y el nivel inferior dos especies móviles exclusivas (Fig. 3). La zonación en Isla Metalqui estuvo representada primariamente por (Tablas 2 y 3): (a) nivel superior: *J. cirratus*, *A. araucana* y *S. zebrina*; (b) nivel medio-superior: *P. purpuratus*, coralinas incrustantes, y *S. zebrina*; (c) nivel medio-inferior: coralinas incrustantes, *C. officinalis*, *N. scabrosus*, *S. zebrina*, *T. chilensis* y *C. concholepas*; (d) nivel inferior: coralinas incrustantes, *C. officinalis*, *D. antarctica*, *T. atra*, *C. granosus*, *C. concholepas*, *Fissurella costata* y otras especies de lapas.

ANÁLISIS COMUNITARIO

En concordancia con las variaciones en los patrones locales de dominancia descritas anteriormente, los resultados de PERMANOVA para la diversidad de especies sésiles mostraron diferencias significativas entre sitios (Pseudo-F= 8,39; $P = 0,0002$) y entre niveles mareales (Pseudo-F= 15,36; $P = 0,0002$) (Tabla 4). No obstante hubo una interacción significativa entre ambos factores (Pseudo-F= 2,82; $P = 0,0002$) (Tabla 4), debida a que en Guabún y Mar Brava la riqueza de especies aumenta sostenidamente hacia el nivel mareal inferior mientras en los demás sitios esta tendencia existe pero se revierte en el nivel inferior o desde el nivel medio-inferior. Las pruebas pareadas entre sitios mostraron diferencias significativas en cinco de las 10 comparaciones ($0,0096 \leq P \leq 0,0388$) que mostraron a los sitios de Duhatao y Guabún como los más distintivos, contrastando con la alta similitud comparativa entre Mar Brava, Puñihuil e Isla Metalqui. Las diferencias entre niveles mareales fueron significativas en 4 de las 6 comparaciones ($0,0014 \leq P \leq 0,0334$) que en general reflejaron el contraste entre las zonas extremas del gradiente vertical intermareal (e.g., no hubo diferencia entre los niveles medio-inferior y medio-superior). La ordenación gráfica de la diversidad (nMDS; Fig. 4) reflejó con claridad las diferencias

a través del gradiente vertical y el carácter comparativamente distintivo de Duhatao y Guabún. El análisis SIMPER mostró que las diferencias detectadas se debieron principalmente a la variación entre sitios en la presencia y abundancia de especies particulares a través del gradiente vertical. Las especies sésiles con mayor contribución individual ($> 10\%$) a la diferenciación entre sitios en cada nivel mareal, listadas en orden decreciente de importancia individual e indicando su contribución conjunta (porcentaje acumulativo), fueron: (a) nivel superior: *J. cirratus*, *P. orbicularis*, *P. purpuratus* y *M. laminarioides* con 100%; (b) nivel medio-superior: *M. laminarioides*, *P. purpuratus*, *J. cirratus* y *P. orbicularis* con 92,0%; (c) nivel medio-inferior: *J. cirratus*, *C. officinalis*, *N. scabrosus* y coralinas incrustantes con 78,5%; (d) nivel inferior: *C. officinalis*, coralinas incrustantes, *L. spicata* y *D. antarctica* con 85,8%.

La diversidad de las especies móviles reveló un patrón mucho más heterogéneo que el de las especies sésiles, reflejado en la ordenación gráfica (nMDS; Fig. 4), mostrando diferencias significativas entre sitios (Pseudo-F= 2,83; $P = 0,0002$) y niveles mareales (Pseudo-F= 4,54; $P = 0,0002$) (Tabla 4) pero en este caso sin interacción entre ambos factores (Pseudo-F= 1,25; $P = 0,0784$) (Tabla 4). Nueve de las 10 comparaciones pareadas entre sitios mostraron diferencias significativas ($0,0002 \leq P \leq 0,0164$), siendo Mar Brava e Isla Metalqui los únicos sitios estadísticamente similares, mientras que todas las diferencias entre niveles mareales fueron significativas ($0,0002 \leq P \leq 0,0368$). De acuerdo a los resultados del análisis SIMPER, las especies móviles con mayor contribución ($> 10\%$) a la diferenciación entre sitios por nivel mareal, en orden decreciente de importancia individual e indicando su contribución conjunta (porcentaje acumulativo), fueron: (a) nivel superior: *S. lessonii* y *S. variabilis* con 90,3%; (b) nivel medio-superior: *C. granosus*, *S. lessonii*, *S. zebrina* y *S. ceciliansa* con 100%; (c) nivel medio-inferior: *C. granosus* y *S. zebrina* con 90,4%; (d) nivel inferior: *F. picta*, *C. granosus*, *T. atra* y *F. costata* con 83,0%.

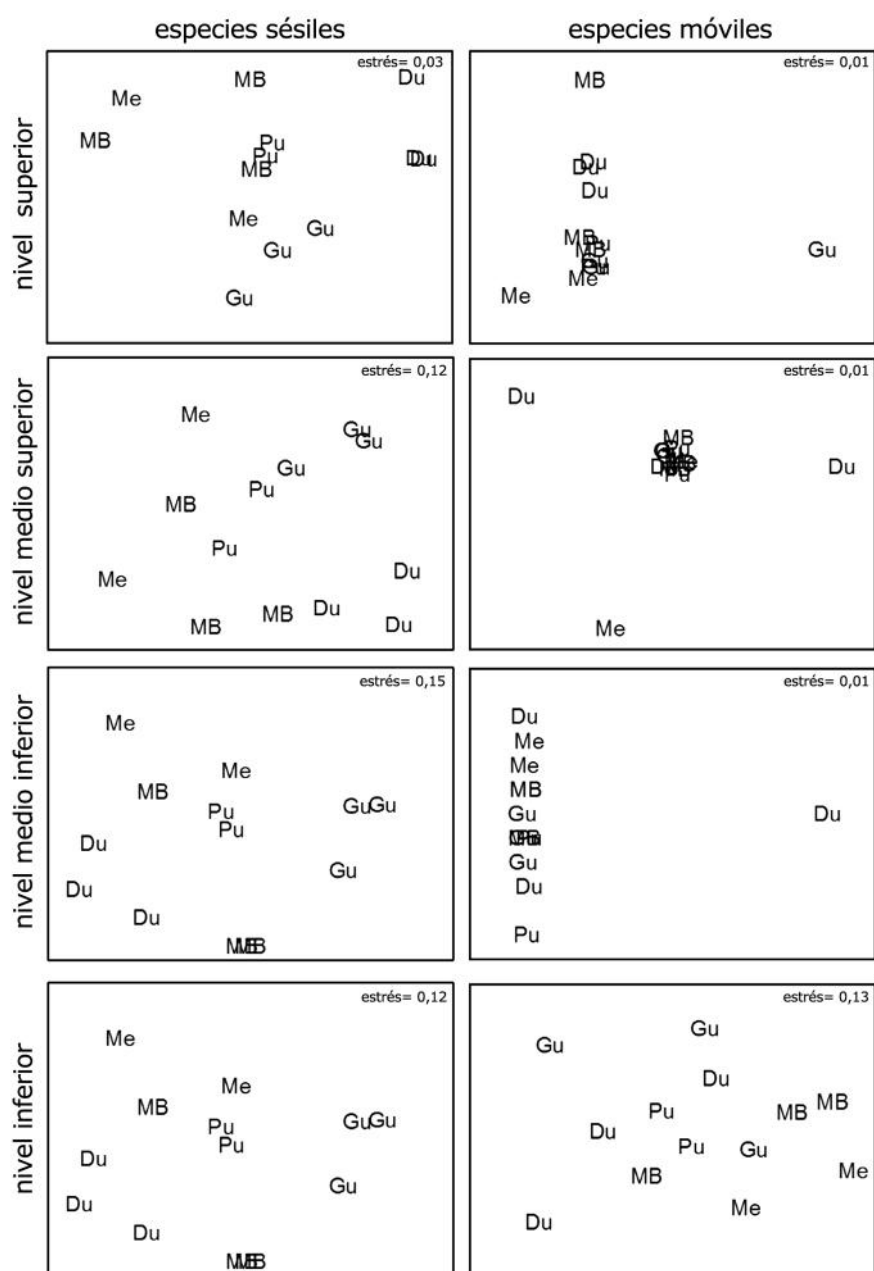


Figura 4. Ordenación multivariada (nMDS) de la diversidad de especies sésiles y móviles en el área de estudio, basada en una matriz de similitud de Bray-Curtis (véase métodos). Las abreviaturas corresponden a los sitios de estudio (Gu: Guabún, MB: Mar Brava, Pu: Puñihuil, Du: Duhatao, Me: Isla Metalquí) y los niveles mareales (superior, medio-superior, medio-inferior, inferior) / Multivariate ordination (nMDS) of the diversity of sessile and mobile species in the study area, based on a Bray-Curtis similarity matrix (see methods). The abbreviations correspond to the study sites (Gu: Guabún, MB: Mar Brava, Pu: Puñihuil, Du: Duhatao, Me: Isla Metalquí) and tidal levels (upper, mid-upper, mid-lower, lower)

Una ordenación nMDS (estrés= 0,12) de la composición taxonómica del ensamble completo mostró un patrón general similar al descrito para las especies sésiles y móviles por separado (Fig. 4), sólo con diferencias menores en la posición de niveles mareales particulares en algunos sitios, por lo cual esta gráfica fue omitida de los resultados.

DISCUSIÓN

A nivel ecológico y biogeográfico, el rasgo más importante de las comunidades intermareales rocosas en la costa noroeste expuesta de la IG-Chiloé fue la ausencia de diferencias relevantes con las comunidades en la costa no fragmentada de Chile particularmente entre los 42°S y los 30°S. Si bien esta conclusión no deriva de una hipótesis probada formalmente en este trabajo, tanto los patrones de zonación y dominancia descritos en los resultados como su variación entre sitios son ampliamente concordantes con los documentados en áreas más al norte (e.g., Santelices 1980, Castilla 1981, Broitman *et al.* 2001, 2011; Thiel *et al.* 2007). En un contexto más amplio, tanto la estructura de la zonación vertical como los tipos de especies que la caracterizan fueron en general similares a los observados en otras áreas del hemisferio sur, particularmente Australia, Nueva Zelanda y Tasmania (e.g., Guiler 1950, Batham 1956, Womersley & Edmonds 1958, Stephenson & Stephenson 1972).

Al comparar la información obtenida con la literatura tradicional y reciente (e.g., Guiler 1959a, b; Stephenson & Stephenson 1972, Alveal *et al.* 1973, Viviani 1975, Romo & Alveal 1977, Santelices 1980, Castilla 1981, Vásquez *et al.* 1998, Camus & Andrade 1999, Broitman *et al.* 2001, 2011; Rivadeneira & Fernández 2005, Camus 2008), los patrones generales de zonación, dominancia y composición específica en la IG-Chiloé muestran una alta similitud con aquellos ya descritos para las costas de Chile central y norte, con sólo diferencias menores y sitio-dependientes en la dominancia o distribución vertical de especies particulares. A escala local, la similitud se extiende además a los patrones de variación: (a) dentro de sitios, tales como los cambios en dominancia vertical entre cirripedios y mitílidos (e.g., Navarrete & Castilla 1990), o la predominancia de las especies de patelogastrópodos en zonas con alta abundancia de algas (e.g., Espoz *et al.* 2004, Aguilera 2011, Aguilera *et al.* 2013); y (b) entre sitios (aparentemente por sus diferencias relativas en la exposición, configuración y pendiente de los substratos rocosos), como los remplazos locales entre los cirripedios *J. cirratus* y *N. scabrosus* (e.g., Shinen & Navarrete 2010), remplazos o dominancia compartida de la zona intermareal inferior entre las macroalgas pardas *L. spicata* y *D. antarctica* (e.g., Santelices *et al.* 1980, Westermeier *et al.* 1994), o variaciones inversas

en la abundancia de algas y moluscos herbívoros en general (e.g., Moreno & Jaramillo 1983, Jara & Moreno 1984, Aguilera & Navarrete 2007).

Por otra parte, una de las pocas diferencias respecto a otras zonas fue la mayor importancia comparativa de algunos invertebrados, particularmente el poliplacóforo *C. granosus* que es una de las especies más abundantes y frecuentes a través del gradiente vertical en todos los sitios de la IG-Chiloé, lo que podría asociarse a un factor biogeográfico. En la zona intermareal de la costa central y/o norte de Chile, *C. granosus* coexiste y comparte la mayoría de su alimento con varios poliplacóforos de alta relevancia ecológica (Otaíza & Santelices 1985, Camus *et al.* 2013), de mayor tamaño corporal y usualmente más abundantes, como *Acanthopleura echinata* o *Enoplochiton niger*, que sin embargo no ocurren en la Provincia Magallánica (Sanhueza *et al.* 2008, Camus *et al.* 2012). En la IG-Chiloé, en cambio, además de *C. granosus* los únicos dos poliplacóforos registrados fueron *T. chilensis* y *T. disjuncta*, que son especies de menor tamaño encontradas en baja abundancia y restringidas a la zona intermareal baja. Esto sugiere que la alta importancia de *C. granosus* podría ser una respuesta de compensación de densidad (liberación ecológica) ante la ausencia de otras especies de chitones de gran tamaño y ecológicamente similares (e.g., en hábitos tróficos; véase Fig. 2 en Camus *et al.* 2013).

Por otro lado, los resultados obtenidos validan en parte algunas descripciones tempranas del área (Knox 1960) que no informaban la localización de las especies, pero además confirman que la composición taxonómica del intermareal rocoso en el Archipiélago de Chiloé presenta una clara diferenciación biogeográfica longitudinal. Esto se evidencia por un fuerte contraste entre las costas este y oeste de la IG-Chiloé, si bien la información disponible no permite evaluar si este patrón es gradual o discreto. No obstante, en la costa oeste de la IG-Chiloé no se detectaron especies características del mar interior protegido, como el cirripedio *Elminius kingii*, el mitílido *Mytilus chilensis*, algunas algas de los géneros *Iridaea* y *Ulva*, el decápodo *Hemigrapsus crenulatus*, o gastrópodos del género *Crepidula* (Skottsberg 1941, Viviani 1975, Jaramillo 1981, Brattström 1990, Häussermann & Försterra 2009). La mayoría de estas especies son eurihalinas y/o tienen afinidad por ambientes estuarinos o de baja salinidad (e.g., Arenas 1971, Stotz 1983, Chaparro *et al.* 2008, Urbina *et al.* 2010), condiciones que predominan en la zona interior debido a la dilución de las masas de agua por un alto aporte de agua dulce vía precipitación y deshielos terrestres, en interacción con el carácter protegido y la alta amplitud mareal del área, entre otros aspectos (e.g., Pickard 1971, Ahumada *et al.* 2000, Dávila *et al.* 2002). Esta combinación de factores favorecería el desarrollo

de comunidades con creciente carácter mixohalino hacia el interior (Alveal & Romo 1977), por lo cual es probable que la zonación biogeográfica longitudinal sea gradual, asociada básicamente a un gradiente decreciente de salinidad y exposición al oleaje desde oeste a este.

Los resultados indican por lo tanto la necesidad de reevaluar el quiebre biogeográfico definido como el inicio de la Provincia Magallánica hacia el sur, que tradicionalmente se ha situado de forma aproximada en la latitud 42°S (*e.g.*, Brattström & Johanssen 1983, Fernández *et al.* 2000, Camus 2001, Thiel *et al.* 2007). Si bien para muchos taxa este quiebre es evidente en el mar interior del Archipiélago de Chiloé, simplemente está ausente en la costa noroeste expuesta al océano Pacífico de la IG-Chiloé, la cual puede considerarse una prolongación hacia el sur de la zona de transición (Área Intermedia) entre las provincias Peruana y Magallánica. Por lo tanto las biotas intermareales rocosas de las costas este y oeste de la IG-Chiloé pertenecerían a 2 unidades biogeográficas distintas, y este patrón habría existido al menos desde el último máximo glacial forzado por las condiciones físico-químicas contrastantes entre ambas costas.

Para comprender este escenario, sin embargo, es necesario determinar si el fenómeno de la presencia de biota del Área Intermedia en la costa noroeste de la IG-Chiloé es sólo local o de mayor extensión espacial, y además si es anterior o posterior a la última glaciación, ante lo cual surgen al menos 3 posibles explicaciones históricas parcialmente excluyentes. La primera es que una biota Magallánica preexistente haya sido remplazada por biota del Área Intermedia en un evento cuya época, duración y causas no son conocidas actualmente, lo cual es básicamente una posibilidad que no puede descartarse debido a la total falta de información al respecto. La segunda, una hipótesis de tipo abductivo (por defecto), es que la biota actual del noroeste de la IG-Chiloé ya existía a fines del Pleistoceno (desde hace al menos ~20,000 años AP) y persiste hasta hoy debido a la mayor exposición y salinidad de las costas abiertas directamente al Océano Pacífico. Una predicción simple de esta hipótesis es que la biota del Área Intermedia también debiera estar presente en la costa suroeste de la IG-Chiloé, y eventualmente al sur de Chiloé en otras costas insulares expuestas al Pacífico. La tercera hipótesis, también abductiva, es que la biota del noroeste de la IG-Chiloé constituye una biota relictica de fines del Pleistoceno y que persiste debido a que los glaciares no avanzaron sobre esta área particular en el último máximo glacial (Fig. 1). Por tanto se esperaría que la costa suroeste de la IG-Chiloé (al sur del límite de avance glacial) albergara una biota distinta de carácter principalmente Magallánico. Si este no fuera el caso, la hipótesis anterior sobre el efecto forzante de factores ambientales adquiriría mayor plausibilidad. Para resolver este

escenario se requiere evaluar si la biota del Área Intermedia está presente en costas abiertas al Pacífico al sur de los 42°S, y disponer de evidencia bioarqueológica crucial para determinar dónde y por cuánto tiempo ocurrió en el pasado.

Complementariamente, esta aparente anomalía biogeográfica en la costa oeste de la IG-Chiloé podría estar vinculada además a otras fuentes de variación que operan en la actualidad. Por ejemplo, análisis de la variación inter-comunitaria a escala geográfica en el Pacífico noreste (Blanchette *et al.* 2008, Fenberg *et al.* 2015) y en Chile central (Broitman *et al.* 2011) muestran que los quiebres espaciales en diversidad en general se corresponden con los principales límites biogeográficos conocidos, pero además que las unidades biogeográficas pueden mostrar una diferenciación interna (estructura espacial) importante, que se manifiesta en la ocurrencia de comunidades particulares o grupos de comunidades con características contrastantes. Dichos estudios sugieren que la variación observada se asociaría a variables físicas (*e.g.*, temperatura superficial del mar, concentración de nutrientes, salinidad) relacionadas principalmente con la variación espacio-temporal de la surgencia, pero también a factores biológicos como diferencias en capacidad de dispersión, limitación del reclutamiento, o variación espacial en el nivel de depredación o herbivoría (véase Blanchette *et al.* 2008, Broitman *et al.* 2011, Fenberg *et al.* 2015). Sin embargo el efecto de estos factores sobre la diversidad intermareal del área de Chiloé aún no se ha establecido.

Todo lo anterior revela la necesidad de actualizar la zonificación biogeográfica latitudinal y longitudinal de la biota intermareal en la zona austral de Chile, a fin de establecer la importancia relativa de los procesos ecológicos e históricos involucrados.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Proyecto 'Línea de Base en Áreas de Alto Valor para la Conservación de la Biodiversidad (AAVC) en la Ecorregión Chilense', del Ministerio del Medio Ambiente, Chile. Los autores agradecen el apoyo del Dr. Iván F. Rodil (Tvärminne Zoological Station, University of Helsinki, Finlandia) en la realización de los análisis estadísticos (PERMANOVA), la asistencia en terreno de los Biólogos Marinos Emilio Acuña y Jonathan Vergara, el trabajo en laboratorio de Marcia González y los comentarios realizados por 2 evaluadores anónimos.

LITERATURA CITADA

Abarzúa AM, C Villagrán & PI Moreno. 2004. Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43°S). *Quaternary Research* 62: 49-59.

- Aguilera MA & SA Navarrete. 2007.** Effects of *Chiton granosus* (Frembly, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349: 84-98.
- Aguilera MA. 2011.** The functional roles of herbivores in the rocky intertidal systems in Chile: A review of food preferences and consumptive effects. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 241-261.
- Aguilera MA, N Valdivia & BR Broitman. 2013.** Spatial niche differentiation and coexistence at the edge: Co-occurrence distribution patterns in *Scurria* limpets. *Marine Ecology Progress Series* 483: 185-198.
- Ahumada RB, L Pinto & PA Camus. 2000.** The Chilean coast. In: Sheppard CRC (ed). *Seas at the millennium: An environmental analysis*, pp. 699-717. Pergamon Press, Oxford.
- Alveal K, H Romo & J Valenzuela. 1973.** Consideraciones ecológicas de las regiones de Valparaíso y Magallanes. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 15: 1-29.
- Alveal K & H Romo. 1977.** Estudios de distribución vertical de la biota costera en el Seno Reloncaví - Chile. *Gayana, Miscelánea* 7: 1-28.
- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Arenas JN. 1971.** Distribución de *Elminius kingii* gray (cirr.) en el estuario del río Valdivia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 6(3): 199-206.
- Armesto JJ, R Rozzi, C Smith-Ramírez & MTK Arroyo. 1998.** Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282: 1271-1272.
- Arroyo MTK, P Marquet, C Marticorena, J Simonetti, L Cavieres, F Squeo, R Rozzi & F Mazzardo. 2008.** El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. En: CONAMA (eds). *Biodiversidad de Chile, patrimonio y desafíos*, pp. 90-93. Ocho Libros Editores, Santiago.
- Balech E. 1954.** División zoogeográfica del litoral Sudamericano. *Revista de Biología Marina* 4: 184-195.
- Batham EJ. 1956.** Ecology of southern New Zealand sheltered rocky shore. *Transaction of the Royal Society of New Zealand* 84: 447-465.
- Blanchette CA, CM Miner, PT Raimondi, D Lohse, KEK Heady & BR Broitman. 2008.** Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *Journal of Biogeography* 35: 1593-1607.
- Brattström H. 1990.** Intertidal ecology of the northernmost part of the Chilean Archipelago. *Sarsia* 75: 107-160.
- Brattström H & A Johanssen. 1983.** Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia* 68: 289-339.
- Bray JR & JT Curtis. 1957.** An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Broitman B, SA Navarrete, F Smiths & SD Gaines. 2001.** Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series* 224: 21-34.
- Broitman BR, F Véliz, T Manzur, EA Wieters, GR Finke, PA Fornes, N Valdivia & SA Navarrete. 2011.** Geographic variation in diversity of wave exposed rocky intertidal communities along central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 43-154.
- Brown JH & MV Lomolino. 1998.** *Biogeography*, 698 pp. Sinauer Associates, Sunderland.
- Bustamante RH & GM Branch. 1996.** Large scale patterns and trophic structure of southern African rocky shores: the roles of geographic variation and wave exposure. *Journal of Biogeography* 23: 339-351.
- Camus PA. 2001.** Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 587-617.
- Camus PA. 2008.** Diversidad, distribución y abundancia de especies en ensambles intermareales rocosos. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(3): 615-627.
- Camus PA & YN Andrade. 1999.** Diversidad de comunidades intermareales rocosas del norte de Chile: El supuesto del enriquecimiento por efecto de la surgencia costera. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 389-410.
- Camus PA, AH Navarrete, AG Sanhueza & LF Opazo. 2012.** Trophic ecology of the chiton *Acanthopleura echinata* on Chilean rocky shores. *Revista Chilena de Historia Natural* 85: 123-135.
- Camus PA, PA Arancibia & MI Ávila-Thieme. 2013.** A trophic characterization of intertidal consumers on Chilean rocky shores. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 431-450.
- Cárdenas J, C Aldea & C Valdovinos. 2008.** Chilean marine mollusca of northern Patagonia collected during the Cimar-10 fjords cruise. *Gayana* 72: 202-240.
- Castilla JC. 1979.** Características bióticas del Pacífico Sur Oriental, con especial referencia al sector chileno. *Revista de la Comisión Permanente del Pacífico Sur* 10: 167-182.
- Castilla JC. 1981.** Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* 5: 190-215.
- Castilla JC, SA Navarrete & J Lubchenco. 1993.** Southeastern Pacific coastal environments: main features, large scale perturbations and global climate change. In: Mooney HA, E Fuentes & B Kronsberg (eds). *Contrasts between North and South America*, pp. 189-193. Academic Press, New York.
- Chaparro OR, YA Montiel, CJ Segura, VM Cubillos, RJ Thompson & JM Navarro. 2008.** The effect of salinity on clearance rate in the suspension-feeding estuarine gastropod *Crepipatella dilatata* under natural and controlled conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 861-868.

- Clapperton CM. 1994.** The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 369-383.
- Clarke KR. 1993.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User Manual/ Tutorial, 192 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Crisci JV, MM Cigliano, JJ Morrone & S Roig-Juñent. 1991.** Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40: 152-171.
- Dahl E. 1960.** The cold temperate zone in Chilean seas. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 152: 631-633.
- Dávila P, D Figueroa & E Müller. 2002.** Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution of austral Chile (35-55°S). *Continental Shelf Research* 22(3): 521-534.
- Dell RK. 1971.** The marine mollusca of the Royal Society Expedition to Southern Chile, 1958-59. *Records of the Dominion Museum* 7(17): 155-233.
- Dugan JE, E Jaramillo, DM Hubbard, H Contreras & C Duarte. 2004.** Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecologia* 139(4): 630-640.
- Esposo C, DR Lindberg, JC Castilla & BW Simson. 2004.** Los patelogastrópodos intermareales de Chile y Perú. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 257-283.
- Etcheverry DH. 1964.** Distribución geográfica de las algas del Pacífico Sur Oriental. *Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata* 9: 17-23.
- Fenberg PB, BA Menge, PT Raimondi & MM Rivadeneira. 2015.** Biogeographic structure of the northeastern Pacific rocky intertidal: the role of upwelling and dispersal to drive patterns. *Ecography* 38: 83-95.
- Fernández M, E Jaramillo, PA Marquet, CA Moreno, SA Navarrete, FP Ojeda, CR Valdovinos & JA Vásquez. 2000.** Diversity, ecology and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: An overview and needs for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 629-662.
- Ferro I & JJ Morrone. 2014.** Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1-12.
- Glasser NF, KN Jansson, S Harrison & J Kleman. 2008.** The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38°S and 56°S. *Quaternary Science Reviews* 27: 365-390.
- Guiler ER. 1950.** The intertidal ecology of Tasmania. *Papers and Proceedings, Royal Society of Tasmania* 1949: 135-201.
- Guiler ER. 1959a.** Intertidal belt-forming species on the rocky coast of northern Chile. *Papers and Proceedings, Royal Society of Tasmania* 93: 33-58.
- Guiler ER. 1959b.** The intertidal ecology of the Montemar area, Chile. *Papers and Proceedings, Royal Society of Tasmania* 93: 164-183.
- Häussermann V & G Försterra. 2009.** Fauna marina bentónica de la Patagonia Chilena, 1000 pp. *Nature in Focus*, Santiago.
- Hedgpeth J. 1969.** Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 35°S Latitude. In: Bushnell VC & JW Hedgpeth (eds). *Introduction to antarctic zoogeography*, pp. 222-230. *Antarctic Map folio Series*, American Geographical Society, New York.
- Hervé F, D Quiroz & P Duhart. 2009.** Aspectos geológicos de la región de los fiordos Chilenos. En: Häussermann V & G Försterra (eds). *Fauna marina bentónica de la Patagonia Chilena*, pp. 30-42. *Nature in Focus*, Santiago.
- Heusser CJ, LE Heusser & A Hauser. 1992.** Paleocology of late quaternary deposits in Chiloé continental, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 235-245.
- Hoffmann AJ & B Santelices. 1997.** Flora marina de Chile central, 434 pp. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Hulton NRJ, RS Purves, RD McCulloch, DE Sugden & MJ Bentley. 2002.** The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21: 233-241.
- Jara F & CA Moreno. 1984.** Herbivory and structure in a midlittoral rocky community: A case in southern Chile. *Ecology* 65: 28-38.
- Jaramillo E. 1981.** Ofiuroideos de los archipiélagos de Chiloé y los Chonos. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 16(3): 113-136.
- Jaramillo E, C Duarte & H Contreras. 2000.** Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, Isla de Chiloé, southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 771-786.
- Knox G. 1960.** Littoral ecology and biogeography of the southern oceans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 152: 577-624.
- Lancellotti DA & 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.
- Larraín A. 1975.** Los equinoideos regulares fósiles y recientes de Chile. *Gayana, Zoología* 35: 3-147.
- Latorre C. 2008.** Fluctuaciones climáticas cuaternarias y su impacto sobre la biodiversidad en Chile. En: CONAMA (eds). *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y desafíos*, pp. 60-65. Ocho Libros Editores, Santiago.
- Latorre C, PI Moreno, G Vargas, A Maldonado, R Villa-Martínez, JJ Armesto, C Villagrán, M Pino, L Nuñez & M Grosjean. 2007.** Late quaternary environments and paleoclimate. In: Moreno T & W Gibbons (eds). *The geology of Chile*, pp. 309-328. *London Geological Society Press*, London.

- McArdle BH & MJ Anderson. 2001.** Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290-297.
- McLoughlin S. 2001.** The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49: 271-300.
- Meneses I & B Santelices. 2000.** Una reevaluación de la caracterización fitogeográfica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 615-623.
- Menzies R. 1962.** The zoogeography, ecology, and systematics of the Chilean marine isopods. Reports of Lund University Chile Expedition 1948-1949 (42). *Lunds Universitets Arsskrift. N.F. Avd. 2. Bd. 57(11): 3-162.*
- Moreno CA & E Jaramillo. 1983.** The role of grazers in the zonation of intertidal macroalgae of the Chilean coast. *Oikos* 41: 73-76.
- Mortensen TH. 1952.** Echinoidea and Ophiuroidea. Reports of Lund University Chile expedition 1948-1949 (3). *Lunds Universitets Arsskrift. N.F. Avd. 2. Bd. 47(8): 3-22.*
- Moyano HL. 1983.** Southern Pacific Bryozoa: A general view with emphasis on Chilean species. *Gayana, Zoología* 46: 3-45.
- Moyano HL. 1996.** Holocene bryozoan links between Australia, New Zealand, southern South America, and Antarctica - a preliminary evaluation. In: Gordon DP, AM Smith & JA Grant-Mackie (eds). *Bryozoans in space and time*, pp. 207-219. National Institute of Water & Atmospheric Research, Wellington.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, GAB da Fonseca & J Kent. 1990.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Navarrete SA & JC Castilla. 1990.** Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series* 68: 113-119.
- Ortlieb L. 1995.** Paleoclimas cuaternarios en el norte grande de Chile. En: Argollo J & Ph Mourguiart (eds). *Cambios cuaternarios en América del Sur*, pp. 225-246. ORSTOM, La Paz.
- Ortlieb L, N Guzmán & M Candía. 1994.** Moluscos litorales del Pleistoceno superior en el área de Antofagasta, Chile: primeras determinaciones e indicaciones paleo-oceanográficas. *Estudios Oceanológicos* 13: 57-63.
- Otaíza RD & B Santelices. 1985.** Vertical distribution of chitons (Mollusca: Polyplacophora) in the rocky intertidal zone of central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 86: 229-240.
- Pawson D. 1964.** The holothuroidea collected by the Royal Society Expedition to Southern Chile, 1958-1959. *Pacific Science* 18(4): 453-470.
- Pawson D. 1966.** The Echinoidea collected by the Royal Society Expedition to southern Chile, 1958-1959. *Pacific Science* 20(2): 208-210.
- Pickard G. 1971.** Some physical oceanographic features of Inlets of Chile. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 28(8): 1077-1106.
- Ramajo L & C Osorio. 2010.** Riqueza, abundancia y patrones espaciales de moluscos desde el Estero Reloncaví (41°33'S) a la Boca del Guafo (43°49'S), sur de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(1): 57-65.
- Ramírez ME & B Santelices. 1981.** Análisis biogeográfico de la flora de Antofagasta (Norte de Chile). *Boletín del Museo de Historia Natural* 38: 5-20.
- Ricciardi A & E Bourget. 1999.** Global patterns of macroinvertebrate biomass in marine intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series* 185: 21-35.
- Rivadeneira MM & M Fernández. 2005.** Shifts in southern endpoints of distribution in rocky intertidal species along the south-eastern Pacific coast. *Journal of Biogeography* 32: 203-209.
- Romo H & K Alveal. 1977.** Las comunidades del litoral rocoso de Punta Ventanilla Bahía de Quintero, Chile. *Gayana, Miscelánea* 6: 1-41.
- Rovira J, D Álvarez, K Molt & D Ortiga. 2008.** Áreas protegidas en Chile. En: CONAMA (eds). *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y Desafíos*, pp. 513-559. Ocho Libros Editores, Santiago.
- Sanhueza AG, AH Navarrete, LF Opazo & PA Camus. 2008.** Caracterización trófica del placóforo intermareal *Enoplochiton niger* en el norte de Chile: Variación ambiental y patrones dietarios a nivel local y regional. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 533-546.
- Santelices B. 1980.** Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* 19: 1-12.
- Santelices B, JC Castilla, J Cancino & P Schmiede. 1980.** Comparative ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta) in central Chile. *Marine Biology* 59: 119-132.
- Shinen JL & SA Navarrete. 2010.** Coexistence and intertidal zonation of chthamalid barnacles along central Chile: Interference competition or a lottery for space? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392: 176-187.
- Silva N, C Calvete & H Sievers. 1997.** Características oceanográficas físicas y químicas de los canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero Cimar-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología del Mar* 20: 23-106.
- Simonetti JA. 1999.** Diversity and conservation of terrestrial vertebrates in Mediterranean Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 493-500.
- Skottsberg C. 1941.** Communities of marine algae in sub-antarctic and antarctic waters. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje Serien* 19: 1-92.
- Smith DA & RD Simpson. 2002.** Spatial variation in the community structure of intertidal habitats at Macquarie Island (sub-Antarctic). *Antarctic Science* 14: 374-384.

- Stephenson T & A Stephenson. 1972.** Life between tidemarks on rocky shores, 425 pp. WH Freeman, San Francisco.
- Stotz WB. 1983.** Características poblacionales y aspectos biológicos del cirripedio *Elminius kingii* Gray en el estuario del Río Lingue (Mehuín, Chile). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18(4): 209-216.
- Stuardo J. 1964.** Distribución de los moluscos marinos litorales en Latinoamérica. *Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata* 7: 79-91.
- Thiel M, EC Macaya, E Acuña, WE Arntz, H Bastias, K Brokordt, PA Camus, JC Castilla, LR Castro, M Cortés, CP Dumont, R Escribano, M Fernández, JA Gajardo, CF Gaymer, I Gómez, AE González, HE González, PA Haye, JE Illanes, JL Iriarte, DA Lancellotti, G Luna-Jorquera, C Luxoro, PH Manríquez, V Marín, P Muñoz, SA Navarrete, E Pérez, E Poulin, J Sellanes, HH Sepúlveda, W Stotz, F Tala, A Thomas, CA Vargas, JA Vásquez & A Vega. 2007.** The Humboldt Current System of Northern-Central Chile: Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review* 45: 195-345.
- Urbina MA, K Paschke, P Gebauer & OR Chaparro. 2010.** Physiological energetics of the estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Crustacea: Decapoda: Varunidae): responses to different salinity levels. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90: 267-273.
- Valdovinos C. 1999.** Biodiversidad de moluscos chilenos: Base de datos taxonómica y distribucional. *Gayana Zoología* 63: 59-112.
- Vásquez JA, PA Camus & FP Ojeda. 1998.** Diversidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas litorales rocosos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 479-499.
- Villagrán C. 1990.** Glacial, Late-Glacial, and Post-Glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, Southern Chile (41-44°S). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 1-15.
- Villagrán C, A León & FA Roig. 2004.** Paleodistribución del alerce y ciprés de las Guaitecas durante períodos interestadiales de la Glaciación Llanquihue: provincias de Llanquihue y Chiloé, Región de Los Lagos, Chile. *Revista Geológica de Chile* 31(1): 133-151.
- Villagrán C & JJ Armesto. 2005.** Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En: Smith-Ramírez C, J Armesto & C Valdovinos (eds). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*, pp. 99-116. Editorial Universitaria, Santiago.
- Viviani CA. 1975.** Las comunidades marinas litorales en el Norte Grande de Chile, 196 pp. *Publicación Ocasional del Laboratorio de Ecología Marina, Universidad del Norte, Iquique*.
- Viviani CA. 1979.** Ecogeografía del litoral chileno. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 14: 65-123.
- Westermeier R, DG Müller, I Gómez, P Rivera & H Wenzel. 1994.** Population biology of *Durvillaea antarctica* and *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta) on the rocky shores of southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 110: 187-194.
- Womersley HBS & SJ Edmonds. 1958.** A general account of the intertidal ecology of south Australian coasts. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 9: 217-262.

Recibido el 14 de marzo de 2015 y aceptado el 14 de diciembre de 2015

Editor: Claudia Bustos D.