

Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica*

Latitudinal changes in the number of fish species in the rocky sublittoral system: an ecological approach

CARLOS A. MORENO, WILLIAM E. DUARTE, JUAN H. ZAMORANO

Instituto de Ecología y Evolución. Facultad de Ciencias. Universidad Austral de Chile. Casilla 57-D. Valdivia

(Recibido para publicación el 18 de octubre de 1977)

MORENO, C.A., DUARTE, W.E., ZAMORANO, J.H. Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica. (Latitudinal changes in the number of fish species in the rocky sublittoral system: an ecological approach) Arch. Biol. Med. Exper. 12: 169-178, 1979.

In this paper the authors utilize an ecological approach to analyze the diversity gradient shown by the sublittoral fishes of the Chilean coast. The resident species were determined in two locations situated in different biogeographic zones. The trophic sub-webs and the spatial distribution of the populations were established. An increase in the number of species in the northern locality, produced by the occupation of new niches in the axis of food and space resources was observed. Various hypotheses explaining increase in diversity were examined. It was found that in this study of sublittoral fishes, evidence exist at the local level to support the theories of spatial heterogeneity and productivity in explaining the variation in the number of species.

LATITUDINAL VARIATION ECOLOGY FISH DIVERSITY

INTRODUCCION

El aumento en el número de especies de peces marinos hacia el norte, en la costa de Chile, ha sido estudiado desde un punto de vista zoogeográfico por Mann (24). Sin embargo, este enfoque no es capaz de dar cuenta a escala local de los procesos causales que permiten este incremento, como ha criticado Paine (35).

Hutchinson (20) sugiere que un enfoque basado en las interacciones biológicas parece

constituir una de las posibilidades más lógicas para obtener una comprensión más amplia de los patrones de diversidad, además de mencionar la importancia de la heterogeneidad espacial en la cantidad de especies que pueden ocupar un hábitat.

Ambos enfoques han sido aplicados en muchos estudios conducidos en variados grupos de organismos, en su mayoría terrestres; por ejemplo, en lagartos (38, 39), en aves (22, 23, 11). En los ambientes marinos los estudios se

*Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Dirección de Investigación de la Universidad Austral de Chile (Proyecto S-77-34).

han centrado principalmente en organismos bentónicos, tanto intermareales, como de aguas profundas (35, 36, 14, 45).

A pesar de los avances realizados para comprender los patrones de diversidad a escala local, cuando se ha trabajado con diferentes tipos de animales se han obtenido resultados aparentemente contradictorios (por ejemplo, 22 v/s 40, 35 v/s 45). Sólo recientemente Menga & Sutherland (26) han llamado la atención que diferentes factores pueden tener mayor o menor importancia de acuerdo al nivel trófico que ocupen los organismos considerados. Consecuentemente, cada tipo de organismo, tanto de acuerdo a su nivel trófico como a sus hábitos de vida (sésiles o móviles), requiere de estudios que enfatizan distintas hipótesis que expliquen las causas de su diversidad.

Este artículo está destinado a averiguar cuáles son las hipótesis ecológicas que se ajustan mejor, o son más evidentes para explicar, al menos a escala local, las diferencias de diversidad de especies en los peces residentes en dos localidades en el sublitoral superior de la costa de Chile.

MÉTODOS

Elección del material biológico de estudio. Los peces son un grupo muy diversificado, 20.000 especies es la estimación conservadora hecha por Cohen (12) y que se encuentran en los más variados ambientes acuáticos. De estos ambientes, sólo el sublitoral superior marino es accesible a la penetración independiente y a la observación directa de un buzo autónomo; todo el resto, con excepción del sublitoral de los lagos, presenta grandes dificultades técnicas.

La zona sublitoral superior, en el sentido de Hedgpeth (18), corresponde a la zona de fondo costero ubicado bajo la zona litoral o intermareal y a una profundidad en la cual se produce la extinción de la luz. La escuela francesa prefiere delimitar esta área, en su sector inferior, por el término de los cinturones de algas macrophytas (± 30 metros) (6).

Las especies de peces que aquí habitan, presentan características morfológicas y hábitos de vida que los distinguen del resto de los peces marinos: cuerpo grueso, poco ágiles, grandes bocas y colores abigarrados; además de ser muy eurioicos a los factores oceanográficos como, salinidad, temperatura y concentración de oxígeno disuelto (15). Además de las características antes mencionadas, la accesibilidad por medio de buceo autónomo a la zona en que habitan, hacen este grupo de peces ideal para el estudio de su diversidad y organización comunitaria.

Localidades consideradas

Para este estudio hemos elegido dos puntos de la costa de Chile que presentan condiciones ambientales diferentes:

a) Caleta San Carlos en Bahía de Corral. Ubicada en la salida del estuario del río Valdivia, razón por la cual está sometida a fuertes fluctuaciones estacionales de salinidad, depósito de sedimentos y penetración de la luz. Las condiciones de oxigenación son buenas, siendo superior a 85% de saturación durante todo el año. La temperatura varía entre 18°C en verano y 10°C en invierno (5, 9, 49).

Esta área se encuentra, de acuerdo a una proposición de Castilla (10), en la provincia valdiviana expuesta (Arauco a Chiloé).

b) Costa rocosa entre San Antonio y Cartagena. Es un área algo alejada de la desembocadura del río Maipo, por lo que no está sometida a fluctuación estacional marcada de salinidad y depósito de sedimentos. La penetración de la luz es más constante, alcanzando un máximo de 14 metros a la lectura con disco de Secchi (27). La temperatura es relativamente estable, fluctuando entre 11,4°C y 13,4°C en un ciclo anual estudiado por Miranda (*op. cit.*).

Esta zona se encuentra en la provincia centro-chilena (Coquimbo a Arauco) de la clasificación biogeográfica de Castilla (*op. cit.*).

Ambas localidades están expuestas hacia el Norte, por lo que el oleaje es mucho mayor en invierno, sin embargo el sector más cercano a San Antonio, durante el verano, está expuesto con mayor intensidad al oleaje S.W. (4).

Recolección de los peces y análisis de contenido gástrico

La captura de peces, las observaciones sobre su micro-hábitat y las condiciones del ambiente en Corral han sido realizadas con buceo autónomo (50 horas por dos hombres). Para los análisis de contenidos gástricos se ha considerado solamente el método de frecuencia de ocurrencia (48, 7) el cual presenta una correlación positiva, significativa con el método numérico (8, 32).

En San Antonio, la subtrama alimentaria se construyó con datos obtenidos por uno de los autores (C.A.M.) y con peces obtenidos por cazadores submarinos durante una competencia realizada en octubre en 1971. Las observaciones han sido complementadas con los datos publicados (29, 28, 1), además de 10 buceos de observación y de recolección de material biológico.

Para facilitar las comparaciones entre ambas comunidades, sólo se han considerado en la confección de las subtramas las relaciones cuya ocurrencia fue mayor que 10%.

RESULTADOS

En los resultados que se presentan a continuación se han excluido aquellas especies de peces que se encuentran más asociadas con la zona intermareal que con el sublitoral, como por ejem-

plo: *Sicyases sanguineus* (peje-sapo), *Acheilichthys* spp. y otros clínicos de pequeño tamaño como las doncellitas del género *Myxodes*. También se han dejado fuera de las tramas tróficas de ambas localidades las especies estacionales o visitantes temporales, de tal manera que sólo se consideran aquellas especies residentes, típicamente sublitorales.

En la figura 1, se muestra la subtrama trófica de caleta San Carlos en Corral. En ella se incluyen 8 especies de peces, llamando la atención el hecho que la mayoría de ellos presentan hábitos alimentarios carnívoros, con la excepción de *Notothenia microlepidota* que es omnívora. La mayor fuente de energía para esta comunidad proviene del detritus.

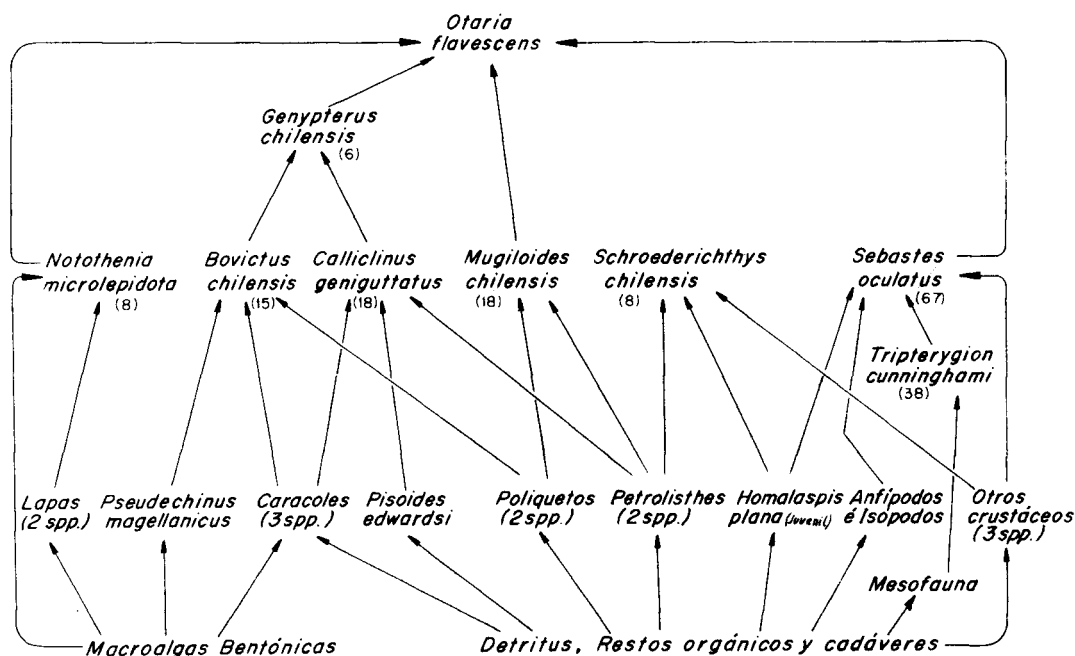


Fig. 1. Subtrama trófica del sublitoral rocoso de Caleta San Carlos. Bahía de Corral. Prov. Valdivia. Los números entre paréntesis indican el número de peces con contenido gástrico que fueron considerados para la confección de la subtrama.

En la figura 2, se presenta la subtrama trófica de la costa rocosa de San Antonio-Cartagena. En ella llama la atención que existe un mayor número de especies residentes (11) y que las especies presentes aquí, con excepción de *N. microlepidota*, son las mismas que en Corral, a las cuales se le han agregado dos herbívoros y dos carnívoros en cadenas de origen vegetal y una especie cuyo hábitat lo constituyen los bosques de macrophytas (*C. variegatus*) Fig. 3).

De la comparación de ambas subtramas se desprende que, en las dos comunidades, los predadores topos son los mismos y que el número de especies en San Antonio es mayor, básicamente por la incorporación de herbívoros o por el aumento de cadenas alimentarias con origen en

las algas. Otro hecho que llama la atención es el cambio de dieta que se observa en algunas especies existentes en ambos lugares. Por ejemplo, *B. chilensis* consume en el Sur pequeños erizos y en el Norte crustáceos, manteniendo en ambas comunidades el consumo de gastrópodos. Así mismo, *C. geniguttatus* en el Sur consume pequeños crustáceos y gastrópodos, en cambio en el Norte sólo crustáceos. Igual cosa ocurre con *S. chilensis* y *S. oculatus*, especialmente notorio en este último caso es que en el Sur incluya peces en su dieta y camarones en el Norte. Varios autores han analizado esta situación de patrones poco coherentes en las dietas de una misma especie en diferentes localidades y profundidades y, han sido interpretados

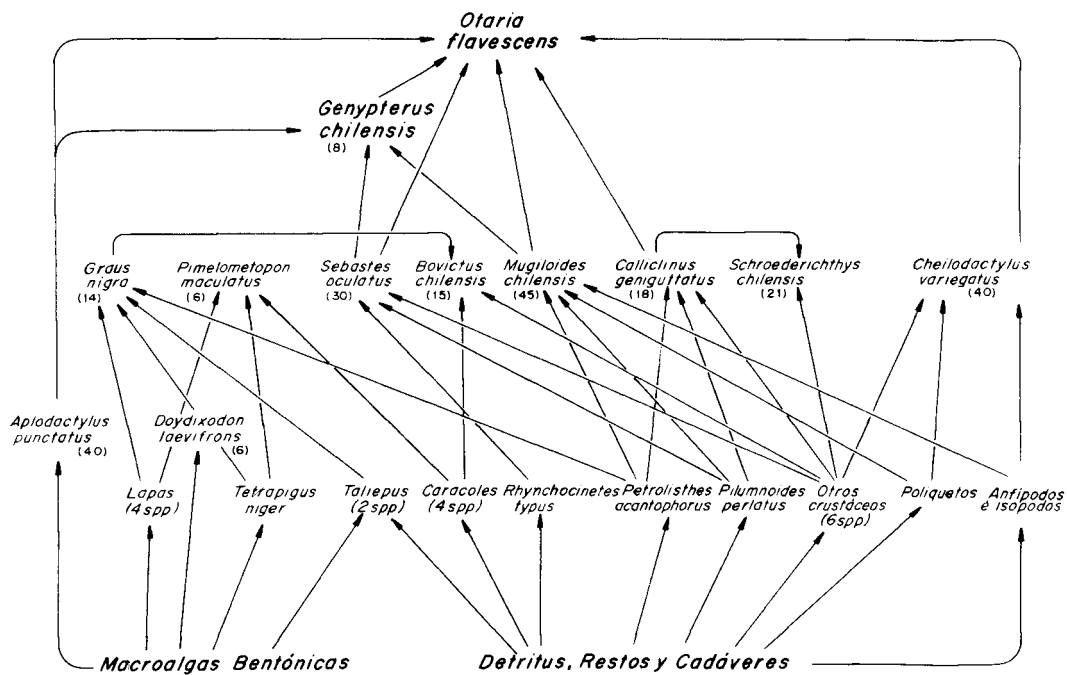


Fig. 2. Subtrama trófica del sublitoral rocoso ubicado en tre San Antonio (Pelancura) y Cartagena (Caleta vieja).



Fig. 3. Bosque de macroalgas bentónicas, hábitat característico de *Cheilodactylus variegatus* Valenciennes. Foto submarina por A. Larrea.

pensando en cambios en la reacción de escape de las presas y disponibilidad de alimentos en su ambiente (34, 32). Este hecho en particular agrega un factor de complejidad adicional en el análisis de la estructura comunitaria, sin embargo puede obtenerse una presunción suficientemente general si sólo se piensa en el tipo de presa y el comportamiento de alimentación en términos de que diferentes especies presas,

filéticamente distantes, puedan desencadenar reacciones similares en el predador por su forma y comportamiento. Por ejemplo, pequeños peces y camarones pueden desencadenar la reacción de alimentación en un pez predador por su movimiento. De esta manera podemos inferir que cambios en la composición específica de las dietas no significan necesariamente un "nicho" diferente. Sin embargo, un cambio de dieta que implique pasar a un nivel trófico diferente puede significar un nuevo proceso en la organización de la comunidad. Un cambio de esta naturaleza en nuestros datos sólo se observa en *Schroederichthys chilensis*.

Otro factor importante para comprender la organización de las comunidades de peces es el análisis de sus patrones de distribución espacial. Hasta el presente este factor ha sido establecido en Caleta San Carlos (31); (Moreno y Zamorano *in litteris*). Aquí se observa (Fig. 4) que en la mayoría de los casos, las especies presentan una notoria segregación en el hábitat.

En general las especies consideradas en este estudio consumen sus presas sin abandonar el hábitat en que se encuentran, con excepción de *S. oculatus* y *M. chilensis* quienes parecen re-

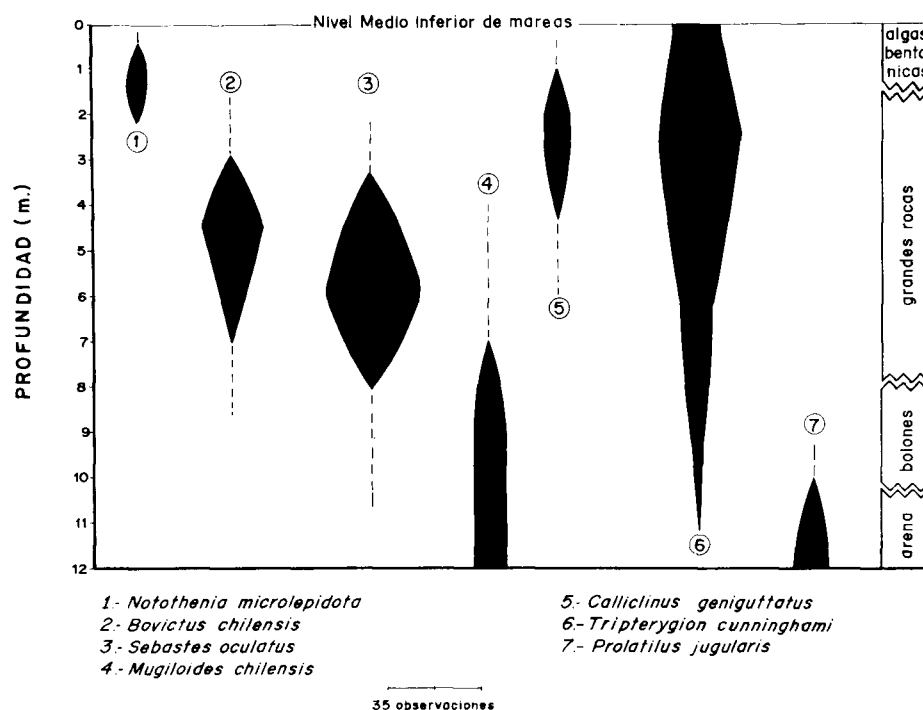


Fig. 4. Distribución batimétrica de siete especies de peces comunes en Caleta San Carlos (B. de Corral). El sector negro indica el hábitat característico y la línea punteada el sector que suelen visitar nadando (tomado de Moreno y Zamorano, 1977).

correr durante la noche el sublitoral en busca de alimento (Moreno y Zamorano *in litteris*). Esta actividad nocturna también fue encontrada por Miranda (1967) para estas especies en San Antonio.

Para el área de San Antonio existen algunas evidencias de patrones de segregación. Miranda (27) escribe "Durante el día las capturas dominantes son jerguillas (*Aplodactylus punctatus*), esto sucede cerca de la costa y a poca profundidad. Las cabrillas (*Sebastes oculatus*) se capturan algo alejadas de la costa y a mayor profundidad". Moreno (29) señala que en esta zona, *Graus nigra* se encuentra en mayor densidad entre 1 y 8 metros. Otro lábrido de hábitos alimentarios similares: *Pimelometopon maculatus* en cambio, lo hemos observado en este lugar aproximadamente entre 6 y 20 metros. Esto indicaría que en San Antonio también habría cierta segregación espacial entre las especies de peces.

DISCUSION

El enfoque zoogeográfico utilizado por Mann (24) y López (21) está estrechamente relacionado con la existencia de grupos taxonómicos de peces asociados con características físicas y químicas del agua, y que permiten, considerando una gran extensión de costa, tener alguna noción de qué entidades (especies, géneros, familias) han tenido éxito en la colonización de ciertos hábitats, conformando una asociación de peces típica. Sin embargo, este enfoque no permite explorar cómo podrían agregarse especies a la comunidad y consecuentemente, a escala local, no permite explicar las causas de la existencia de gradientes de diversidad.

En cambio, un enfoque ecológico basado en el estudio local del nicho realizado, al menos en cuanto a composición dietaria y utilización del espacio de un conjunto de organismos, permitiría detectar cómo pueden agregarse espe-

cias a la comunidad, especialmente si se comparan, como en el presente caso, dos localidades entre las cuales existen diferencias en el número de especies.

Considerando el problema del aumento latitudinal en el número de especies de peces sublitorales, desde un punto de vista estático (esto es, sin considerar tasas de especiación, extinción o intentos de colonización), aparece como obvio que en la situación presentada existe un incremento de especies hacia el Norte, básicamente por la ocupación de nuevos nichos, diferenciados tanto en la gradiente de alimentos como del espacio.

En efecto, si hacemos una revisión de los hábitos alimentarios de las especies que pueden ser consideradas sublitorales, desde la Antártica hasta el trópico, observaremos que en la Antártica no existen peces herbívoros y los que consumen algas bentónicas, además de presas animales, constituyen una baja proporción (3, 30, 43). En la zona patagónica *Eleginops maclovinus* aparece con hábitos omnívoros (17). En el área de San Antonio aparece la primera especie típicamente herbívora: *Aplodactylus punctatus* (28) y luego, más al Norte, varias especies de la familia Kyphosidae, como así también aumentan las especies predatoras de invertebrados herbívoros. En las zonas tropicales, en cambio, los peces herbívoros constituyen una alta proporción de la ictiofauna (40%) (42, 16). Mead (25) piensa que los Percóideos, que incluyen la mayoría de las familias de peces herbívoros, tuvieron origen en el trópico y de ahí radiaron hacia las zonas templadas.

La zona sublitoral es un ambiente con variaciones en su complejidad estructural. En el caso de las localidades consideradas, existen diferencias tales como: en Caleta San Carlos el cinturón de algas no alcanza a los 4 metros, en cambio en el área de San Antonio llega hasta cerca de 20 metros (*cf.* 2). Por otra parte la sedimentación rellena en San Carlos muchos de los microhábitats ocupados por peces en San Antonio. Estos hechos tienen particular importancia no sólo porque crean en San Antonio mayores oportunidades ecológicas, sino también porque en ambientes estructuralmente más complejos pueden coexistir mayor número de especies por medio de un desarrollo de especialización en el hábitat,

probablemente inducido por competencia o predación moderada. Ambas hipótesis (23, 47) implican segregación del hábitat como la mejor manera de coexistencia.

Los resultados obtenidos en Corral (Moreno y Zamorano *in litteris*) y las evidencias existentes sobre la distribución batimétrica de los peces sublitorales en San Antonio indican que en ambos casos existiría esta segregación en el hábitat. El recurso espacio es mayor en San Antonio no sólo por la existencia de un hábitat rocoso más profundo, sino también por los microhábitats creados por un bosque de macroalgas más extenso, lo que permitiría el desarrollo de *Cheilodactylus variegatus* y *Pimelometopon maculatus*, habitantes característicos de estos ambientes. Quast (41) estudiando la diversidad de peces del cinturón de algas de California obtuvo como conclusión, la cual permite aclarar el punto precedente, que la complejidad estructural del substrato es el factor primario en la existencia de áreas con mayor número de especies y secundariamente las macroalgas. Sin embargo éstas proporcionan alimento a los invertebrados, aumentando así el alimento disponible para los peces. Las dos especies antes mencionadas obtienen parte de su alimento entre la cubierta de algas, al mismo tiempo que son capaces de mimetizarse con ellas, lo que indudablemente constituye una forma de refugio. Ambas especies utilizan también las cuevas del fondo como refugio.

Tanto Pianka (37) como Ricklefs (44) han revisado las hipótesis ecológicas que pueden explicar los patrones de diversidad específica. Ellos incluyen: tiempo, heterogeneidad espacial, competencia, predación, estabilidad climática y productividad, además de varias combinaciones de éstas (ejemplo 26).

La información recogida en ambas localidades no permite la confrontación con todas las hipótesis, sin embargo es posible, a modo de exploración, observar con cuáles de ellas ya se distingue una relación, lo que podría explicar en parte la diferencia de diversidad.

Presumiendo que la edad de las comunidades (tiempo) es la misma para ambas y, descartando preliminarmente la idea de la estabilidad climática, porque de acuerdo con la tesis de Sanders (45) los organismos en ambiente fluctuante e incluso impredecible, como muestra ser el

área de Corral, debieran dar prioridad a la adaptación al régimen físico y sus interacciones biológicas no estarían refinadas o mutuamente balanceadas, debiéramos encontrar en esa área una mayor sobreposición trófica y en el espacio, hecho que no concuerda con nuestros datos.

A nivel local, la predación resulta ser un factor muy importante en la mantención de la diversidad en comunidades intermareales (35), porque el predador tope evita la monopolización de los recursos ambientales, especialmente espacio, por la especie con mayores ventajas competitivas. En ambas subtramas tróficas los predadores topes son los mismos, sin embargo, en una hay mayor número de especies. Empero se observa que una de las especies comunes en ambos lugares (*Scroederichthys*) cambia las parcialmente su nivel trófico en San Antonio, aumentando el número de carnívoros secundarios, lo que podría tener cierta relevancia en el aumento de la diversidad. En general nuestros datos concuerdan con la proposición de Menge y Sutherland (26) en el sentido que la predación adquiere mayor relevancia sobre la diversidad de los organismos de nivel trófico bajo, consecuentemente la mayor diversidad de presas para los peces en el área de San Antonio puede ser explicada por la hipótesis de Paine. Sólo la remoción de *Otaria* podría dar una respuesta satisfactoria del papel que juega la predación sobre la diversidad de los peces del sublitoral rocoso.

Por otra parte, el hecho que la actual segregación alimentaria y espacial pudo producirse en el pasado, o bien estar ocurriendo moderadamente en la actualidad, no permite obtener conclusiones sobre el papel de la competencia, especialmente porque los datos fueron obtenidos en presencia de los predadores topes que podrían estar evitando que la competencia por alimento o refugio llegase a producirse.

De acuerdo con la actual información, la diferencia en la densidad de especies aparece estrechamente relacionada con la hipótesis de la heterogeneidad espacial (22), especialmente por las mayores posibilidades de microhábitat otorgados por un substrato rocoso más profundo. Así también un cinturón de macrophytas más extenso podría proveer de mayor biomasa de presas para los peces y áreas de refugio en la zona cubierta por ellas, de esta manera la hipótesis de la productividad (tasa anual más

sostenida) de Conell y Orias (13) podría estar jugando un papel fundamental. Esto porque las variaciones en la luz disponible son mayores en la zona Sur (19), al mismo tiempo que la turbiedad del agua en la época de lluvias en la zona sur contribuye aún más a disminuir la luz disponible, factor de gran importancia para el desarrollo de las algas macrophytas (46).

Es indudable que las evidencias conocidas hasta el presente aún son escasas y es necesario profundizar más en las características de estas comunidades. Debemos tener presente que algunos de los factores con los cuales actualmente podemos encontrar relacionada la abundancia de especies (ej. heterogeneidad espacial), podrían ser más el resultado, que las causas del fenómeno. De ello inferimos que mejores respuestas a la explicación de la estructura comunitaria deben buscarse más bien en el estudio de los factores responsables de la dinámica de la comunidad. Con este trabajo sólo se ha presentado el problema, un enfoque y los primeros resultados que podrían conducir hacia la comprensión de los gradientes de diversidad en los peces sublitorales de la costa de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestros agradecimientos al profesor Sr. Nivaldo Bahamonde, en cuyo laboratorio comenzamos esta línea de trabajo. A nuestros colegas del Instituto de Ecología y Evolución por sus estimulantes discusiones. Al Sr. Juan Matus la confección de los gráficos. Finalmente, a un anónimo revisor sus oportunas sugerencias.

SUMMARY

The existence of a latitudinal increase in the number of fish species towards the tropics is well documented. It has been studied from a zoogeographical viewpoint and has been related with two factors: the existence of certain water masses that contain their own fish species and certain geographic centers from which, in the past, colonization of some areas occurred. This zoogeographic approach shows the existence of different patterns of fish diversity, nevertheless, it can't explain the factors which allow the success of some species in a defined area. The answer(s) to this last point can be explored locally with an ecological approach.

based on the study of certain aspects of the realized niches of the species in a community.

Using this approach, two fractions of the littoral fish communities in the South West Pacific were analyzed. The resident species of the rocky sublittoral systems were observed and sampled by SCUBA diving.

Two ecological parameters, feeding and depth distribution, were analyzed in the two localities, San Carlos Cove, Bay of Corral (South) and Vieja and Panul Cove at the San Antonio area (North). From the results the following distinctions can be made: a) The number of species increases from South to North; b) In the South there is a clear spatial segregation between the species, and only an incipient form in the North; c) In the South there are no herbivorous fish species, and the ones that consume algae are omnivorous; d) Typical herbivorous species are found in the North; e) In the North the number of species found in food chains which originate with herbivores, increase; f) In the South most of the species are members of food chains based on detritus; g) The species that are found in the South are also found in the North, with only one exception. These differences are associated with the characteristics of both localities which differ in two distinct ways: the depth of the algal belt and the extension of the rocky habitat.

The importance of several ecological hypotheses that try to explain the increase in the number of species is discussed. The conclusion reached that for benthic-demersal sublittoral fishes is that there is a close relationship between the latitudinal increase in the number of species and the heterogeneity of the rocky substrate. This relationship is associated with a sustained productivity throughout the year.

REFERENCIAS

- AGUAYO, A., MATURANA, A., *Biol. Pesq. Chile* 6:45, 1973.
- ALVEAL, K., ROMO, H., VALENZUELA, J., *Rev. Biol. Mar. Valparaíso* 15(1):1, 1973.
- ANDRIASHEV, A.P., *Monographiae biol.* 15:491, 1965.
- ARAYA, J.F., *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile)* 15:(174):8, 1971.
- ARENAS, J., *Stud. Neotrop. Fauna* 6:199, 1971.
- ARNAUD, P.M., *Tethys* 6(3):471, 1974.
- BAHAMONDE, N., *Inv. Zool. Chilenas* 1(1):4, 1950.
- CADWALLADER, P.L., *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 26:15, 1975.
- CAMPOS, H., BUCAREY, E., ARENAS, J., *Bol. Soc. Biol. (Concepción)* 48:47, 1974.
- CASTILLA, J.C., *Medio Ambiente* 2(1):70, 1976.
- CODY, M.L., "Competition and the structure of bird communities". *Monographs in Population Biology*. 7. Princeton Univ. Press. Princeton, N.J. 318 pp. 1974.
- COHEN, D.M., *Proc. Calif. Acad. Sci.* 38(17):341, 1970.
- CONNELL, J.H., ORIAS, E., *Amer. Natur.* 98:399, 1964.
- DAYTON, P.K., *Ecol. Monogr.* 41:351, 1971.
- DE BUEN, F., "Las familias de peces de importancia económica". *Publ. Primer Centro Latinoamericano de Capacitación Pesquera*. FAO. Stgo. Chile. 311 pp. 1953.
- EARLE, S.A., *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 14:17, 1972.
- GUZMÁN, L., CAMPODÓNICO, I., *An. Inst. Patagonia* 4(1-3):343, 1973.
- HEDGPETH, J.W., *Geol. Soc. Amer. Memoir* 67. 1:17, 1957.
- HUBER, A., *Medio Ambiente* 3(1):3, 1977.
- HUTCHINSON, G.E., *Amer. Natur.* 93:145, 1959.
- LÓPEZ, R.B., *Bol. Inst. Biol. Mar.* 7:58, 1964.
- MACARTHUR, R.H., *Amer. Natur.* 98:389, 1964.
- MACARTHUR, R.H., WILSON, E.O., "The theory of island biogeography". *Monographs in Population Biology*. 1. Princeton Univ. Press. Princeton. N.J. 205 pp. 1967.
- MANN, G., "La vida de los peces en aguas chilenas". *Publ. Inst. Inv. Vet. y U. de Chile*. Santiago. 342 pp. 1954.
- MEAD, G.W., *In: Scientific Exploration of the South Pacific*. *Nat. Acad. Sci. St. Book. N° 309-01755-6*. Washington D.C. 1970.
- MENGE, B.A., SUTHERLAND, J.P., *Amer. Natur.* 110:351, 1976.
- MIRANDA, O., *Biol. Pesq. Chile* 2:3, 1967.
- MIRANDA, O., *Biol. Pesq. Chile* 6:25, 1973.
- MORENO, C.A., *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile)* 16(186):5, 1972.
- MORENO, C.A., BAHAMONDE, N., *Ser. Cient. Inst. Antár. Chileno* 3(1):45, 1975.
- MORENO, C.A., ZAMORANO, J.H., *Soc. Biol. Chile* R-33. N° 96., 1975.
- MORENO, C.A., OSORIO, H.H., *Hydrobiologia* 55((2):139, 1977.
- MORENO, C.A., ZAMORANO, J.H., Factores que afectan la distribución batimétrica de peces marinos residentes en el sublitoral superior de una costa rocosa. *In litteris*. 1977.
- MOORE, J.W., MOORE, I.A., *J. Fish Biol.* 9:375, 1976.
- PAINE, R.T. *Amer. Natur.* 100:65, 1966.
- PAINE, R.T., *Oecologia* 15:93, 1974.
- PIANKA, E.R., *Amer. Natur.* 100:33, 1966.
- PIANKA, E.R., *Ecology* 48:333, 1967.
- PIANKA, E.R., *Ecology* 50:1012, 1969.
- PIELOU, D.P., VERMA, A.N., *Can. Entomol.* 100:1179, 1968.

41. QUAST, J.C., *In*: W. J. North (ed.). The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. *Beihefte zur Nova Hedwigia*, Vol. 32. p. 481, 1971.
43. RANDALL, J.E., *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*. 5:665, 1967.
43. RICHARDSON, M.G., *Br. Antarct. Surv. Bull.* 41-42:113, 1975.
44. RICKLEFS, R., "Ecology". Chiron Press. Oregon. 861 pp. 1973.
45. SANDERS, H., *Brookhaven Sym. Biol.* 22:71, 1969.
46. SANTELICES, B. "Ecología de Algas Marinas Bentónicas. Efectos de factores ambientales". Documento de la Dirección General de Investigaciones. Universidad Católica de Chile. Santiago. 488 pp. 1977.
47. SCHOENER, T.W., *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71:4169, 1974.
48. WINDELL, J.T., *In*: W.E. Ricker (ed.) *Fish Production in Freshwaters. IBP Handbook*. 3:215, 1971.
49. ZAMORANO, J.H., MORENO, C.A., *Medio Ambiente*. 7(1): 58, 1975.