



UNIVERSIDAD DE ANTOFAGASTA
FACULTAD DE RECURSOS DEL MAR
PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS APLICADAS,
MENCIÓN SISTEMAS MARINOS COSTEROS

**PATRONES DE SUCESIÓN DURANTE LAS PRIMERAS ETAPAS DE
DESARROLLO DE UN SISTEMA DE BOSQUE DE MACROALGAS (*Lessonia
trabeculata*) Y UN FONDO BLANQUEADO EN EL SUBMAREAL DEL
NORTE DE CHILE**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias del Mar y Recursos Naturales como requisito
para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Aplicadas mención Sistemas
Marinos Costeros

ROBERTO ALFONSO URIBE ALZAMORA

Profesor patrocinante: Dr. Marco Ortiz Hinojosa

Co-patrocinante: Dr. Aldo Pacheco


Antofagasta, Chile

2015



Bosque de *Lessonia trabeculata* (12 m)
23 de febrero 2014, Antofagasta, Chile.
Fotografía: Roberto A. Uribe.

...cuando el hombre se dé cuenta que es parte integral de la naturaleza
será muy tarde para que llegue a formar parte de ella...



...dedicado a todos los amantes de las Ciencias marinas y a quienes
moralmente nos impulsan por esta pasión.

...A mis padres, hermanos y numerosa familia.

...A ti... mi esposa... mi hogar.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue financiada por el Programa de Doctorado en Ciencias Aplicadas mención Sistemas Marinos Costeros y el Laboratorio de Modelamiento en Sistemas Ecológicos Complejos (LAMSEC). Agradezco al Programa por el apoyo económico para exponer los resultados de diversos trabajos realizados a lo largo de mi formación doctoral en las ciudades de Lima-2011 (Perú), Camboriú-2012 (Brasil), La Habana-2013 (Cuba), Viña-2011, Osorno-2014 y Coquimbo-2015 (Chile)

Al Dr. Marcelo Oliva por gestionar la beca del Ministerio de Educación a través del Programa MECE 2 Educación Superior/ MECESUP, Proyecto MECE ANT0711 la que hizo posible realizar mis estudios de postgrado en el Programa de Doctorado en Ciencias Aplicadas.

Al Dr. Marco Ortiz, por inspirar en mí esta idea de trabajo, por su confianza, asesoramiento, amistad, constante apoyo moral y logístico durante esta etapa de mi vida. Al Dr. Aldo Pacheco por su incondicional apoyo, su constante asistencia, asesoramiento y por todas las horas de buceo antes y durante el desarrollo de esta tesis. Muchas gracias a ambos.

Agradezco a la empresa Santa María S.A. por brindarme las comodidades para llevar a cabo mi experimento de tesis. Nunca terminaré de agradecer a las personas que colaboraron durante los muestreos de campo ofreciendo su tiempo, voluntad, amistad y buenas vibras: Espiridión Montanares, Eduardo Nahualhuen, Pedro Coronado, Raúl Torres, Hernán Rivas, Mauricio Cerda, Juan Bravo, Leonardo Campos. En especial a

Alejandro Ramírez y Julissa Rassa por su incondicional apoyo en las innumerables horas de buceo y salidas a terreno durante todo el experimento.

A los colegas Manuel Rojo por proporcionar los sensores para datos ambientales, Alexis Castillo por procesar las muestras de materia orgánica, Juan Morales y Sarita Campos por el apoyo en la taxonomía de diatomeas y Maritza Malebrán por el soporte taxonómico de organismos invertebrados. Al Dr. Rubén Araya por el apoyo en el trabajo de laboratorio y procesamiento de las muestras bacterianas, al Dr. Xu por proporcionar literatura y soporte en la taxonomía de protozoarios, al Dr. Erasmo Macaya por el apoyo taxonómico en las diversas especies de algas que reclutaron sobre mis placas experimentales...gracias a todos...!!!



TABLA DE CONTENIDO

Resumen

Abstract

1. Introducción

1.1 Bosques de macroalgas

1.2 Fondos blanqueados

1.3 Perturbación en los bosques de macroalgas y fondos blanqueados

1.4 Sucesión en bosques de macroalgas y fondos blanqueados

1.4.1 Formación de las biopelículas

1.4.2 Colonización temprana de macro-organismos

1.5 Hipótesis de trabajo

1.6 Objetivos



2. Materiales y métodos

2.1 Sitio de estudio

2.2 Instalación del experimento

2.3 Sucesión de bacterias y micro-eucariotas

2.4 Sucesión de macro-organismos

2.5 Parámetros ambientales

2.6 Análisis estadísticos

3. Resultados

3.1 Publicación 1: “Early succession of micro-periphyton communities in kelp bed and barren ground ecological systems”.

3.2 Publicación 2: “Successional patterns of hard - bottom macrobenthic communities at kelp bed (*Lessonia trabeculata*) and barren ground sublittoral systems”.

3.3 Bosques y fondos blanqueados como sistemas auto-organizados.

4. Discusión general

5. Conclusiones generales

6. Implicancias y futuros estudios

7. Referencias bibliográficas

Anexos



LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de los sistemas de bosques de macroalgas pardas en el mundo (líneas verdes) y sus principales géneros. Las líneas rojas muestran la distribución de los bosques de macroalgas pardas registrados a profundidad en regiones tropicales (figura tomada de Santelices 2007). Esa distribución también corresponde a la presencia de los fondos blanqueados a nivel mundial.

Figura 2. Sitio de estudio donde fue instalado el experimento, ubicado en el lado sur de la península de Mejillones.

Figura 3. Sistemas submareales donde se llevaron a cabo los experimentos. (A) Bosque de macroalga parda *Lessonia trabeculata* con forma arborescente, (B) fondo blanqueado dominado por erizos negros *T. niger* y algas costrosas.

Figura 4. Unidad experimental para microperífiton instaladas en el (A) bosque de macroalgas y (B) fondo blanqueado.

Figura 5. Unidad experimental para macro y mega organismos en el (A) bosque de macroalgas y (B) fondo blanqueado.

Figura 6. (A) Data logger para registro continuo de temperatura (TidBit, Onset). (B) HOBO light data logger (Micro DAQ Ltd, USA), para el registro por hora de la intensidad de luz sobre el fondo. (C) Barras de calcio para el registro de la intensidad de corrientes. (D) Bandejas cubiertas y colocadas sobre el fondo para la colecta de material orgánico decantado y estimar la tasa de sedimentación.

Figura 7. Modelos conceptuales del desarrollo de los bosques “kelp beds” y fondos blanqueados “barren ground” (A) modelo divergente, (B) modelo convergente y (C)

modelo paralelo. Las flechas muestran la dirección de la sucesión. Los signos indican interacciones positivas de cada componente. Las líneas punteadas representan estados con similares patrones de sucesión.



RESUMEN

Los hábitats rocosos submareales someros e intermareales en zonas costeras templadas alrededor del mundo están dominados por extensos bosques de macroalgas pardas del orden Laminariales y pequeños parches de áreas sin estas algas denominadas “fondos blanqueados”. Antecedentes muestran que la pérdida de diversidad de los bosques por perturbaciones (bióticas y abióticas) resulta en la formación de fondos blanqueados sin alterar las condiciones del sistema, donde el bosque se recupera en ausencia de perturbaciones. Desde otra perspectiva de análisis, estudios previos a través de descriptores sistémicos muestran que los bosques son mejor estructurados que los fondos blanqueados, pero con mayor vulnerabilidad a perturbaciones. La interrogante que surge es conocer cómo se desarrollan estos sistemas integrando mayor cantidad de componentes (i.e., micro/macro-organismos). El presente estudio planteó la hipótesis sobre la autonomía de cada sistema, es decir, tanto los bosques de macroalgas como los fondos blanqueados presentarían procesos ecológicos independientes. El objetivo fue determinar los procesos de colonización temprana y desarrollo de la comunidad de un bosque de *L. trabeculata* y un sistema adyacente dominado por algas costrosas y erizos negros (fondo blanqueado) sobre sustrato artificial en Caleta Bolsico, Antofagasta, norte de Chile. Para esto se realizó un experimento donde se utilizaron placas de cerámica como sustrato primario las cuales fueron dispuestas en cada sistema a una profundidad de entre 10-12 metros. El experimento fue llevado a cabo en dos etapas, la primera consistió en el estudio de la formación y sucesión de las biopelículas. Las placas fueron muestreadas simultáneamente en ambos sistemas durante los días 1, 2, 4, 6, 8 y 14

después de ser instaladas al fondo de ambos sistemas. Las bacterias totales y viables, diatomeas, protozoos y micro-eucariotes fueron identificados y cuantificados. La segunda parte del experimento consistió en el estudio de la sucesión de macro-organismos, los que fueron colectados mensualmente también colonizando placas de cerámica durante 14 meses. Los resultados mostraron diferencias significativas de la densidad de organismos móviles, riqueza taxonómica, cobertura de organismos sésiles y estructura de la comunidad entre sistemas durante la colonización de microperifiton y macro-organismos. El desarrollo de la comunidad en cada sistema siguió un patrón determinista a través de tempranos, medios y avanzados estadios de la sucesión. La mayoría de placas en el bosque fueron colonizadas por esporofitos de *L. trabeculata*, y el total de placas expuestas en el fondo blanqueado quedaron cubiertas con algas costrosas. En general los resultados de estos experimentos indican que desde el asentamiento de los procariotas, ambos sistemas tienden a ser específicos en la formación de sus comunidades hasta la llegada de los macro y mega-organismos. La tasa de sedimentación, intensidad de luz, temperatura fueron significativamente distintos entre sistemas. El contenido de materia orgánica y la intensidad de corrientes no varió significativamente entre ambos, a pesar de presentar mayores valores en el bosque. Como conclusión general se puede decir que la sucesión ecológica entre ambos sistemas opera de manera diferente e independiente con trayectorias paralelas desde el asentamiento de las bacterias hasta el arribo de macro colonizadores mostrando propensión a la auto-organización en cada sistema.

ABSTRACT

Kelp beds (large macroalgae belonging to the order Laminariales) and barren grounds are dominant habitats in intertidal and shallow sublittoral areas throughout temperate locations around the world. Biotic and abiotic disturbance reduce the kelp forest and its associated biodiversity resulting in the formation of barren grounds without altering the system condition where the kelp bed may recovery in absence of disturbance. From another perspective of analysis, previous studies using systemic indicators suggest that the kelp forest is better structured than barren ground, but more vulnerable to disturbance. The question that rises is to know how these systems develop bringing together all its components (i.e., micro and macro-organisms). This study tested the hypothesis about the autonomy of each system, that is, both kelp forest and barren grounds would show independent ecological processes. The objective was to determinate the early colonization processes and the development of the community in a *Lessonia trabeculata* kelp forest and an adjacent barren ground dominated by encrusting algae and sea urchin using artificial substratum at Bolsico, Antofagasta, northern Chile. A colonization experiment was conducted using ceramic plates installed at 10-12 meters depth. The experiment was divided in two stages; the first consisted in studying of the formation and succession of biofilm. For this, plates were exposed for colonization and sampled after 1, 2, 4, 6, 8 and 14 days at both systems. Total and viable bacteria, diatoms, protozoa, and micro-eukaryote were identified and quantified. The second stage of the experiment consisted in studying the succession of macro-organisms, which were sampled monthly also colonizing ceramic plates during 14 months. The results showed

significant differences on densities, taxonomic richness, cover of sessile organisms and community structure during the colonization of microperiphyton and macro-organisms. The community development on each system followed a deterministic pattern throughout early, middle and late succession stages. The plates at the kelp forest were colonized by *Lessonia trabeculata* sporophytes and all the plates at the barren ground were covered by encrusting algae. Overall, the results of these experiments suggest that since the settlement of prokaryotes, both systems form specific communities until the arrival of macro and mega-organisms. Sedimentation rates, light intensity and temperature were significant different between systems. The organic matter content and current speed did were not significantly different between both systems, although higher values were detected at the kelp forest. In conclusion, succession in both systems is different and unique on each one. The successional trajectory is independent from the bacterial settlement until the arrival of macro colonizers which means that each system is able to self-organize.

1. INTRODUCCIÓN

En los sistemas submareales costeros de fondos duros a lo largo del norte de Chile así como en otras áreas templadas del mundo, dos hábitats con distintos niveles de organización se pueden observar: los bosques de macroalgas pardas con alta diversidad de especies y estructuralmente complejos (Foster 1975), y los fondos blanqueados con baja diversidad y estructuralmente no complejos (Chapman & Johnson 1990).

1.1 Bosques de macroalgas

Los hábitats rocosos submareales someros e intermareales en áreas costeras templadas alrededor del mundo son conspicuamente dominados por diversas especies de algas pardas del orden Laminariales (~148 especies, www.algabase.org) comúnmente llamados “kelps” (Bolton 2010) (Fig. 1); aunque algunos bosques han sido registrados a profundidad en regiones tropicales y bajo ciertas condiciones específicas (Santelices 2007). En la literatura científica las algas pardas son mencionadas como especies fundacionales y/o formadoras de hábitat las cuales forman densas agregaciones agrupándose en verdaderos bosques marinos (Dayton 1972; Jones et al., 1994). Estos ecosistemas se caracterizan por albergar alta diversidad de organismos que van desde bacterias (Goecke et al., 2010; Bengtsson & Øvreås 2010), algas (Foster 1975), invertebrados (Graham 2004), peces (Pérez-Matus et al., 2007), mamíferos (e.g., nutria y lobos) (Thiel et al., 2007) hasta reptiles (e.g., tortugas marinas) (Nichols et al., 2001; observación personal).

En el Pacífico suroriental, los bosques de macroalgas pardas representados principalmente por las especies intermareales *Lessonia berteroa* y *L. spicata*, y las especies submareales *L. trabeculata* y *Macrocystis pyrifera*, cubren la mayor parte del borde costero rocoso a lo largo de Chile y Perú, desde la zona intermareal hasta aproximadamente los 40 m de profundidad. Esta distribución alcanza grandes y continuos parches interrumpidos por playas de arenas y zonas costeras urbanizadas. Solo en la zona centro sur de Perú (9° hasta 14° latitud sur) es posible encontrar algunos parches y bosques pequeños de la especie *Eisenia cokeri* (Observación personal). En el norte de Chile, los bosques de macroalgas están fuertemente influenciados por las particulares condiciones del Sistema de Afloramiento de la Corriente de Humboldt (SACH) a través de la reincorporación de nutrientes a la zona fótica sobre el margen del continente y sus bajas temperaturas (Thiel et al., 2007, Swartzman et al., 2008; Chávez et al., 2008).

La diversidad de pequeñas especies sésiles que habitan bajo el dosel de los bosques incluyen especies de algas rojas (e.g., orden Corallinales), verdes (e.g., *Ulva* spp., *Cladophora* sp.) y pardas (e.g., familia Ectocarpaceae), y varios grupos de invertebrados sésiles como cirripedios, ascidias, moluscos (Graham 2004; Vásquez et al., 2006) y móviles (ver publicación 2). A diferencia del hemisferio norte, aun no se han reportado grandes depredadores claves en la estructuración de las comunidades de macroalgas del hemisferio sur como nutrias, grandes peces (Steneck et al., 2002; Graham et al., 2007), sin embargo, hay una gran número de pequeños depredadores como pulpos, gasterópodos murícidos, estrellas de mar, y algunos peces (e.g.,

Kiposidae) alimentándose de herbívoros (erizos *Tetrapygus niger*, *Loxechinus albus*, *Tegula* spp., *Fissurella* spp) (Medina et al., 2004; Thiel et al., 2007). Algunos mamíferos y reptiles mencionados anteriormente utilizan estos sistemas como áreas de alimentación.

La gran biomasa que acumulan las algas pardas y la alta productividad (e.g., liberación de carbono orgánico) que ocurre dentro de los bosques generan condiciones físicas distintas al medio externo, tales como mayor tasa de sedimentación de detritus (nutrientes), disminuyen la intensidad de luz hacia el fondo, modificación del flujo de corrientes (recirculación), etc. (Dayton 1985; Duggins et al., 1989). Estas condiciones físicas juegan un importante rol en la estructuración de las comunidades asociadas a los bosques en donde se generan fuertes interacciones tróficas (Harris et al., 1984; Graham 2004; Rinde et al., 2014). Además, estos sistemas sirven de fuente de alimento, refugio, hábitat y ofrecen condiciones de sustrato para el reclutamiento de organismos a diferentes niveles tróficos (Dayton 1985; Graham 2004; Graham et al., 2007). La literatura científica básica y aplicada sobre los bosques de macroalgas es extensa para diversas especies de Laminariales alrededor del mundo, sin embargo algunos procesos internos en sistemas locales como el desarrollo sucesional en aquellos bosques dominados por la especie *Lessonia trabeculata* son poco conocidos y entendidos.

1.2 Fondos blanqueados

Considerados como el lado deforestado de los bosques, los fondos blanqueados (en inglés “barren ground” *sensu* Lawrence 1975) presentan baja abundancia y

diversidad de organismos, y son poco estructurados (Graham 2004; Vásquez et al., 2006), pero en comparación a los bosques son sistemas con alta resistencia a perturbaciones (Ortiz 2008). El sustrato primario rocoso en estos sistemas ecológicos se encuentra cubierto principalmente por algas verdes y rojas del tipo costrosas. La distribución a nivel mundial de estos sistemas ocupa el mismo hábitat que los bosques (Fig. 1) ya que su presencia ha sido principalmente correlacionada con el pastoreo destructivo de los bosques y la variabilidad ambiental como las altas temperaturas (Mann 1982; Tegner & Dayton 1991; Steneck et al., 2002; Norderhaug & Christie 2009). Sin embargo, en el pacífico suroriental y a escala local, la continuidad de estos sistemas podría tener, además, mayor relación con otros factores como la intervención del hombre.

En el norte de Chile, los fondos blanqueados son sistemas conspicuos en toda la costa cubriendo pequeños parches (durante escenarios fríos), y se hacen frecuentes durante períodos cálidos o en zonas con alta explotación de algas. Grandes actinias (e.g., *Phymanthea pluvia*), estrellas (e.g., *Meyenaster gelatinosus*, *Luidia magallanica*) y agregaciones abundantes de erizos (e.g., *Tetrapyrgus niger*, *Loxechinus albus*) componen la mega fauna bentónica de estos ambientes (e.g., Villegas et al., 2008). Sin embargo, los micro y macro-organismos también conforman la diversidad biológica de estos sistemas (ver publicación 2), los cuales son poco conocidos. Debido a la heterogénea configuración de sus parches, estos sistemas pueden albergar diversos organismos en cavidades, intersticios y pequeñas grietas formadas por la algas costrosas que en la mayoría de estudios no son tomados en cuenta (e.g., briozoos, poliquetos, equiuridos,

pequeños moluscos, ofiuros, sipuncúlidos, priapúlidos), pero que pueden tener alta importancia en el desarrollo de este sistema (Taylor 1988; Ojeda & Deaborn 1989; Chenelot et al. 2011; Agnetta et al., 2013).

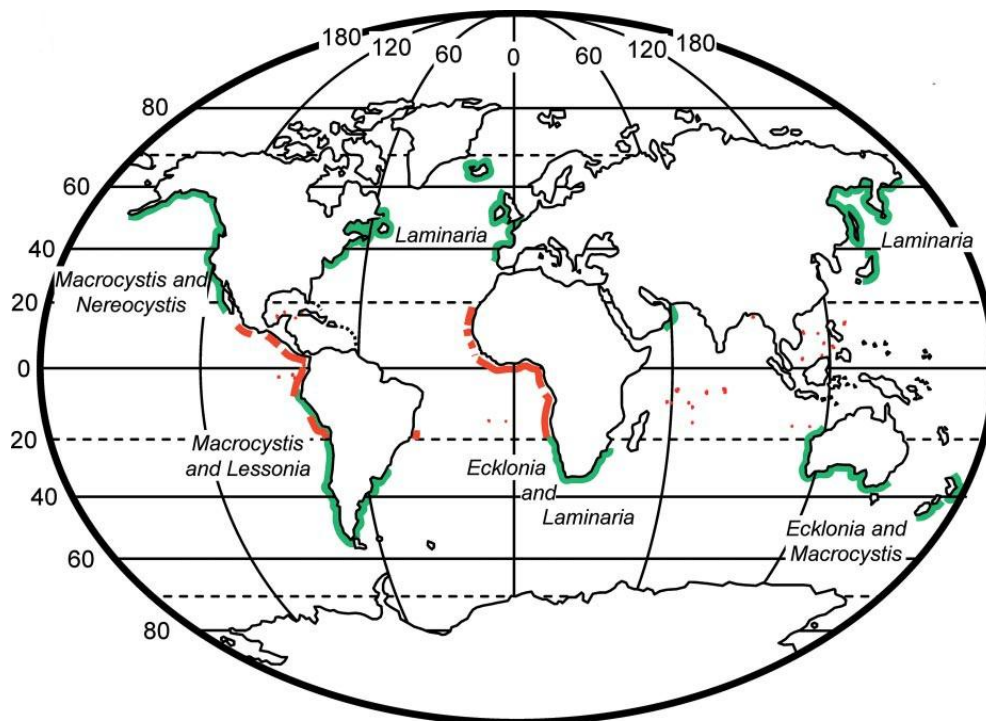


Figura 1. Distribución de los sistemas de bosques de macroalgas pardas en el mundo (líneas verdes) y sus principales géneros. Las líneas rojas muestran la distribución de los bosques de macroalgas pardas registrados a profundidad en regiones tropicales (figura tomada de Santelices 2007). Esa distribución también corresponde a la presencia de los fondos blanqueados a nivel mundial.

1.3 Principales perturbaciones de los bosques de macroalgas y fondos blanqueados

A pesar de la alta diversidad y complejidad de hábitat que presentan los bosques, estos son bastante vulnerables principalmente a los eventos climáticos extremos (Dayton et al., 1999; Fielder 2002). Para las costas del Pacífico nororiental los eventos de

variabilidad climática a larga escala como El Niño Oscilación del Sur (ENOS) son los principales responsables de la presencia o ausencia de estos sistemas (Tegner & Dayton 1991; Steneck et al. 2002; Graham et al. 2007). En el Pacífico Suroriental, las altas temperaturas consecuencia de los escenarios cálidos del ENOS sumado a la baja disponibilidad de nutrientes debido a disminución en la intensidad de la surgencia, son la mayor causa del desprendimiento natural de los discos de las macroalgas y de toda su comunidad (Soto 1985; Tomicic 1985; Fernández et al., 1999; Edwards 2004; Vásquez et al., 2006; Thiel et al., 2007). Como consecuencia, estudios previos han documentado que durante y posterior a esta perturbación natural, los fondos blanqueados fueron los sistemas dominantes en casi todo el borde costero (Vásquez 1992; Martínez et al., 2003). Sin embargo, durante el escenario frío del ENOS “La Niña” y los años posteriores sin mayores oscilaciones del ENOS, los bosques y sus comunidades vuelven en recuperarse de forma parcial y/o total (Edwards 2004; Ladah et al., 1999; Martínez et al., 2003) y cubrir las mismas áreas.

La variabilidad del aporte de nutrientes debido a la intensidad de la surgencia costera es también otro de los factores abióticos más relevantes en la permanencia y estabilidad de los bosques (Duggins et al., 1989). En latitudes bajas el desarrollo estacional de los bosques de *Macrocystis* responde a la variabilidad de concentraciones de nutrientes en el ambiente (Zimmerman & Kremer 1986; Brown et al., 1997), mientras que en zonas con permanente surgencia del norte de Chile, el desarrollo de estos sistemas no presenta un patrón estacional (Vega et al., 2005). En muchas regiones biogeográficas, la intensidad de luz y aporte de nutrientes al borde costero son

constantes durante el año (e.g., California, Chile, Perú) (Chávez et al., 2008), favoreciendo las estrategias reproductivas de los bosques y una continua producción de esporofitos de macroalgas Laminariales como *Lessonia* spp. y *Macrocystis* (Tala et al., 2004; Graham et al., 2007). Las particulares condiciones del SACH como bajas temperaturas y permanente surgencia (Montecinos et al., 2003) también permiten que la distribución de los bosques de macroalgas muestren una continua distribución hasta latitudes cercanas a zonas tropicales (Peters & Breeman 1993).

Aunque los disturbios ambientales son considerados muy importantes como responsables de la estabilidad de estos sistemas, procesos ecológicos internos generan variabilidad inter e intra-anual en la estructura, funcionamiento y organización de los bosques de macroalgas y fondos blanqueados. Esto a menudo ocasiona la presencia de especies claves y/o invasoras como grandes herbívoros (Soto 1985; Villegas et al., 2008). Los erizos de mar, principales pastoreadores de las algas pardas son considerados interacciones claves en la dinámica de los bosques y fondos blanqueados (Contreras & Castilla 1987; Tegner & Dayton 1991; Leinaas & Christie 1996; Vásquez & Buschmann 1997), ya que suelen consumir cualquier estadio de las macroalgas y prevenir su reclutamiento (Perreault et al., 2014). A pesar de la abundante literatura existente sobre estos mecanismos de interacción como la depredación, competencia y el sobrepastoreo de estas pocas especies (Scheibling 1986; Scheibling et al., 1999; Leinaas & Christie 1996; Vásquez et al., 1998; Rassweiler et al., 2010; Perreault et al., 2014), aún se desconoce cuál es el rol de los otros grupos o taxas presentes en el desarrollo de estos sistemas. Estas perturbaciones biológicas que ocurren internamente se reflejan en un

decline del sistema y la subsecuente pérdida de toda su biota asociada (Graham 2004; Vásquez et al., 2006).

Complementario a estas perturbaciones naturales, los bosques son actualmente objeto de una alta presión pesquera debido a sus altos valores comerciales y fácil accesibilidad (Edding & Tala 2003; Peteiro et al., 2006; Vásquez 2008; Ortiz 2010). La extracción excedida de las macroalgas pardas es una de las actividades que genera grandes disturbios y el posterior dominio de los fondos blanqueados (Ortiz 2008, 2010). Esta actividad extractiva se ha expandido en muchas localidades en todo el mundo (Vásquez et al., 2012) y actualmente sustenta una de las principales pesquerías (con limitados recursos de materia prima) que ejerce fuerte presión a los bosques de *Lessonia* spp. y *Macrocystis* en Chile y sur de Perú (Castillo et al., 2007; Ortiz 2003, 2008; Tala et al., 2004; Westermeier et al., 2006; Vásquez 2008). Algunas de las medidas propuestas para la extracción consisten en extraer el disco completo y dejar espacios libres o parches para la recuperación de los bosques (Vásquez et al., 2012). Sin embargo, la mayoría de colectores de algas utilizan una barreta de hierro para desprender bruscamente el disco del sustrato (Castillo et al., 2007; observación personal). Este método conocido como “barroteo” remueve toda la comunidad con posibles consecuencias negativas en el posterior asentamiento de esporofitos y desarrollo del bosque. Al tener poco o nada de conocimiento sobre la sucesión en los bosques y fondos blanqueados o como se construyen sus comunidades, estos métodos de extracción podrían ser los mayores forzantes en el decline de estos sistemas a escalas locales y regionales.

1.4 Sucesión en sistemas rocosos submareales dominados por macroalgas

1.4.1 Formación de las biopelículas

Los sistemas submareales rocosos dominados por macroalgas Laminariales liberan gran parte de productos fotosintéticos como material orgánico disuelto (Duggin et al., 1989; Schaal et al., 2009), el cual es clave en los ciclos biogeoquímicos (Wada et al., 2007; Stewart et al., 2009) y procesos ecológicos como la sucesión. Este aporte de nutrientes es importante en la colonización de los micro-organismos pioneros (Wahl 1989; Qian et al., 2006; Smirnova et al., 2010). Los colonizadores tempranos construyen densas agregaciones y crecen en forma de biopelículas o tapetes, embebidos de una matriz extracelular (i.e., polisacáridos y proteínas) y principalmente compuesta por grupos de bacterias, arqueas y pequeños eucariotas (e.g., diatomeas, protozoarios) (Nadell et al., 2008; Bengtsson & Øvreås 2010). En el contexto de la sucesión primaria, la formación de las biopelículas inicia con una serie de mecanismos químicos (absorción de polisacáridos, proteínas y otros nutrientes del medio, Bakker et al., 2004; Bhosle et al., 2005) y físicos (condiciones ambientales y del sustrato, Abelson & Denny 1997; O'Toole & Kolter, 1998) entre el sustrato y las primeras células biológicas. La formación de la estructura comunitaria de las bacterias inicia a las pocas horas de haber sido expuesto el sustrato (Siboni et al., 2007). Organismos eucariotas unicelulares como las diatomeas continúan con el proceso de colonización en una marcada dominancia cuantitativa seguido por el arribo de protozoarios (Cuba & Blake 1983; Wahl 1989).

Las diatomeas bentónicas colonizan rápidamente el sustrato dentro de los primeros días a través de la secreción de sustancias viscosas compuestas mayormente

por nutrientes (Stevenson 1983). Estos organismos son de rápida reproducción y pueden cubrir densamente amplias áreas del sustrato. Además, esta característica es fundamental en la formación de la biopelícula (Huang & Boney 1985). Los protozoos bentónicos, especialmente los autotróficos flagelados representados mayormente por bacteriófagos, continúan la secuencia de sucesión del microperifiton (Strüder-Kypke 1999; Zhang et al., 2013). Otros grupos como los ciliados y amebas equilibran la formación y estructuración de la comunidad de estos organismos durante la sucesión, donde procesos internos tales como la competencia y depredación pasan a ser importantes (Cairns & Henebry 1982; Railkin 1995; Zhang et al., 2012). Se ha documentado los protozoarios que juegan un importante rol en la transformación y concentración de nutrientes de las biopelículas durante sus estadios de vida, así como la acumulación de organismos muertos (Wahl 1989).

Estas biopelículas suelen ser grupos coordinados y cooperativos, análogos a organismos multicelulares (Nadell et al., 2008). Wieczorek & Todd (1998) sugieren que la estructura y actividad metabólica de estos micro-organismos formadores de las biopelículas (e.g., bacterias) son determinantes en la facilitación o inhibición de colonizadores mayores, entre ellos el asentamiento y/o reclutamiento (o inhibición) de los primeros estadios gametofíticos de macroalgas (Publicación 1), y posteriormente los macro y mega invertebrados (Wahl 1989; Railkin 1998; Thompson et al., 1998; Hughes et al. 2005; Sneed et al., 2015). Recientemente se ha mostrado que las asociaciones de bacterias en distintos parches de sistemas dominados por algas costrosas son diferentes

entre sí y podría resultar en el asentamiento de diferentes tipos de macro y mega-organismos (Sneed et al., 2015).

Diferencias en el tipo e intensidad de la perturbación durante el desarrollo sucesional del microperifiton, podría alterar la capacidad de facilitar o inhibir la colonización de organismos mayores como el asentamiento de esporofitos de algas pardas importantes en el desarrollo de los bosques y el asentamiento de algas costrosas en la formación de los fondos blanqueados.

1.4.2 Colonización temprana de macro-organismos

Los estudios de sucesión en ambientes marinos costeros en zonas templadas se han focalizado más en el intermareal (Sousa 1979) posiblemente debido a su fácil acceso, como por ejemplo los bancos de mitilidos (Koivisto et al., 2011; Valdivia et al., 2014), zonas dominadas por algas (Niell 1979; Benedetti-Cecchi & Cinelli 1996; Foster et al., 2003; Maggi et al., 2009), incluyendo áreas someras como el pasto marino (Edgar 1992). Sin embargo, los sistemas submareales con presencia de algas pardas Laminariales han sido poco estudiados y requieren más atención (Scheibling 1986; Vance 1988; Leinaas & Christie 1996).

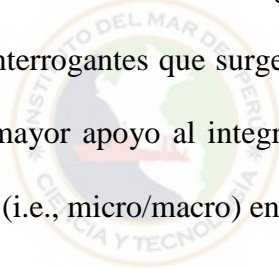
En fondos duros, los macro-organismos sésiles y coloniales, como las algas, poliquetos, esponjas, briozoos, son dominantes durante todo el proceso seral (Glasby 2001; Valdivia et al., 2005; Cifuentes et al., 2007; Pacheco et al., 2011) ya que aprovechan el espacio libre o disponible para crecer y extenderse. Este comportamiento depende de sus características funcionales y la magnitud de disturbios (Sousa 1980). A

pesar de esto, reciente estudio en sistemas submareales como los bosques de macroalgas ha demostrado que los organismos móviles son determinantes en tempranos estadios de la sucesión (publicación 2). Hacia estadios medios y tardíos la competencia por espacio cubre distintas especies de macroalgas tipo alfombra, ramificadas y costrosas (Foster et al., 2003; publicación 2), y algunas especies de invertebrados como poliquetos serpúlidos y cirripedios (Glasby 2001; Spagnolo et al., 2004).

La sucesión en bosques de algas pardas describe una aparente secuencia direccional y trayectoria determinista en ausencia de disturbios y en un relativo corto tiempo (Foster 1975, publicación 2). Esto es el resultado de una rápida colonización del sustrato por especies oportunistas de rápido crecimiento (Scheibling 1986), seguido de un reemplazo consecutivo o acumulación de especies perennes de rápido y lento crecimiento (Foster 1975). Sin embargo la sucesión podría diferir dependiendo de la exposición y la latitud. Por ejemplo, en el norte de Chile en ambientes expuestos al oleaje la sucesión sigue un lento y predecible patrón con un dominio de especies coloniales tardías sin presentar estacionalidad (Pacheco et al., 2011) por otro lado en zonas templadas submareales semi-protegidas del hemisferio norte la sucesión fue reportada a ser más rápida, presentan estacionalidad y varios estadios sucesionales (Foster 1975; Antoniadou et al., 2011).

En el norte de Chile Vásquez et al. (2006) mostraron baja variabilidad temporal de los bosques durante y después del ENOS, sin embargo algunos parches declinados favorecieron el dominio de los fondos blanqueados. Sus resultados señalaron cambios no significativos de la diversidad entre ambos sistemas. Desde otra perspectiva de análisis,

estudios previos utilizan descriptores sistémicos (e.g. *Ascendency*) y demuestran que los bosques a pesar de ser mejor estructurados y con un mejor desarrollo que los fondos blanqueados, presentan mayor vulnerabilidad (Ortiz 2008, 2010). Además, consideran que los fondos blanqueados emergen como sistemas más resistentes a disturbios. Estudios relacionados en explicar la recuperación de las comunidades dominadas por los bosques de macroalgas han considerado la importancia de todos los componentes del sistema (e.g., taxas, grupos tróficos). Comparaciones en la abundancia, composición de especies y cambios de la estructura comunitaria durante todo el proceso seral proveería valiosa información sobre las interacciones biológicas y posibles estadíos sucesionales entre ambos sistemas. Las interrogantes que surgen para lograr una mejor comprensión de estos procesos tendrían mayor apoyo al integrar mayor cantidad de componentes a diferentes escalas de estudio (i.e., micro/macro) en estos sistemas rocosos submareales



1.5 Hipótesis

Dada la alta producción de detritus dentro del bosque y debido a las condiciones de sedimentación y flujo de corrientes diferentes a los fondos blanqueados, la actividad metabólica de los procariotas (bacterias) y los patrones de sucesión temprana de los eucariotas (micro y macro-organismos) en los bosques de *Lessonia trabeculata* y fondos blanqueados en Isla Santa María (Bolsico) presentan trayectorias sucesionales distintas.

1.6 Objetivo General

Determinar los patrones de sucesión temprana en sistemas de bosques de *Lessonia trabeculata* y fondos blanqueados en Caleta Bolsico, norte de Chile.



1.6.1. Objetivos específicos

- Determinar la sucesión temprana de micro organismos bentónicos (Bacterias, diatomeas, protozoarios y pequeños eucariotas) en bosques de *Lessonia trabeculata* y fondos blanqueados en el norte de Chile.
- Determinar los patrones de sucesión de comunidades de macro y mega organismos en bosques de macroalgas y fondos blanqueados en el norte de Chile.
- Discutir los patrones de sucesión de bosques de macroalgas y fondos blanqueados en un contexto teórico.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

Previo al estudio se recorrieron varias localidades dentro de la Península de Mejillones en la búsqueda de posibles sitios experimentales. Sin embargo la mayoría de lugares examinados presentaron condiciones inapropiadas que asegurasen tener condiciones para mantener los experimentos por lo menos un año. La búsqueda tardó muchos meses ya que hubo un dominio casi total de los bosques de Laminariales con pequeños parches de fondos blanqueados en zonas muy someras y casi superficiales. En estas condiciones el experimento podría quedar expuesto en horas de baja marea y ser fácilmente manipulado y/o retirado por pescadores o bañistas. Finalmente se encontró un sitio ideal con las condiciones apropiadas para instalar el experimento. El estudio fue conducido en caleta Bolsico ($23^{\circ}28'S$; $70^{\circ}36'O$), localizada al suroeste de la península de Mejillones, norte de Chile (Fig. 2). La característica geomorfológica local corresponde a un área con poco oleaje y con el fondo cubierto de rocas tipo bolones (45° de inclinación aprox.). Sin bien caleta Bolsico tiene la forma de una pequeña ensenada protegida contra el oleaje, se ubica en la cara expuesta de la península. Dentro de la caleta el experimento fue instalado en un bosque de macroalgas dominado por *Lessonia trabeculata* de la forma arborescente y por diversas especies de macroalgas rojas y verde tipo tapiz, y en un fondo blanqueado del tipo bolones y rocas, con una área similar y adyacente al bosque, ambos entre los 8 a 10 m de profundidad. (para mayor detalle ver publicación 1 y 2).

2.2. Instalación del experimento

Para evaluar sucesión de las comunidades asociadas al bosque y al fondo blanqueado se utilizó como sustrato artificial placas de cerámica (van Tamelen et al., 1997; Cardinale et al., 2002; Siboni et al., 2007; Antoniadou et al., 2010). Las placas de cerámica fueron expuestas sobre el fondo rocoso de cada sistema en condiciones comparables (profundidad, tiempo y exposición de las placas), con la finalidad de registrar los procesos de colonización/extinción (Fig. 3A, B). Este experimento fue llevado a cabo en dos etapas, la primera consistió en la sucesión de organismos microbianos y la segunda etapa consistió en el estudio de la sucesión de organismos mayores.

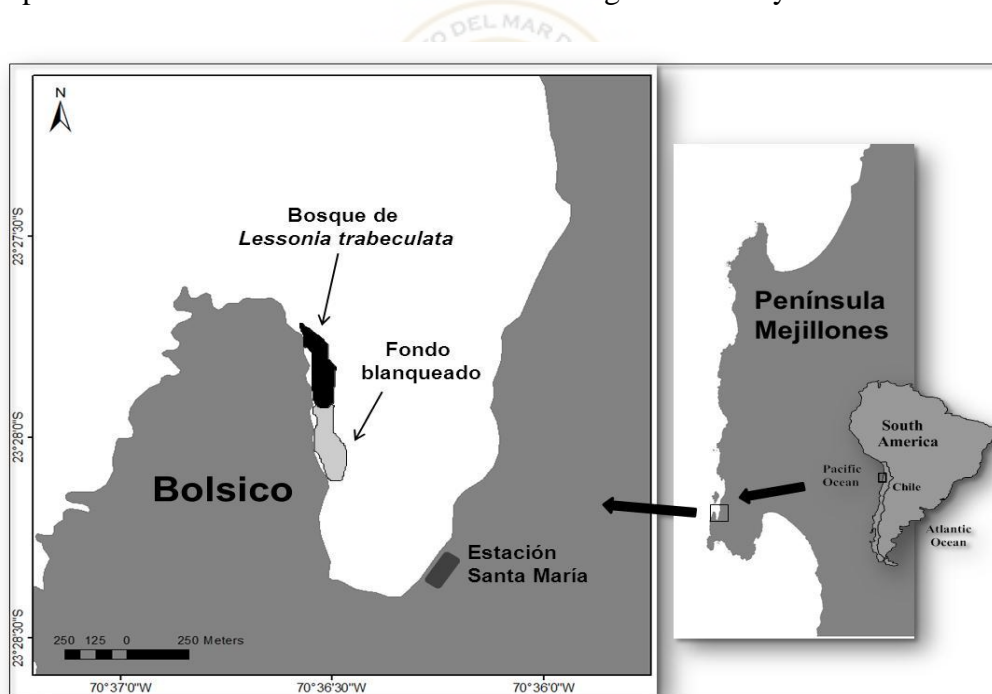


Figura 2. Sitio de estudio donde fue instalado el experimento, ubicado en el lado sur de la península de Mejillones.

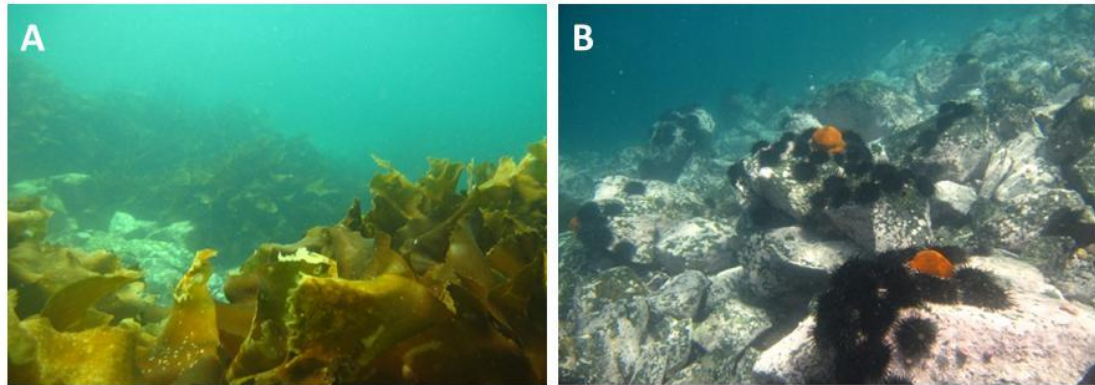


Figura 3. Sistemas submareales donde se llevaron a cabo los experimentos. (A) Bosque de macroalga parda *Lessonia trabeculata* con forma arborescente, (B) fondo blanqueado dominado por erizos negros *T. niger* y algas costrosas.

2.3. Sucesión de bacterias y micro-eucariotas

En cada sistema, mediante buceo semiautónomo 12 estructuras de PVC de 15 x10 cm (Fig. 4A, B) fueron fijadas simultáneamente sobre el fondo rocoso con macilla epóxica en los extremos y sujetadas con cuerdas a las rocas entre los 10 y 12 m de profundidad. Previo a la instalación de los PVC, 10 placas de cerámica de 2,5 x 2,5 x 0,5 cm esterilizadas fueron adheridas con silicona líquida a cada marco de PVC en líneas de cinco por lado en cada estructura (Fig. 4A, B). En total fueron colocadas 120 placas de cerámica por cada sistema.

El experimento inició a finales de enero del 2013 con muestreos durante los días 1, 2, 4, 6, 8 y 14 después de la exposición de las placas (Railkin 1998). En cada día de muestreo se colectaron 5 réplicas al azar de placas de cerámica para conteo celular bacteriano y 5 réplicas al azar para conteo de micro eucariotas (diatomeas, protozoarios y pequeños eucariotas) en cada sistema. Las placas fueron desprendidas fácilmente de la estructura de PVC y colocadas cuidadosamente en un tubo Corning de 50 ml. En el bote,

las muestras fueron almacenadas en un *cooler* con hielo a 4°C aproximadamente para su traslado y posterior análisis en el laboratorio.

Para el estudio de la sucesión de micro eucariotas se tomaron en cuenta células bacterianas totales y células bacterianas viables, diatomeas adheridas a las placas, grupos generales de los protozoarios conspicuos sugeridos por Railkin (1998) e.g., autótrofos flagelados, heterótrofos flagelados, ciliados, amebas, sarcodinos y pequeños eucariotas. Para mayor detalle del análisis de laboratorio y conteo de organismos ver publicación 1.

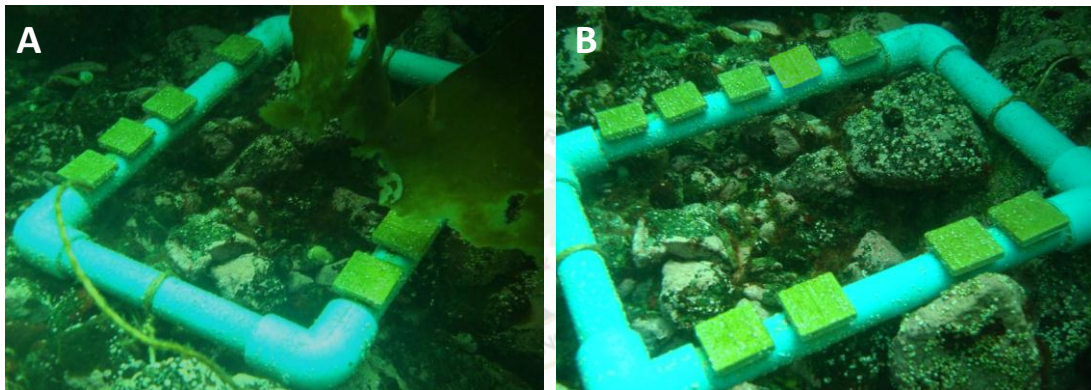


Figura 4. Unidad experimental para microperífiton instaladas en el (A) bosque de macroalgas y (B) fondo blanqueado.

2.4. Sucesión de macro-organismos

Esta segunda etapa experimental se llevó a cabo desde febrero 2013 hasta marzo 2014. Para esto, se utilizaron 13 estructuras de PVC (100 x 50 cm), como soporte del sustrato artificial, los cuales fueron fijados al fondo rocoso con macilla epóxica y cuerdas atadas a las rocas. En cada estructura, cinco placas de cerámica de 15 x 15 cm para el asentamiento de la biota fueron adheridas a presión, con una separación de 10 cm entre placas (Fig. 5A, B). Adicionalmente cinco estructuras con sus respectivas placas de cerámica fueron instaladas en cada sistema por posibles pérdidas. Un total de 90 placas

de cerámica fueron adheridas a 18 estructuras de PVC en cada sistema. Mensualmente cinco placas (réplicas) fueron azarosamente colectadas mediante buceo semiautónomo en cada sistema. Al momento del muestreo, cada placa fue colocada cuidadosamente en bolsas plásticas previamente rotuladas evitando la pérdida de organismos. En el bote, cada bolsa fue depositada en un *cooler* a 4°C aproximadamente y transportada al laboratorio para su inmediato análisis. Para mayor detalle del análisis de laboratorio y conteo de organismos ver publicación 2.

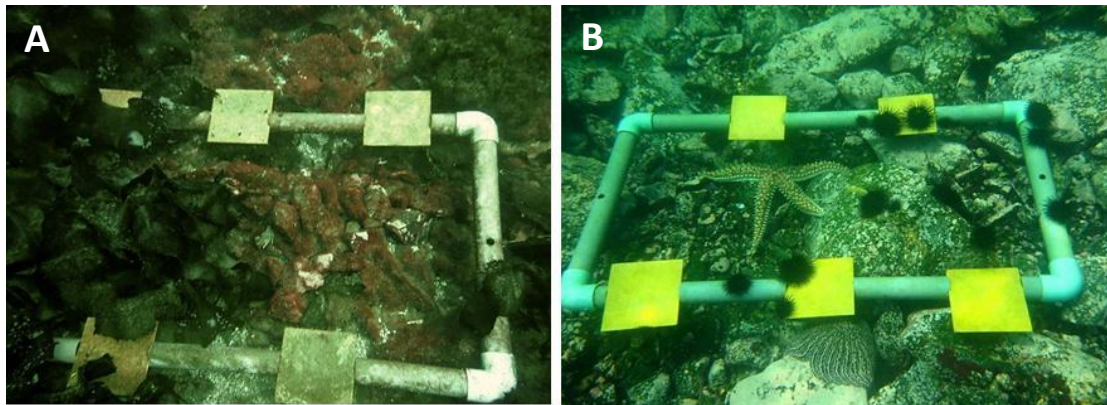


Figura 5. Unidad experimental para macro y mega organismos en el (A) bosque de macroalgas y (B) fondo blanqueado.

2.5. Parámetros ambientales

En ambos sistemas ecológicos y para cada experimento se tomaron datos diarios de temperatura (°C) (obtenidos por hora), para esto se utilizaron *data logger* de registro continuo (TidBit, Onset) (Fig. 6A). También se registró la intensidad de luz sobre el fondo en cada sistema (lumens/m^2) (por hora) utilizando un *HOBO light data logger* (Micro DAQ Ltd, USA) (Fig. 6B). Los *loggers* fueron fijados con cables a los marcos de PVC en cada sistema durante toda la etapa experimental. Adicionalmente, se registraron

datos de intensidad de corrientes (Fig. 6C), material orgánico decantado sobre el fondo y tasa de sedimentación (ver detalles de colecta y análisis en publicación 1 y 2) (Fig. 6D).

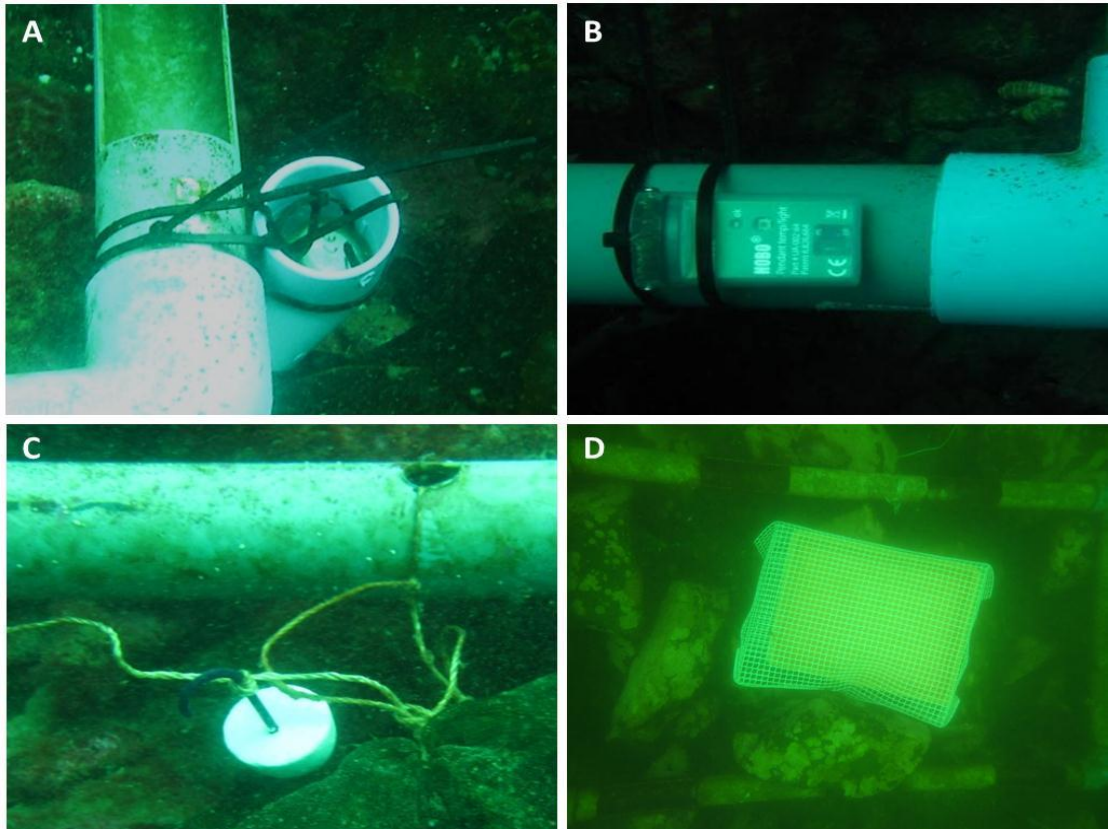


Figura 6. (A) Data logger para registro continuo de temperatura (TidBit, Onset). (B) HOBOT light data logger (Micro DAQ Ltd, USA), para el registro por hora de la intensidad de luz sobre el fondo. (C) Barras de calcio para el registro de la intensidad de corrientes. (D) Bandejas cubiertas y colocadas sobre el fondo para la colecta de material orgánico decantado y estimar la tasa de sedimentación.

2.6. Análisis estadísticos

Para los análisis biológicos se obtuvieron datos de densidad (total de individuos por área), riqueza taxonómica, cobertura de organismos sésiles (macroalgas) y estructura de la comunidad. Para ver si existen diferencias significativas de estos parámetros biológicos entre sistemas y entre tiempo se utilizó un análisis de varianza multivariado

basado en 9999 permutaciones (PERMANOVA). Para esto se tomó en cuenta un diseño ortogonal cruzado de dos vías, donde el tiempo de muestreo (días para micro organismos y meses para macro organismos) y el sistema ecológico (bosque de macroalgas y fondo blanqueado) fueron los factores fijos seleccionados. Para el caso de los análisis univariados (densidad, riqueza taxonómica) PERMANOVA es una prueba estadística que asume normalidad y homogeneidad de varianzas si se aplica previamente sobre una matriz de distancia Euclidiana (Ver publicaciones 1 y 2). En cada caso, la suma de cuadrados y el F estadístico son exactamente el mismo que el F estadístico de Fisher del clásico ANOVA, donde la probabilidad es calculada utilizando permutaciones (Anderson et al., 2008).

Posteriormente, se usaron análisis de escalamiento multidimensional (MDS), utilizando la matriz generada por el coeficiente de disimilaridad de Bray-Curtis usando la transformación $\log(x+1)$, para examinar visualmente los cambios temporales de la estructura de las comunidades de micro (diatomeas, protozoarios y pequeños eucariotes) y macro organismos durante la sucesión. Para confirmar si existen diferencias significativas entre estos patrones de disimilaridad/similaridad se utilizó la prueba estadística PERMANOVA (basada en 9999 permutaciones) usando el mismo diseño ortogonal cruzado de dos vías que las pruebas univariadas. Cuando PERMANOVA indico diferencias significativas comparaciones *a posteriori* fueron usadas para detectar los niveles entre factores responsables por la significancia.

Para el caso de los macro-organismos se seleccionó el subset de especies de la comunidad que mostraron la misma variabilidad en disimilaridad/similaridad resultante

del análisis del set de datos completo utilizando la rutina BVSTEP (basado en rangos de correlación de Spearman). Para identificar cuáles fueron las especies responsables de los cambios en disimilaridad entre sistemas se utilizó un análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER) (ver publicación 2). Finalmente la temperatura, intensidad de corrientes y materia orgánica sobre el fondo fueron evaluadas mediante una prueba t de Student. La intensidad de luz fue evaluada mediante la prueba de Mann-Whitney. Las pruebas univariadas fueron realizadas utilizando el programa estadístico STATISTICA 6, y las pruebas multivariadas fueron realizadas en el programa estadístico PRIMER v. 6 and PERMANOVA +b3 (Anderson et al., 2008)



3. RESULTADOS

Los resultados específicos de cada estudio se presentan en cada una de las publicaciones que se presentan a continuación, por lo que los siguientes capítulos abordaran la discusión y conclusiones más relevantes que resultaron de estos estudios. Además se proponen tres modelos conceptuales basados en el desarrollo sucesional de cada sistema, el cual es discutido dentro del contexto de la auto-organización. Mi contribución a cada capítulo de esta sección es explicada.

3.1. Publicación 1:

Uribe RA., Ortiz M., Pacheco AS., Araya R. 2014. Early succession of micro-periphyton communities in kelp bed and barren ground ecological systems. **Marine Ecology**. doi: **10.1111/maec.12241**.

La idea científica de esta publicación, fue desarrollada por mi persona en colaboración del segundo autor. El diseño experimental se logró con el apoyo de todos los co-autores. Yo conduje la instalación del experimento, muestreo, procesamiento de las muestras, análisis de datos y redacción de una versión inicial del manuscrito. El procesamiento de las bacterias fue realizado con el apoyo del cuarto autor. Yo, redacté la mayor parte del manuscrito, pero la versión final se logró gracias al aporte del tercer y segundo autor.

3.2. Publicación 2:

Uribe RA., Ortiz M., Macaya EC., Pacheco AS. 2015. Successional patterns of hard - bottom macrobenthic communities at kelp bed (*Lessonia trabeculata*) and barren ground

sublittoral systems. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 472: 180-188. doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.002.**

La idea científica de esta publicación fue desarrollada por mi persona y con el apoyo del segundo y cuarto autor. Yo realicé el diseño experimental y conduje la instalación del experimento, muestreos, procesamiento de las muestras, análisis de datos y redacción del manuscrito con el apoyo del cuarto autor. La versión final del manuscrito fue mejorada considerando los aportes de todos los coautores.

3.3. Bosques y fondos blanqueados como sistemas auto-organizados.

Este capítulo discute los resultados de las publicaciones 1 y 2 colocando el desarrollo de ambos sistemas dentro de un contexto teórico como la auto-organización. Se proponen tres modelos o escenarios hipotéticos distintos que podría ser parte de la dinámica de cualquier sistema, en especial los bosques de macroalgas y fondos blanqueados.

Yo desarrolle la idea inicial y propuse los modelos con el apoyo de M. Ortiz. Posteriormente R. Ulanowicz realizó sustanciales comentarios sobre los tres escenarios hipotéticos y el desarrollo de ambos sistemas bajo la luz de la autocatálisis.

3.1 Publicación 1:

ORIGINAL ARTICLE

Early succession of micro-periphyton communities in kelp bed and barren ground ecological systems

Roberto A. Uribe^{1,2}, Marco Ortiz^{1,3}, Aldo S. Pacheco^{3,4} & Rubén Araya³

1 Laboratorio de Modelamiento de Sistemas Ecológicos Complejos-LAMSEC, Instituto Antofagasta, Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile

2 Programa de Doctorado en Ciencias Aplicadas Mención Sistemas Marinos Costeros, Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile

3 Instituto de Ciencias Naturales Alexander von Humboldt, Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile

4 Climate Change Ecology Group, CENSOR laboratory, Antofagasta, Chile

Keywords

Alternative states; artificial substratum; colonization; microbial development; self-organized entity; small eukaryotes; viable bacteria.

Correspondence

Roberto A. Uribe, Laboratorio de Modelamiento de Sistemas Ecológicos Complejos-LAMSEC, Instituto Antofagasta, Universidad de Antofagasta, Angamos 601, PO Box 170, Antofagasta, Chile.
E-mail: uribealzamora@gmail.com

Accepted: 24 September 2014

doi: 10.1111/maec.12241

Abstract

In shallow sublittoral rocky habitats of the Southeast Pacific, two conspicuous ecological systems exist; kelp beds dominated by large Laminariales algae, and barren grounds dominated by crustose coralline algae and sea urchins. The aim of this study was to examine the successional development of micro-periphyton communities in both ecological systems using a colonization experiment conducted in Northern Chile. In both ecological systems, we installed replicated ceramic plates at 10 m depth and samples were taken after 1, 2, 4, 6, 8 and 14 days of exposure. Bacteria, diatoms, protozoans and small eukaryotes were identified, quantified and analysed. The succession of micro-periphyton communities in both ecological systems followed a common pattern consisting of a net accumulation of functional groups and taxa over time; however, the total density of all groups was significantly higher in the kelp beds. In addition, the community structure of the developing micro-periphytons was different and specific for each ecological system. Although previous studies have suggested that kelp beds and barren grounds are capable of switching from one state to the other without substantial changes in biodiversity, our results show that each of these ecological systems promotes its own successional development, suggesting that they are unique, self-organized entities. This study is the first step towards an understanding of these ecological systems operating independently at this scale of organization.

Introduction

Although several ecological aspects of kelp forest ecological systems have been studied, e.g. hydrodynamics (Rosman *et al.* 2007; Huang *et al.* 2011), population dynamics (Schied & Foster 2006), productivity (Duggins *et al.* 1989), community dynamics (Graham 2004; Vázquez *et al.* 2006), trophic dynamics and systemic properties (Ortiz 2008, 2010), as well as the micro-organisms associated with the surface of the fronds (Bengtsson & Øvreås 2010), little is known about early stage of succession in

these coastal ecological systems. Often, barren grounds are considered as a result of the local extinction of kelp beds (Leinaas & Christie 1996; Valentine & Johnson 2005; Rassweiler *et al.* 2010; Watson & Estes 2010). Both kelp beds and barren grounds alternate at different spatial and temporal scales (Scheibling 1986; Dayton *et al.* 1999; Steneck *et al.* 2002; Konar *et al.* 2014) as a consequence of high levels of environmental disturbance (e.g. El Niño events, storms), biological perturbation (e.g. sea urchin overgrazing; Mann 1982; Leinaas & Christie 1996; Steneck *et al.* 2002) and also intensive and destructive fishing

pressures (e.g. fishermen remove the algae from rocks using metal bars; Vásquez *et al.* 2012; authors' personal observations).

Barren grounds and kelp beds are described depending upon the way they are investigated. Previous studies have found no important differences at the community level in terms of species richness and biodiversity (e.g. between *Macrocystis pyrifera* and *Lessonia trabeculata* kelp beds; Vásquez *et al.* 2006). By contrast, Ortiz (2008), using system analyses that capture ecosystems properties (based on *Ascendency sensu* Ulanowicz 1997), concluded that kelp beds of *M. pyrifera* and *L. trabeculata* and barren grounds are three different sub-ecological systems with different levels of development, organization and degrees of resistance to disturbance.

Despite this dichotomy in the literature, we postulated that kelp beds and barren grounds are indeed two different and well-defined ecological systems. For example, kelp beds can strongly modify the physical properties of their environment (Dayton 1985) by reducing the velocity of currents and changing the direction of flow (i.e. re-circulation), thus increasing the rate of sedimentation (i.e. retention and nutrient supply) in comparison with the surrounding environment (Duggins *et al.* 1989; Gaylord *et al.* 2012). In such conditions, kelp beds can hold high densities of viable bacteria and micro-eukaryotic organisms due to the higher supply of nutrients compared with barren grounds, where these conditions are not necessarily similar. It can be predicted that microbial structure and density would be substantially different between these ecological systems; however, the exploration of these differences has received little research effort.

The microbiota community is a critical component for the establishment of macro- and mega-organisms, the development of the ecological system and thus its persistence through time. Hence, the arrival of colonizers onto the benthic substratum *via* algae propagules, larval settlement and post-larval dispersal depends on the characteristics of the previously established biofilm (Goecke *et al.* 2010), which may either inhibit or facilitate colonization processes (Raikkin 1998; Wiczeorek & Todd 1998; Hughes *et al.* 2005; Graham *et al.* 2007; Pacheco *et al.* 2011). At a very early stage, the biofilm is composed of glycoproteins, proteoglycans and polysaccharides that settle on the substratum, which is colonized by bacteria, fungi, diatoms, protozoans and micro-eukaryotes (Wahl 1989; Goecke *et al.* 2010). The composition and density of the biofilm, as well as its physico-chemical conditions and biota, are habitat specific (Wiczeorek & Todd 1998; Dahms *et al.* 2004). As mentioned before, kelp beds and barren grounds may differ in luminosity conditions, water and nutrient retention, currents and temperature (Dayton 1985). Such differences also create different micro-conditions (e.g.

micro-turbulence); thus, it can be predicted that the establishment of microbial communities would be conditioned to the hydrodynamic forces in each ecological system (Abelson & Denny 1997; Denny & Gaylord 2010). These differences in the early colonization processes in kelp beds and barren grounds depend upon the conditions for the establishment of their biota, as the first colonizer directly modifies their immediate physical environment (Levins & Lewontin 1985). Given this background, the idea that kelp beds and barren grounds are alternative states of the same ecological system appears unlikely. Hence, we believe that it is important to increase our understanding of the ecology of these ecological systems.

Herein, we studied simultaneously the succession of micro-periphyton in both kelp bed and barren ground under the prediction that the microbial structure over time will be different between systems and that successional pattern will also be system-specific.

Material and Methods

Study site

The study was conducted at Bolsico (23°28' S, 70°36' W), a small embayment located in the southern part of the Mejillones peninsula, within a major upwelling centre in northern Chile (Fig. 1A). Bolsico is a sheltered cove with low bottom currents and a semi-diurnal tidal regime. The area of barren ground studied here is on the west side (internal part) of the cove (Fig. 1A). This ecological system consists of boulders and large rocks covered with reddish and pink crustose coralline algae of the genera *Lithophyllum* and *Mesophyllum*. Aggregations of the black sea urchin (*Tetrapigus niger*) and several individuals of predatory starfish (*Heliaster helianthus* and *Meyenaster gelatinosus*) are common in the barren area. The kelp beds are also located on the west side of the embayment but distributed towards the entrance. The kelp beds are dominated by the arborescent morphotype of *Lessonia trabeculata* (Vega *et al.* 2005). In addition, the turf algae *Antithamnion* sp. and sessile epibenthos composed of sponges, bryozoans, polychaetes and ascidians, together with predatory gastropods *Argobucinum rude* and *Argobucinum scabrum*, are also present. Both the barren ground and kelp bed areas extend from the inter-tidal zone to a depth of 18 m (C. 45° slope).

Experimental design

A colonization experiment using artificial substratum was conducted from 30 January to 15 February 2013 during the austral summer season. We used sterile and carbon-free ceramic plates as an effective artificial substratum for

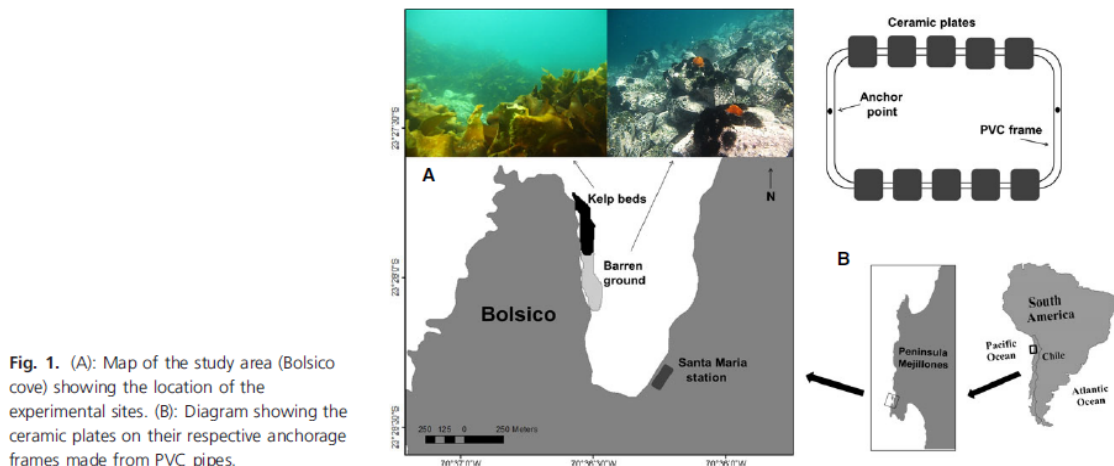


Fig. 1. (A): Map of the study area (Bolsico cove) showing the location of the experimental sites. (B): Diagram showing the ceramic plates on their respective anchorage frames made from PVC pipes.

microbial colonization (e.g. Araya *et al.* 2003a,b; Siboni *et al.* 2007; Fricke *et al.* 2008). The size of the plates was $2.5 \times 2.5 \times 0.5$ cm, with an area of 6.25 cm^2 . Plates were installed in a 15×10 cm frame constructed from 2-cm diameter PVC pipes. Frames were fixed on the rocky seabed using epoxy mastic. Five plates were stuck to each frame using liquid silicone. Plates on their respective anchorage frames were installed by semi-autonomous divers at 10 m depth keeping a 5-m distance between replicates in both study sites (see Fig. 1B). In total, 80 plates were installed in each site; 60 for the colonization experiment, and 20 spare plates to account for any losses. All plates were autoclave sterilized for 15 min at $121 \text{ }^\circ\text{C}$ before installation. Sampling was conducted simultaneously at both study sites after 1, 2, 4, 6, 8 and 14 days of exposure. On each sampling day, five plates were randomly collected for bacterial quantification and another five were collected for the examination of micro- and small eukaryotes. During sampling, divers carefully removed the plates from their frames and deposited the plates in labeled 50-ml Corning tubes. On board, samples were immediately transferred into labeled coolers at $4 \text{ }^\circ\text{C}$, keeping samples separated according to their ecological system of origin (*i.e.* kelp bed and barren ground) and transported to the laboratory for analysis (~ 1 h distance).

Bacterial quantification

Colonizing bacteria were quantified as the numbers of total cells and of viable cells. The total number of bacterial cells was visualized and quantified using DNA-stain epifluorescence 4,6-diamino-2-phenylindole (DAPI; Porter & Feig 1980) and viable cells were visualized and

quantified using the direct viable count (DVC) method (Kogure *et al.* 1979). For this, the seawater inside the Corning tubes was extracted and replaced with 25 ml sterile saline solution (SSE). The plates, free of particulate material, were deposited in individual tubes. Thereafter, bacteria were detached from the plate surfaces with a sterile scalpel and dispersed aseptically by sonication for 30/30 s, 240 W, 50/60 Hz (Elmasonic E30H, Elma, Germany). The ceramic plates were washed again with SSE to remove the majority of cells and suspended in a final volume of 25 ml SSE. More than 90% of the bacterial cells were recovered from the ceramic plates. For DVC methods, a subsample of 5 ml was deposited in a sterile tube containing yeast extract ($50 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) and nalidixic acid ($20 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$) and incubated for 6–7 h at $20 \text{ }^\circ\text{C}$ (Kogure *et al.* 1979; Ramaiah *et al.* 2002). Subsequently, the subsamples were stained with DAPI, concentrated onto black polycarbonate filters (pore size $0.2 \text{ }\mu\text{m}$, diameter 25 mm; Advantec), and the filters mounted on clean microscope slides. For enumeration of bacterial cells (viable and total), 40 microscopic fields and more than 400 cells were counted per filter. All enumerated slides were observed with a $100 \times$ objective under an epifluorescence microscope (Axiostar plus, Carl Zeiss, Germany). The results were expressed as total cells (DAPI) and viable cells (DVC) per cm^2 , respectively.

Diatom analysis

Diatom density was estimated by direct counting of each plate under a microscope at $100\text{--}400 \times$ within 24 h after sampling. In total, 18–20 fields per plate (0.01 mm^2) were randomly chosen and counted. The number of diatoms was extrapolated to the total surface area of the plate and

expressed as cells per cm^2 . Identification was conducted following specialized literature (Cupp 1943; Carmelo 1997) with the aid of taxonomic experts. Special attention was given to solitary and colonial diatoms $>20 \mu\text{m}$. To confirm species identity, additional samples were taken from the top of the surrounding natural substratum close to the experimental plates at each experimental site. These samples were cultured in F/2 media following the method described by Guillard (1975). Next, a sample was taken and morphologically compared with the diatom cells detected on the ceramic plates.

Protozoan analysis

Protozoan density was estimated by observing and counting the number on the plates at $100\text{--}400\times$ under a microscope. Between 18 and 20 fields (0.01 mm^2) were randomly chosen for observations. In addition, the remaining water (10–15 ml) in the Corning tubes was filtered using cellulose filters with a pore size of $1.2 \mu\text{m}$ and analysed under the microscope. The organisms were identified and added to the total number of taxa. Density was extrapolated to the surface area of the plate and expressed as the number of organisms per cm^2 . Identification attempted to reach the species level; however, this was not possible for all observed organisms. Hence, protozoans were pooled into major groups: autotrophic flagellates, heterotrophic flagellates, amoebas, sarcodines and ciliates (Railkin 1998; Xu *et al.* 2012a).

Micro- and small eukaryotes

Mobile micro- and small eukaryotes were identified and counted using the same methods as the protozoan samples. The cover percentages of macro-algae, sporophyte and colonial cells were estimated by counting the insertion points ($n = 100$) of a grid displayed in each observation field. In total, 15 fields were randomly chosen and observed at $40\times$ magnification.

Environmental factors

At the experimental sites (*i.e.* kelp bed and barren ground ecological systems), the light intensity, temperature, current velocity and bottom detritus were recorded in order to characterize some of the abiotic conditions. Light intensity ($\text{lumens} \cdot \text{m}^{-2}$) and temperature ($^{\circ}\text{C}$) were measured using HOBO data loggers (MicroDAQ Ltd, Contoocook, NH, USA), recording both parameters every hour throughout the experimental period. The mass loss from dissolution of gypsum half-spheres (3 cm diameter, 2 cm radius, initial dry masses ranging between 9.34 and

15.27 g) was used as a proxy of current velocity (*e.g.* Pacheco *et al.* 2010). This mass loss has been shown to be directly proportional to the current velocity (Yund *et al.* 1991). Three gypsum blocks were attached to three anchor frames per site (one per frame). Gypsum blocks were retrieved after 24 h exposure time, dried (for 24 h at 60°C) and their mass recorded. This measurement was replicated three times, at the beginning, middle and at the end of the experiment. The detritus was collected using trays ($25.5 \times 17.5 \times 5.5 \text{ cm}$) covered with a mesh (to avoid introduction of organisms) and located near each experimental frame unit (four replicates). Trays were deployed for 15 days. During sampling, trays were carefully deposited into labeled bags and transported to the laboratory in coolers at 4°C . In the laboratory, the sediments were dried at 40°C for 4 days. Later, 10 g of organic matter was used and estimated as percentage mass loss (%) after 4 h at 450°C . In addition, the sedimentation rate ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$) was also estimated for each ecological system.

Statistical analysis

Differences in total density during succession were tested using a two-way crossed ANOVA based on 9999 permutations using Euclidean distance (*i.e.* PERMANOVA, Anderson *et al.* 2008), with time interval (1, 2, 4, 6, 8 and 14 days after sampling) and ecological system (kelp beds and barren grounds) as fixed factors. This is a semi-parametric analysis that does not require fulfillment of the classic ANOVA assumptions of data normality and variance homogeneity and was thus appropriate for our data set. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plots were built to examine the temporal changes in assemblage structure of each major taxonomic group (*i.e.* bacteria, protozoans and small eukaryotes) at both experimental sites. The nMDS plots were constructed using Bray–Curtis dissimilarity matrices with transformed data ($\log x + 1$) of the taxa's density and/or cover to reduce the contribution of the most abundant taxa to the dissimilarity (Clarke & Gorley 2006). PERMANOVA (based on 9999 permutations) was used to compare assemblage structure (*i.e.* diatoms, protozoans, small eukaryotes and algae cover) during succession using the same design. When significant effects were detected, pairwise comparisons were run to identify the factor levels accounting for the differences. Univariate and multivariate analyses were conducted in PRIMER v. 6 and PERMANOVA + β 3 software (Anderson *et al.* 2008). Differences in light intensity were examined using a Mann–Whitney test. Organic matter content and gypsum mass loss were compared using a *t*-test and a power analysis was performed when the null hypothesis could

not be rejected, therefore low values could be taken with care (Peterman 1990). Environmental variables were analysed using STATISTICA 6.0 software.

Results

Bacterial succession in kelp beds and barren grounds

Total bacteria (DAPI; Fig. 2A) and direct viable cells (DVC; Fig. 2C) from kelp beds and barren ground followed a common pattern: an exponential increase during the first and second days of the experiment. The highest cell number was recorded after the fourth day of exposure until the end of the assays (Appendices 1 and 2). The total bacterial number (DAPI; PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 4.93$; $P = 0.0002$) and direct viable cells (DVC; PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 7.89$; $P = 0.0001$) per cm^2 between kelp beds and barren grounds were significantly different. In the case of DAPI, pairwise comparisons showed no significant differences only the first day and second day of succession between kelp bed and barren ground ecological systems. However, significant effects were detected for the rest of the time intervals ($P < 0.05$). Finally, for the distribution of direct viable cells, only day 2 showed no differences between ecological systems.

The nMDS analysis for total and viable bacteria distinguished two temporal successional groups, group 1 (day 1) and group two (following days) in both kelp bed and barren ground systems (Fig. 2B and D). In particular, for total bacteria in both ecological systems, group two (days 2, 4, 6, 8 and 14) was very similar when compared with direct viable cells (Fig. 2).

Density, successional patterns and the contribution of micro- and small eukaryotes

Diatom films

The total density of diatoms differed significantly over the course of the experiment (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 6.19$; $P = 0.0002$). A substantial increase in density was observed after the fourth day of exposure in the kelp beds (Fig. 3A). *Bacillaria paxillifera* and *Grammaphora* sp. were the most abundant diatoms on plates installed on the kelp beds during the experiment (Appendix 1), whereas *Navicula* sp. 1 was the dominant species in the barren ground area (Appendix 2). At the end of the experiment, *Navicula* sp. 1, *Diatoma* sp. and *Grammaphora* sp. had the highest densities in the kelp beds, and *B. paxillifera*, Diatom 1 (unidentified species) and *Navicula* sp. 2 in the barren ground (Appendices 1 and 2). The nMDS ordination plot shows a consistent increase in dissimilarity from the first day of the experiment in both systems, but a gradual decrease towards day 14. It is worth noting that the succession in the kelp bed ecological system followed a relatively linear sequence of change, whereas the trajectory changed in the barren ground (Fig. 3B). Significant differences between ecological system and time intervals of exposure in the structure of the colonizing assemblage were detected (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 16.9$; $P = 0.0001$).

Protozoans

The density of protozoans was similar in both systems at the beginning of the experiment (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 1.05$; $P = 0.3932$). After the second day of exposure, the protozoan density increased quickly in the kelp

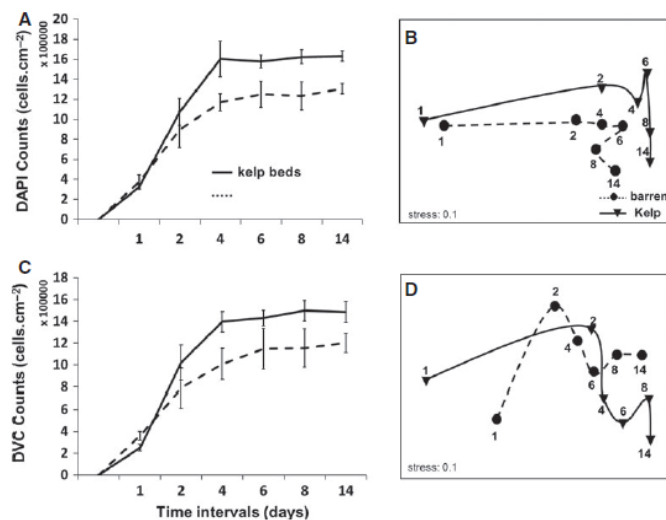


Fig. 2. (A): Mean (\pm SE) of total bacterial cells; (B): non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot calculated from a Bray–Curtis dissimilarity/similarity data matrix of total bacterial cells at the different time intervals; (C): mean (\pm SE) of viable bacterial cells; (D): nMDS plot calculated from a Bray–Curtis dissimilarity/similarity data matrix of viable bacterial cells at the different time intervals. DAPI, DNA-stain epifluorescence 4,6-diamino-2-phenylindole; DVC, direct viable counts.

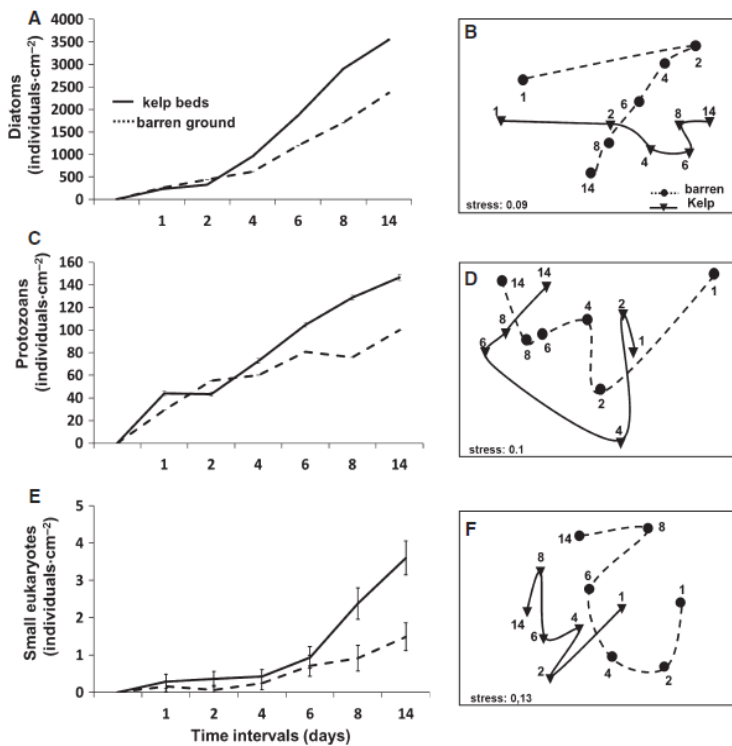


Fig. 3. (A, C, E): Mean (\pm SE) of the total number of diatoms, protozoans and small eukaryotes, respectively; (B, D, F): non-metric multidimensional scaling plots calculated from Bray–Curtis dissimilarity/similarity data matrices of diatoms, protozoans and small eukaryotes assemblages, respectively, during the succession experiment.

bed ecological system (Fig. 3C). The most abundant organisms in both systems were autotrophic flagellates, heterotrophic flagellates and ciliates (Appendices 1 and 2). The nMDS ordination plot shows a high dissimilarity between assemblage structures on the fourth day compared with the rest of the sampling days in the kelp bed system. Assemblages in the barren ground system showed high dissimilarities during the entire experimental period (Fig. 3D). No significant effect was detected for the interaction: ecological system and time intervals (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 1.27$; $P = 0.1355$). However, pairwise test indicated that differences between systems occurred at 8 and 14 days of exposure.

Small eukaryotes and algae cover

The total density of small eukaryotes differed between the systems (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 2.87$; $P = 0.0221$). In both habitats, the density was low until the fourth day of exposure. After the sixth day, densities gradually increased in both habitats; however, between days 8 and 14 of exposure there was a substantial increase in density in the kelp beds (Fig. 3E). The most abundant taxa in the kelp beds were Serolidae 2 and harpacticoid copepods; harpacticoids and Serolidae 1 were important in the barren ground ecological system (Appendices 1 and 2). The

nMDS ordination plot showed two dissimilar groups, corresponding to each environment (Fig. 3F). Similar to the protozoans, differences between systems occurred in the last days (*i.e.* day 8) of exposure (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 1.74$; $P = 0.0001$).

Kelp sporophytes were evident after day 8 of exposure in the kelp beds (Fig. 4A). The cover of crustose coralline (early stage) on the barren ground was conspicuous after the fourth day and reached the highest level on day 14 (Fig. 4B). Sporophytes of green algae and filamentous ceramials in kelp beds, and coralline and colonial green cells in barren ground, were the taxa showing the highest percentage of cover. As in the case of small eukaryotes, the nMDS plot showed two dissimilar assemblage groups clearly distinguishing each habitat. However, dissimilarity values among exposure days were higher for the barren ground (Fig. 4C). The cover percentage of sessile organisms (*i.e.* algae) showed a significant interaction between ecological systems and among time intervals (PERMANOVA, pseudo- $F_{1,5} = 2.07$; $P = 0.0065$).

Environmental factors

The bottom of the barren ground ecological system was exposed to higher levels of light in comparison with the

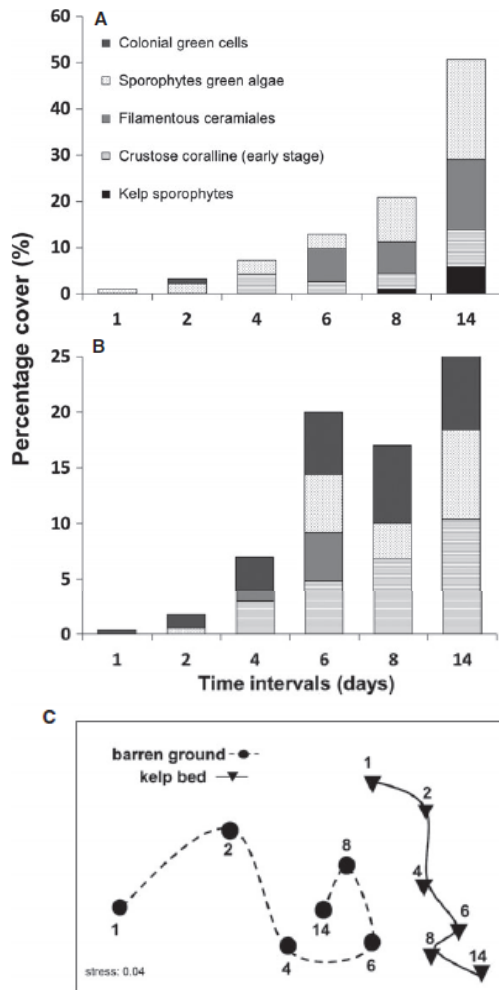


Fig. 4. Mean percentage of cover. (A): Kelp beds; (B): barren ground; (C): non-metric multidimensional scaling plot calculated from a Bray–Curtis dissimilarity/similarity data matrix.

kelp bed ecological system. The highest values were recorded during the fourth day of exposure, with $14,466.8 \text{ lumens}\cdot\text{m}^{-2}$ for the barren ground and $3616.7 \text{ lumens}\cdot\text{m}^{-2}$ for the kelp beds. The highest levels of light intensity were recorded between 12:00 and 15:00 h, with mean values (\pm SD) of 8641.3 ± 1105.8 and $1550.6 \pm 212.9 \text{ lumens}\cdot\text{m}^{-2}$ for the barren ground and kelp bed systems, respectively (Fig. 5). A Mann–Whitney test detected significant differences ($U_{(1)} = 357.50$; $P = 0.000$; $n = 139$) between habitats. Bottom temperature was different ($t = 4.79$; $P = 0.000$), varying from 14.9 to 13.3 °C in the barren ground system and 14.4 – 13.2 °C in the kelp bed system, with mean values of 14.0 ± 0.36 °C

and 13.5 ± 0.27 °C, respectively (Fig. 5). In terms of bottom current velocity, gypsum mass loss was higher on the barren ground ($1.64 \pm 0.90 \text{ g}$; 13.17% of dissolution) compared with that on the kelp beds ($1.33 \pm 0.99 \text{ g}$; 11.55% of dissolution), but no significant differences were detected ($t = -0.69$; $P = 0.49$). However, the power of the t -test was only 14% ($d = 0.32$, $n = 18$). Organic matter content did not vary significantly between the kelp bed (17.4%) and barren ground systems (19.3%) ($t_{(1)} = -1.47$; $P = 0.19$). In this case, the power of the t -test was high, reaching up to 60% ($d = 1.20$, $n = 8$). The sedimentation rate registered in the kelp beds ($58.12 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$) was higher than for the barren ground ($16.09 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$).

Discussion

This study compared the early succession of micro-periphyton on artificial substratum installed in the kelp bed and barren ground ecological systems near a major upwelling centre in Northern Chile. Our results suggest that early microbial successional patterns are system-specific, although some common features were also noted.

The early successional patterns of micro-periphyton on rocky bottoms have been poorly documented (Zhang *et al.* 2013), especially in kelp beds and barren grounds. Our results revealed the following successional sequence: bacteria, diatoms, protozoans, and small motile eukaryotes and algae spores. This sequence agrees with the successional pattern reported in fouling communities (see reviews in Wahl 1989; Salta *et al.* 2013). However, the succession in artificial substratum from bacterial colonization and the subsequent development of diatoms, protozoans and small-eukaryote assemblages was specific to each ecological system. The dynamics of the initial colonization studied here suggests that microbial assemblages in kelp beds facilitate the later settlement of brown macro-algae sporophytes, whereas microbial organisms in the barren grounds may promote the settlement of crustose coralline algae. These results could be interpreted as each ecological system driving its self-regulation and organization.

The high density of bacterial cells promotes a high level of settlement of organisms belonging to higher trophic levels and they themselves provide nutrients (*i.e.* bacteria and diatoms) that are used as food by micro-eukaryotes (*e.g.* protozoans, sea urchin port-larvae) (Salcher *et al.* 2005; Dworjanyn & Pirozzi 2008). Although the two ecological systems did not differ in organic matter content, a higher number of viable bacterial cells were recorded on the plates deployed in the kelp beds. It is important to note that kelp forests release a high quality (*i.e.* carbon, nitrogen) and amount of organic matter (Wada *et al.*

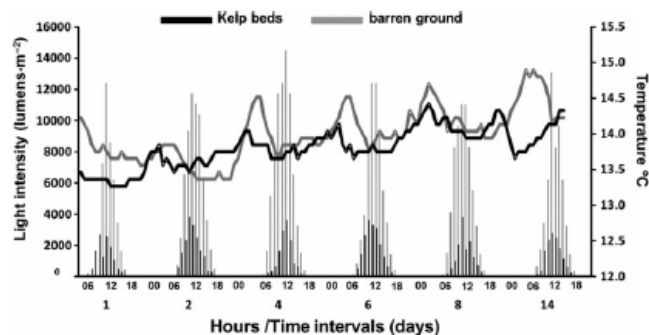


Fig. 5. Daily (per hour) measurement of *in situ* light intensity and temperature during the study period.

2007), which favors the growth and arrival of early colonizers (*i.e.* prokaryotes). del Giorgio & Cole (1998) described that the high quantity of detritus concentrates a high content of organic and inorganic carbon, which is an essential element for bacterial viability. This is in line with work by Duggins *et al.* (1989), who suggested that kelp forests contribute significantly to the production of organic detritus. The organic carbon content in particulate organic matter is positively correlated with the formation of biofilm in the marine realm (Siboni *et al.* 2007) and the subsequent accumulation of viable bacteria. Therefore, the higher density of viable cells detected in the kelp beds indicates that the organic detritus has a higher quality compared with that at the barren ground, although it is not necessarily more abundant.

During biofilm formation, we considered that the differences in density and composition of diatoms in kelp beds could be associated with the movement of fronds (Huang *et al.* 2011) that regulate the intensity of light reaching the rocky bottom (Hahn & Höfle 2001; Salcher *et al.* 2005). However, barren grounds are fully exposed to day illumination (Fig. 2), which could explain the fast colonization of diatoms observed during the first and second days of the experiment (*i.e.* *Bacillaria paxillifera*, *Grammatophora* sp. and *Navicula* sp. 2). The latest colonizing diatoms composed a large portion of the total density of the entire colonizing assemblage until the last days of the experiment (*e.g.* *Navicula* sp. 1, *Diatoma* sp., Pennata 1; Appendices 1 and 2). In addition, the high density of diatoms during the second day of the experiment in the barren ground was concurrent with an increase in the density of protozoans, most likely due to a positive ecological interaction (Salcher *et al.* 2005). This type of interaction has been observed in protozoan colonization on artificial substrates in coastal waters elsewhere (see Zhang *et al.* 2013 and references therein).

Our succession experiment used a time of exposure that has previously been proved adequate for capturing bacterial biofilm (~ 15 days, *e.g.* Railkin 1998; Araya *et al.* 2003b). In this sense, we successfully recorded a mature

bacterial biofilm within the time interval of the experiment (Fig. 2). However, other micro-periphyton taxa (*e.g.* diatoms and/or protozoan species colonizing at late stages) may need additional time depending upon the environmental conditions (~ 30 days, *e.g.* Xu *et al.* 2012b). Variable exposure times may lead to different colonizing communities. Despite such variability, the timing used during our experiment allowed us to distinguish early successional patterns that followed different pathways of development in the two ecological systems.

Different environmental conditions characterize kelp forests and barren grounds, *e.g.* water flow, nutrient supply and light intensity (Dayton 1985); thus, different successional patterns can also be expected. Abelson & Denny (1997) and Denny & Gaylord (2010) suggested that the mechanical properties of kelp beds and barren grounds allow the generation of micro-environments where specific ecological processes occur. Such conditions are essential in the development of the early successional stages, as they have different uses and retention of nutrients. In our experiment, the abiotic conditions (*i.e.* light intensity, temperature, sedimentation rate) and biotic process (*i.e.* successional patterns) were different between ecological systems in our study site.

We have shown experimentally that at the micro-assemblage level the kelp bed and barren ground systems studied here can each constitute a unique entity; thus, we suggest that these ecological systems may be self-organized entities with different ecological system properties, with each one operating independently at this scale of organization. For example, Ortiz (2008) showed striking differences in ascendancy values among kelps beds dominated by *Macrocystis pyrifera* and *Lessonia trabeculata*, and barren grounds, thus highlighting the importance of specific systemic properties for each ecological system. These ecological distinctions may have important consequences in the management of kelp beds in Northern Chile, where overexploitation of kelp beds has promoted the formation of barren grounds, which are, in light of this study, incorrectly considered alternative natural states.

Conclusion and Outlook

The results of the current work suggest that the early stages of successional development in kelp beds and barren grounds follow different patterns. Abiotic factors such as light intensity, temperature and sedimentation rate were different between kelp beds and barren grounds. These early successional patterns allow us to propose a hypothesis of self-organizing behavior, in which kelp beds and barren grounds constitute ecological systems with their own internal drivers for development. Future studies should focus on the succession of higher trophic levels (*i.e.* macro-organisms). Additionally, further studies should investigate the differences in the quality of the detritus present in kelp beds and barren grounds to better understand its relationship with the bacterial pool. Additional scientific information is still needed to understand these ecological systems as scenarios with different properties in terms of growth and development.

Acknowledgements

We appreciate the help of A. Ramírez, J. Rassa, E. Montañares, H. Rivas, E. Nahualhuen and the crew of *Santa Maria S.A.* during fieldwork. J. Morales and S. Campos provided taxonomic advice on diatoms. M. Marchand is thanked for her valuable input on Foraminifera species. H. Xu is thanked for sending relevant literature about protozoans. M. Rojo kindly provided light and temperature loggers. A. Castillo is thanked for treatment of detritus. R. A. Uribe is supported by Programa MECE2 Educación Superior/MECESUP, Proyecto MECE ANT0711. Partial support was provided by a FONDECYT fund no. 11110030 granted to A. S. Pacheco.

References

- Abelson A., Denny M. (1997) Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 317–339.
- Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R. (2008) *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E, Plymouth: 214.
- Araya R., Tani K., Takagi T., Yamaguchi N., Nasu M. (2003a) Bacterial activity and community composition in stream water and biofilm from an urban river determined by fluorescent in situ hybridization and DGGE analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, **43**, 111–119.
- Araya R., Yamaguchi N., Tani K., Nasu M. (2003b) Change in the bacterial community of natural river biofilm during biodegradation of aniline-derived compounds determined by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis. *Journal of Health Science*, **49**, 379–385.
- Bengtsson M., Øvreås L. (2010) Planctomycetes dominate biofilms on surfaces of the kelp *Laminaria hyperborea*. *BMC Microbiology*, **10**, 261.
- Carmelo R. (1997) *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, New York: 858.
- Clarke K.R., Gorley R.N. (2006). *User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd, Plymouth: 193.
- Cupp M. (1943) Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California (USA)*, **5**, 1–238.
- Dahms H., Dobretsov S., Qian P. (2004) The effect of bacterial and diatom biofilms on the settlement of the bryozoan *Bugula neritina*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **313**, 191–209.
- Dayton P. (1985) Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 215–245.
- Dayton P., Tegner M., Edwards P., Riser K. (1999) Temporal and spatial scales of kelp demography: the role of oceanographic climate. *Ecological Monographs*, **69**, 219–250.
- Denny M., Gaylord B. (2010) Marine ecomechanics. *Annual Review of Marine Science*, **2**, 89–114.
- Duggins D., Simenstad C., Estes J. (1989) Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science*, **245**, 170–173.
- Dworjanyn S., Pirozzi I. (2008) Induction of settlement in the sea urchin *Tripneustes gratilla* by macroalgae, biofilms and conspecifics: a role for bacteria? *Aquaculture*, **274**, 268–274.
- Fricke A., Molis M., Wiencke C., Valdivia N., Chapman A. (2008) Natural succession of macroalgal-dominated epibenthic assemblages at different water depths and after transplantation from deep to shallow water on Spitsbergen. *Polar Biology*, **31**, 1191–1203.
- Gaylord B., Nickols K., Jurgens L. (2012) Roles of transport and mixing processes in kelp forest ecology. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 997–1007.
- del Giorgio P., Cole J. (1998) Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 503–541.
- Goecke F., Labes A., Wiese J., Imhoff J. (2010) Chemical interactions between marine macroalgae and bacteria. *Marine Ecology Progress Series*, **409**, 267–300.
- Graham M. (2004) Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems*, **7**, 341–357.
- Graham M., Vásquez J., Buschmann A. (2007) Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **45**, 39–88.
- Guillard R. (1975) Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: Smith W., Chanle M. (Eds), *Culture of Marine Invertebrates Animals*. Plenum Press, New York: 29–60.
- Hahn M., Höfle M. (2001) Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, **35**, 113–121.

- Huang I., Rominger J., Neff H. (2011) The motion of kelp blades and the surface renewal model. *Limnology and Oceanography*, **56**, 1453–1462.
- Hughes T., Bellwood D., Folke C., Steneck R., Wilson J. (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 380–386.
- Kogure K., Simidu U., Taga M. (1979) A tentative direct microscopic method for counting living marine bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, **25**, 415–420.
- Konar B., Edwards M., Estes J. (2014) Biological interactions maintain the boundaries between kelp forest and urchin barrens in the Aleutian Archipelago. *Hydrobiologia*, **724**, 91–107.
- Leinaas P., Christie H. (1996) Effects of removing sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*): stability of the barren state and succession of kelp forest recovery in the east Atlantic. *Oecologia*, **105**, 524–536.
- Levins R., Lewontin R. (1985) *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, Cambridge: 303.
- Mann K. (1982) Kelp, sea urchins and predators: a review of strong interactions in rocky subtidal systems of eastern Canada, 1970–1980. *Netherlands Journal of Sea Research*, **16**, 414–423.
- Ortiz M. (2008) Mass balanced and dynamic simulations of trophic models of kelp ecosystems near the Mejillones Peninsula of northern Chile (SE Pacific): comparative network structure and assessment of harvest strategies. *Ecological Modelling*, **216**, 31–46.
- Ortiz M. (2010) Dynamic and spatial models of kelp forest of *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (SE Pacific) for assessment harvest scenarios: short-term responses. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **20**, 494–506.
- Pacheco A.S., Laudien J., Thiel M., Heilmayer O., Oliva M. (2010) Hard-bottom succession of subtidal epibenthic communities colonizing hidden and exposed surfaces off northern Chile. *Scientia Marina*, **74**, 147–154.
- Pacheco A.S., Laudien J., Thiel M., Oliva M., Heilmayer O. (2011) Succession and seasonal onset of colonization in subtidal hard-bottom communities off northern Chile. *Marine Ecology*, **32**, 75–87.
- Peterman R. (1990) Statistical power can improve fisheries research and management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **47**, 2–15.
- Porter K., Feig Y. (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*, **25**, 943–948.
- Raillin A. (1998) The pattern of recovery of disturbed microbial communities inhabiting hard substrates. *Hydrobiologia*, **385**, 47–57.
- Ramaiah N., Kenkre V., Verlecar X. (2002) Marine environmental pollution stress detection through direct viable counts of bacteria. *Water Research*, **36**, 2383–2393.
- Rassweiler A., Schmitt R., Holbrook S. (2010) Triggers and maintenance of multiple shifts in the state of a natural community. *Oecologia*, **164**, 489–498.
- Rosman J., Koseff J., Monismith S., Grover J. (2007) A field investigation into the effects of a kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) on coastal hydrodynamics and transport. *Journal of Geophysical Research*, **112**, C02016.
- Salcher M., Pemthaler J., Psenner R., Posch T. (2005) Succession of bacterial grazing defense mechanisms against protistan predators in an experimental microbial community. *Aquatic Microbial Ecology*, **38**, 215–229.
- Salta M., Wharton J., Blache Y., Stokes K., Briand J. (2013) Marine biofilms on artificial surfaces: structure and dynamics. *Environmental Microbiology*, **15**, 2879–2893.
- Scheibling R. (1986) Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia*, **68**, 186–198.
- Schied D., Foster M. (2006) The population biology of large brown seaweeds: ecological consequences of multiphase life histories in dynamic coastal environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **37**, 343–372.
- Siboni N., Lidor M., Kramarsky-Winter E., Kushmaro A. (2007) Conditioning film and initial biofilm formation on ceramics tiles in the marine environment. *FEMS Microbiology Letters*, **274**, 24–29.
- Steneck R., Graham M., Bourque B., Corbett D., Erlandson J., Estes J., Tegner M. (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, **29**, 436–459.
- Ulanowicz R. (1997) *Ecology, the Ascendent Perspective*. Columbia University Press, New York: 201.
- Valentine J., Johnson C. (2005) Persistence of sea urchin (*Heliocidaris erythrogramma*) barrens on the east coast of Tasmania: inhibition of macroalgal recovery in the absence of high densities of sea urchins. *Botanica Marina*, **48**, 106–115.
- Vásquez J., Vega J., Buschmann A. (2006) Long term variability in the structure of kelp communities in northern Chile and the 1997–98 ENSO. *Journal of Applied Phycology*, **18**, 505–519.
- Vásquez J., Piaget N., Vega A. (2012) The *Lessonia nigrescens* fishery in northern Chile: “how you harvest is more important than how much you harvest”. *Journal of Applied Phycology*, **24**, 417–426.
- Vega A., Vásquez J., Buschmann A. (2005) Population biology of the subtidal kelps *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales, Phaeophyceae) in an upwelling ecosystem of northern Chile: interannual variability and El Niño 1997–1998. *Revista Chilena de Historia Natural*, **78**, 33–50.
- Wada S., Aoki M., Tsuchiya Y., Sato T., Shinagawa H., Hama T. (2007) Quantitative and qualitative analyses of dissolved organic matter released from *Ecklonia cava* Kjellman, in Oura Bay, Shimoda, Izu Peninsula, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **349**, 344–358.

- Wahl M. (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, **58**, 175–189.
- Watson J., Estes J. (2010) Stability, resilience, and phase shifts in rocky subtidal communities along the west coast of Vancouver Island, Canada. *Ecological Monographs*, **81**, 215–239.
- Wieczorek S., Todd C. (1998) Inhibition and facilitation of settlement of epifaunal marine invertebrate larvae by microbial biofilm cues. *Biofouling*, **12**, 81–118.
- Xu H., Zhang W., Jiang Y., Zhu M., Al-rasheid K.S.A. (2012a) An approach to analyzing influence of enumeration time periods on detecting ecological features of microperiphyton communities for marine bioassessment. *Ecological Indicators*, **18**, 50–57.
- Xu H., Zhang W., Jiang Y., Zhu M., Al-rasheid K.S.A. (2012b) Influence of sampling sufficiency on biodiversity analysis of microperiphyton communities for marine bioassessment. *Environmental Science and Pollution Research*, **19**, 540–549.
- Yund P.O., Gaines S.D., Bertness M.D. (1991) Cylindrical tube traps for larval sampling. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1167–1177.
- Zhang W., Xu H., Jiang Y., Zhu M., Al-rasheid K.S.A. (2013) Colonization dynamics of periphytic ciliate communities on an artificial substratum in coastal waters of the Yellow Sea, northern China. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, **93**, 57–68.



Appendix 1 Mean \pm SD of species collected from ceramic panels per cm² and per immersion period in the kelp bed system.

| Taxa/days | 1 | 2 | 4 | 6 | 8 | 14 |
|---|----------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Total bacteria | 321,999 \pm 22,465 | 1,073,394 \pm 135,687 | 1,604,776 \pm 178,477 | 1,576,764 \pm 63,843 | 1,622,957 \pm 69,453 | 1,629,893 \pm 52,141 |
| Viable bacteria | 250,466 \pm 30,417 | 1,020,978 \pm 159,957 | 1,395,716 \pm 94,766 | 1,429,546 \pm 69,924 | 1,498,037 \pm 94,654 | 1,484,771 \pm 96,785 |
| Diatoms | | | | | | |
| <i>Grammatophora</i> sp. | | 1520 \pm 634.0 | 1780 \pm 785.4 | 10,720 \pm 4006.4 | 16,120 \pm 5364.4 | 6920 \pm 2373.1 |
| <i>Bacillaria paxillifera</i> | 1540 \pm 492.9 | 2060 \pm 801.8 | 5380 \pm 2293.9 | 10,400 \pm 4671.7 | 9640 \pm 3157.5 | 2300 \pm 1737.8 |
| <i>Navicula</i> sp. 2 | 740 \pm 779.7 | | | | | |
| <i>Navicula</i> sp. 1 | | | 900 \pm 1558.8 | | 8120 \pm 3524.9 | 25,180 \pm 3026.0 |
| Diatom 1 | 280 \pm 277.4 | 640 \pm 634.8 | 1840 \pm 439.3 | | 580 \pm 538.1 | 820 \pm 630.0 |
| <i>Diploëis</i> sp. | | 40 \pm 89.4 | 300 \pm 223.6 | | 270 \pm 235.7 | |
| <i>Cocconeis</i> sp. | | 40 \pm 89.4 | | | | |
| Diatoma sp | | 120 \pm 268.3 | 2480 \pm 1325.5 | 4700 \pm 1931.3 | 5720 \pm 1010.7 | 13,240 \pm 8414.4 |
| <i>Thalasionema</i> sp. | 640 \pm 502.9 | | | | | 560 \pm 779.7 |
| <i>Neurosigma</i> sp. | | 100 \pm 100 | 100 \pm 100 | 260 \pm 89.4 | 120 \pm 116.6 | 280 \pm 83.6 |
| <i>Lyrella</i> sp. | | | | | 120 \pm 116.6 | 400 \pm 316.2 |
| <i>Nitchia</i> sp. | | 60 \pm 134.1 | | | | |
| <i>Neidium</i> sp. | | | | | | |
| Protozoans | | | 660 \pm 466.9 | | | |
| Autotrophic flagellates | 128 \pm 126.9 | 152 \pm 155.9 | 300 \pm 131.9 | 140 \pm 101.9 | 236 \pm 120.2 | 440 \pm 172.6 |
| Heterotrophic flagellates | 20 \pm 24.4 | 28 \pm 43.8 | 124 \pm 118.6 | 52 \pm 55.8 | 96 \pm 85.2 | 76 \pm 138.8 |
| Ciliates | 72 \pm 130.0 | 32 \pm 46.0 | 12 \pm 26.8 | 168 \pm 113.6 | 180 \pm 109.5 | 128 \pm 94.4 |
| Amoebas | | 20 \pm 28.2 | | 180 \pm 63.2 | 24 \pm 32 | 60 \pm 63.2 |
| <i>Discobis</i> sp. (Sarcodine) | 24 \pm 26.0 | 20 \pm 34.6 | | | 108 \pm 94.3 | 176 \pm 131.4 |
| <i>Textularia agglutinans</i> (Sarcodine) | 20 \pm 44.7 | 8 \pm 10.9 | | 88 \pm 102.5 | 128 \pm 111.4 | |
| Small-eukaryotes | | | | | | |
| Harpacticoida | 1.2 \pm 1.0 | | 1.2 \pm 1.3 | 0.4 \pm 0.8 | 7.6 \pm 7.7 | 1.8 \pm 1.7 |
| <i>Aora typica</i> | | | 0.2 \pm 0.4 | 0.6 \pm 1.3 | 0.6 \pm 0.8 | |
| Serolidae 1 | | | | | 0.8 \pm 1.1 | 6 \pm 8.9 |
| Serolidae 2 | 1 \pm 2.2 | 1.4 \pm 2.1 | 1.6 \pm 0.8 | 4.2 \pm 4.2 | 5 \pm 4.3 | 3.8 \pm 5.3 |
| Cilindroberididae | | 0.2 \pm 0.4 | 1 \pm 2.2 | 1 \pm 2.2 | 2.2 \pm 3.1 | 1.2 \pm 2.6 |
| Nematod | | 0.2 \pm 0.4 | 0.8 \pm 1.3 | 0.8 \pm 1.7 | 5.2 \pm 3.7 | 0.8 \pm 1.3 |
| Gastropods post-larvae | 0.2 \pm 0.4 | 1 \pm 1.7 | | 1.4 \pm 1.1 | | 0.2 \pm 0.4 |
| Sea urchin post-larvae | 0.2 \pm 0.4 | 0.4 \pm 0.8 | | | | |

Appendix 2 Mean \pm SD of species collected from ceramic panels per cm² and per immersion period in the barren ground system.

| Taxa/days | 1 | 2 | 4 | 6 | 8 | 14 |
|---|----------------------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|
| Total bacteria | 376,074 \pm 68,884 | 897,370 \pm 180,484 | 1,168,031 \pm 86,062 | 1,249,963 \pm 129,316 | 1,234,053 \pm 141,224 | 1,306,787 \pm 50,595 |
| Viable bacteria | 360,647 \pm 40,906 | 790,735 \pm 180,961 | 1,009,508 \pm 140,872 | 1,146,727 \pm 186,075 | 1,155,099 \pm 175,700 | 1,200,340 \pm 86,351 |
| Diatoms | | | | | | |
| <i>Grammatophora</i> sp. | | 1160 \pm 712.7 | 1980 \pm 878.6 | 8740 \pm 2660.4 | 940 \pm 971 | 3900 \pm 1571.6 |
| <i>Bechiliana paxillifera</i> | 1820 \pm 589 | 800 \pm 796.8 | 3040 \pm 983.8 | 2240 \pm 973.6 | 8740 \pm 2660.4 | 11,500 \pm 3196.8 |
| <i>Navicula</i> sp. 2 | 940 \pm 1008.9 | | | 270 \pm 373.4 | 2980 \pm 1138.8 | 7440 \pm 2861.4 |
| <i>Navicula</i> sp. 1 | 300 \pm 670.8 | 2180 \pm 1089.4 | 1040 \pm 750.3 | 1840 \pm 2528.4 | 3040 \pm 1188.6 | |
| Diatom 1 | | | | | 6580 \pm 1860.6 | 8940 \pm 2843 |
| <i>Diploneis</i> sp. | 560 \pm 433.5 | | 80 \pm 130.3 | | 150 \pm 141.4 | 380 \pm 356.3 |
| <i>Cocconeis</i> sp. | | 220 \pm 349.2 | | | 80 \pm 178.8 | 200 \pm 447.2 |
| <i>Diatoma</i> sp. | | 120 \pm 216.7 | 20 \pm 44.7 | | 3460 \pm 2474.4 | 1360 \pm 1176 |
| <i>Pleurosigma</i> sp. | | 200 \pm 122.4 | 100 \pm 141.4 | | | 60 \pm 89.4 |
| <i>Nitzschia</i> sp. | | 340 \pm 397.4 | 140 \pm 260.7 | | 960 \pm 861.9 | 880 \pm 571.8 |
| <i>Neidium</i> sp. | | | | | | |
| Protozoans | | | | | | |
| Autotrophic flagellates | 136 \pm 158.9 | 1120 \pm 496.9 | 2260 \pm 1379.4 | | | 204 \pm 101.3 |
| Heterotrophic flagellates | | 156 \pm 111.7 | 168 \pm 102.5 | 184 \pm 66.9 | 160 \pm 66.3 | |
| Ciliates | 12 \pm 26.8 | 88 \pm 98.5 | 44 \pm 60.6 | 80 \pm 61.6 | 104 \pm 58.9 | |
| Amoebas | 20 \pm 44.7 | 28 \pm 38.9 | 32 \pm 71.5 | 120 \pm 81.2 | 164 \pm 51.7 | 140 \pm 114.8 |
| <i>Discorbis</i> sp. (Sarcodine) | 8 \pm 17.8 | 44 \pm 43.3 | 80 \pm 64.8 | 36 \pm 38.4 | 104 \pm 104.3 | 128 \pm 80.7 |
| <i>Textularia agglutinans</i> (Sarcodine) | | 16 \pm 26.0 | 36 \pm 53.6 | 28 \pm 33.4 | 76 \pm 85.3 | 140 \pm 100 |
| Small-eukaryotes | | | | 36 \pm 49.7 | 40 \pm 56.5 | 88 \pm 54.0 |
| Harpacticoida | 0.4 \pm 0.5 | 0.4 \pm 0.8 | 0.4 \pm 0.8 | 3 \pm 4.4 | 4.6 \pm 6.3 | 7.2 \pm 16.0 |
| <i>Aora typica</i> | | 0.2 \pm 0.4 | 0.8 \pm 1.3 | 1.2 \pm 2.6 | 1.2 \pm 2.6 | 1.2 \pm 2.6 |
| Serolidae 1 | | | | | | 5.4 \pm 4.4 |
| Serolidae 2 | | | 1 \pm 1.7 | | | |
| Cilindroleberididae | | | | 1.2 \pm 1.6 | | |
| Gastropods post-larvae | 0.2 \pm 0.4 | | | 1 \pm 2.2 | | 1 \pm 2.2 |
| Sea urchin post-larvae | 0.8 \pm 1.3 | | | | | 0.4 \pm 0.8 |
| Copepods | | | | | 3.6 \pm 4.9 | 1 \pm 2.2 |

3.2 Publicación 2:

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 472 (2015) 180–188



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jembe



Successional patterns of hard-bottom macrobenthic communities at kelp bed (*Lessonia trabeculata*) and barren ground sublittoral systems



Roberto A. Uribe^{a,b,*}, Marco Ortiz^{a,c}, Erasmo C. Macaya^e, Aldo S. Pacheco^{c,d}

^a Laboratorio de Modelamiento de Sistemas Ecológicos Complejos-LAMSEC, Instituto Antofagasta, Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile

^b Programa de Doctorado en Ciencias Aplicadas Mención Sistemas Marinos Costeros, Universidad de Antofagasta, Av. Angamos 601, P.O. Box 170, Antofagasta, Chile

^c Instituto de Ciencias Naturales Alexander von Humboldt, Universidad de Antofagasta, P.O. Box 170, Antofagasta, Chile

^d CENSOR laboratory, Climate Change Ecology Group, Av. Jaime Guzmán, 02800 Antofagasta, Chile

^e Laboratorio de Estudios Algales ALGALAB, Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 March 2015

Received in revised form 20 July 2015

Accepted 2 August 2015

Available online xxx

Keywords:

Artificial substratum

Colonisation

Hard-bottom habitat

Lessonia trabeculata

Sublittoral

Humboldt Current System

ABSTRACT

Although kelp beds and barren grounds are conspicuous ecological systems in temperate coastal regions, little is known about how these systems develop throughout succession; neither their trajectories nor their putative seral stages are presently well documented or understood. Herein, we present the results of a field study in northern Chile aimed to investigate the succession development of macrobenthic communities dominated by kelp *Lessonia trabeculata* and by crustose coralline algae (barren ground). At both sublittoral habitats, ceramic plates were deployed and the process of colonisation was then followed for 14 months with the aim of describing and comparing the successional patterns of the benthic community. At both ecological systems, taxonomic richness, density and percentage of cover increased throughout time, although fewer species colonised the artificial substrate at the barren ground. Many species were common colonisers at both ecological systems; however, the structure diverged as different species were added to each colonising community. Our results suggest that the succession in kelp beds and barren grounds was habitat and community-specific following an early to advance sequence of development.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Succession of communities is the gradual change of species composition and abundance throughout time. The process is better perceived after the occurrence of disturbance that has removed biomass and/or created vacant habitats (Connell and Slatyer, 1977), where the interaction between different colonisers modifies and builds their own immediate physical environment (Odum, 1969; Levins and Lewontin, 1985; Dijkstra et al., 2012). Understanding the development of communities throughout succession has received a renewed interest nowadays because the effects of disturbances may have synergistic effects with the consequences of climate change and the current loss of biodiversity (Maggi et al., 2011; Prach and Walker, 2011). Thus, it is important to generate current knowledge on how communities develop via ecological succession.

Coastal marine communities are destabilised by non-linear combinations of the effects of environmental factors, biological interactions, natural disturbance and fisheries-induced cascade effects (Sutherland, 1974; Knowlton, 2004). The temporal and spatial dynamics of kelp-beds and barren-ground ecological systems are strongly influenced by disturbances which there is a copious background (e.g., Leinaas and

Christie, 1996; Steneck et al., 2002); however, little is known about how succession proceeds e.g. a clear identification of the sequences of seral stages (Foster, 1975; Gagnon et al., 2003; Perreault et al., 2014). In shallow hard-bottom habitats, kelp beds formed by brown macroalgae (mainly species of the order Laminariales) construct continuous and/or patchy forests that dominate temperate coastal regions (Steneck et al., 2002; Bolton, 2010). Kelp beds are very important because they provide habitat complexity, food resources and shelter, thus harbouring high levels of biodiversity compared with their barren ground counterparts (Dayton, 1985; Graham, 2004; Villegas et al., 2008). In contrast, barren grounds appear to flourish when kelp beds decay (Steneck et al., 2002; Flukes et al., 2012) and are principally dominated by crustose coralline algae and sea urchin species (Chapman, 1981).

Most previous research attention has focused on understanding the biological and environmental factors driving the switch from kelp beds to barren grounds and vice versa (Leinaas and Christie, 1996; Scheibling et al., 1999; Vázquez et al., 2006; Konar et al., 2014), with several studies addressing the variability induced by the effects of changes of a few but dominant species (e.g., macroalgae, sea urchin) (Scheibling et al., 1999; Vázquez et al., 2006; Flukes et al., 2012). However, the ecological role of other less conspicuous species in the kelp forest-barren ground dynamics is less understood. The establishment of invertebrate's communities in kelp beds and barren grounds is driven by species interactions;

* Corresponding author.

E-mail address: uribealzamora@gmail.com (R.A. Uribe).

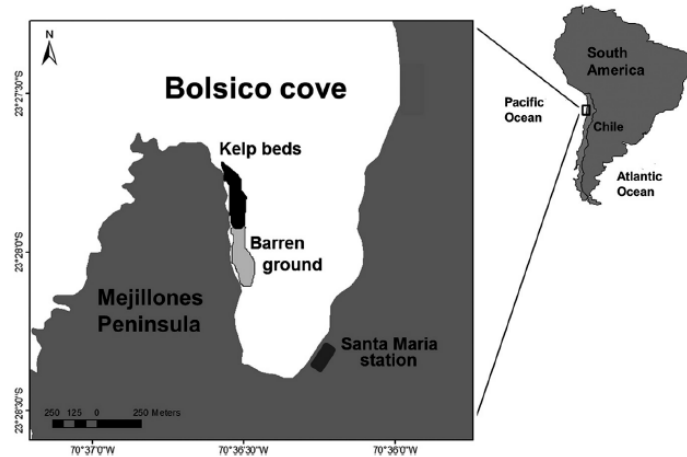


Fig. 1. Map of the study site showing the location of the kelp bed (black patch) and the barren ground (grey patch) in northern Chile.

nevertheless, without knowing the complete pool of species, it may be possible to infer about the patterns of development but not completely describe them empirically. In this sense, successional experiments constitute an excellent way to examine the variability of species abundance because this allows the description of specific colonising communities over space and time.

Ecological succession has been broadly studied in both inter- and subtidal hard-bottom habitats (e.g., Foster, 1975; Berlow, 1997; Underwood and Chapman, 2006; Maggi et al., 2009), and these studies have provided sound knowledge of key ecological processes such as those underlying the responses of species and communities to disturbances, as well as the form and pattern of these responses (Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1996); recovery (Railkin, 1998); and species

interaction during colonisation (Aguilera and Navarrete, 2012). These ecological processes also have been studied at different levels of intensity and magnitude of disturbance (Valdivia et al., 2005). However, the vast majority of these previous studies report findings on the dynamics of the most conspicuous sessile species (i.e., the main users of the primary substratum) (Foster et al., 2003; Maggi et al., 2009; Pacheco et al., 2011) and of a few selected consumers (Anderson and Underwood, 1994).

Only recently successional studies have incorporated the patterns of the small-sized, mobile species together with the dominant space occupiers (e.g., Antoniadou et al., 2011). Research on the succession patterns of mobile species on hard-bottom habitats has been conducted to examine colonisation on secondary substratum, e.g., artificial filamentous

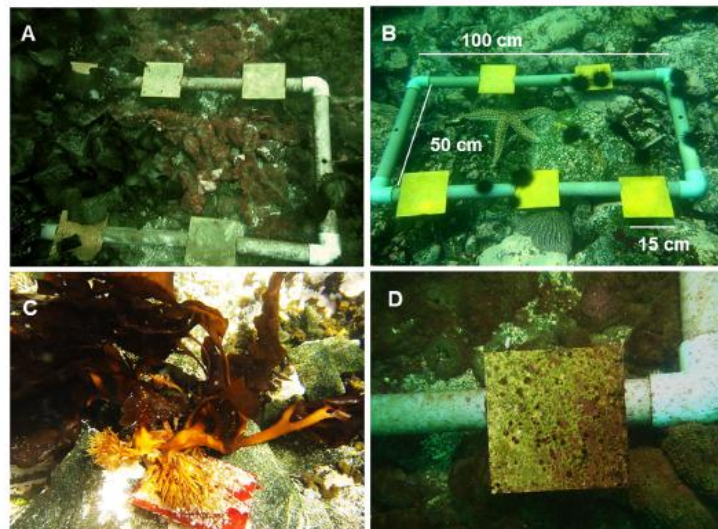


Fig. 2. Experimental set-up, ceramic plates fixed in PVC frames in the (A) kelp bed and (B) barren ground during the experiment onset. (C) Dominance of juvenile and adult sporophytes of *Lesosonia trabeculata* in the kelp bed and (D) dominance of crustose algae in the barren ground at the end of the succession experiment.

habitat (Underwood and Chapman, 2006), kelp holdfasts (Anderson et al., 2005), and mussel beds (Valdivia et al., 2014). Collectively, those studies report striking patterns of succession for small-mobile fauna and highlight the importance of incorporating those biotic components in attempts to understand the development of the systems through succession.

In this study, we hypothesised that the trajectories followed by community succession will be different between kelp beds and barren grounds as a consequence of the interspecific variation between mobile and sessile biota between these habitats throughout time. To test this hypothesis, we simultaneously studied succession on artificial substrata installed in both kelp-bed and barren-ground ecological systems in an upwelling zone at northern Chile.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The experiment was carried out in two adjacent habitats: a *Lessonia trabeculata* subtidal kelp bed and a barren ground at Bolsico Cove (Mejillones Peninsula, northern Chile 23°28' S; 70°36' W), at 10–12 m depth (Fig. 1). The topography was similar in both systems. It consisted

of boulders and large rocks on an ~45° slope (see details in Uribe et al., 2014). In the kelp bed, only *L. trabeculata* formed the canopy; the understory algae community was composed of small filamentous red algae such as *Antithamnionella ternifolia*, *Griffithsia chilensis* and bladed Rhodomeniales, the filamentous green alga *Cladophora herpestica* and small blades of *Ulva* sp. The barren ground was characterised by the absence of a macroalgal canopy, and rocky surfaces were covered with the encrusting coralline *Lithophyllum* spp. and small patches of green fleshy encrusting algae. Starfish species and large aggregations of the black sea urchin *Tetrapygus niger* were conspicuous components of the barren grounds. Fish such as damselfish (*Chromis crasma*), Chilean sandperch (*Pinguipes chilensis*), Peruvian rock seabass (*Paralabrax humeralis*), Peruvian morwong (*Cheilodactylus variegatus*), kyphosids (*Graus nigra* and *Girella laevis*), combtooth blenny (*Scartichthys viridis*) and fine flounder (*Paralichthys adspersus*) were commonly observed in both systems. Horsefish (*Congiopus peruvianus*) and the labrisomid blenny (*Auchenionchus variolosus*) were present only in kelp beds and barren grounds, respectively.

2.2. Experimental design and sampling strategy

An in situ colonisation experiment was conducted from February 2013 to March 2014 during the austral summer. The experimental design was as follows: 13 PVC frames (100 × 50 cm) were fixed to the rocky bottom in both ecological systems. In each frame, five ceramic plates (15 × 15 cm), which served as a settlement substrate, were installed keeping a 10 cm separation among the plates. Each PVC frame was deployed on open surfaces and between boulders in both systems that provided a horizontal plane for the experimental devices (Fig. 2A, B). Five additional frames with their respective plates were installed to cover possible losses. A total of 90 plates were deployed on 18 PVC frames installed in each system. Every month (except the third month since sampling could not be done due to logistical constraints), five plates (replicates) were randomly collected by two semi-autonomous (Hooka) divers from each ecological system. Each ceramic plate was carefully and quickly placed in individual and labelled plastic bags (trying to avoid as much as possible any losses of mobile organisms), and transported on board. Plates were deposited in a cooler at

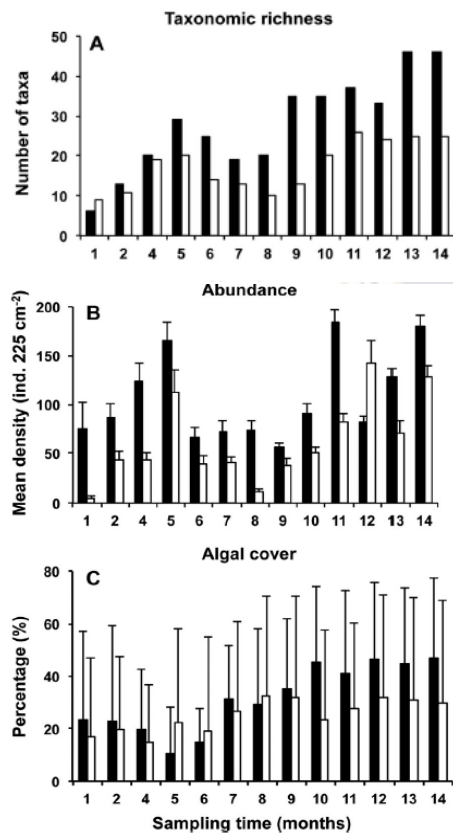


Fig. 3. (A) Taxonomic richness, (B) total density of invertebrates, and (C) percentage of cover of macroalgal; (n = 5 replicates plots averaged over 14 sampling times; error bars are standard deviation). Kelp beds (filled bars) and barren ground (open bars).

Table 1

Results of two-way crossed PERMANOVA univariate (i.e., taxonomic richness, density and cover) and multivariate (i.e., community structure) based in 9999 permutations. df = degree of freedom, SS = sum of squares, MS = mean squares.

| Taxonomic richness | Df | SS | MS | Pseudo-F | P (perm) |
|----------------------------|-----|----------|----------|----------|----------|
| Source | | | | | |
| Ecological system | 1 | 301.57 | 301.57 | 43.367 | 0.0001 |
| Sampling time | 12 | 2138.9 | 178.24 | 25.632 | 0.0001 |
| Ecol. sys. × Sampling time | 12 | 23723 | 19.769 | 2.8429 | 0.0001 |
| Residual | 104 | 723.2 | 6.9538 | | |
| Density | | | | | |
| Source | | | | | |
| Ecological system | 1 | 62437 | 62437 | 33.291 | 0.0001 |
| Sampling time | 12 | 1.8984E5 | 15820 | 8.4351 | 0.0001 |
| Ecol. sys. × Sampling time | 12 | 45615 | 3801.3 | 2.0268 | 0.0001 |
| Residual | 104 | 1.9505E5 | 1875.5 | | |
| Cover | | | | | |
| Source | | | | | |
| Ecological system | 1 | 9.161E5 | 1.0003E5 | 129.1 | 0.0001 |
| Sampling time | 12 | 1.2004E6 | 9.161E5 | 1182.3 | 0.0001 |
| Ecol. sys. × Sampling time | 12 | 8.1668E5 | 68,057 | 87.833 | 0.0001 |
| Residual | 104 | 80,583 | 774.84 | | |
| Community structure | | | | | |
| Source | | | | | |
| Ecological system | 1 | 11858 | 11858 | 9.0563 | 0.0001 |
| Sampling Time | 12 | 1.3311E5 | 11092 | 8.4716 | 0.0001 |
| Ecol. sys. × Sampling time | 12 | 69574 | 5797.8 | 4.4281 | 0.0001 |
| Residual | 104 | 1.17E5 | 1309.3 | | |

~4 °C and transported immediately to the laboratory for sorting. At the laboratory, plates were placed on individual trays filled with sea water and photographed to estimate the percent of cover. All mobile organisms were removed from each plate using fresh water and placed in each tray. The water in the trays was previously filtered using a mesh bag (1 mm). The retained organisms were placed in Petri dishes and examined under a stereoscope (Ivens microscope E200). Algal species were also examined under a microscope (Nikon Eclipse SE2200). All invertebrates were identified to the lowest taxonomic level and counted, including mobile and sessile biota. The percentage of cover of the algae on plates was assessed from photographs and estimated from 100 overlaid points using Coral Point Count software with Excel extensions 4.1 (Kohler and Gill, 2006). The quantification of the colonising biota was always performed within 24 h after sampling.

2.3. Environmental parameters

At both experimental sites, mean daily bottom water temperature (°C) values were obtained (every hour) using a continuously registering data logger (TidBit, Onset) placed in the kelp bed and barren ground. Light intensity (lm m^{-2}) measurements were obtained (every hour) using a HOBO light data logger (Micro DAQ Ltd., USA). The loggers were fixed to a PVC frame with cable ties during the entire experiment.

2.4. Data analyses

Differences in taxonomic richness, density (total individuals per 225 cm^2) and percentage of cover during succession were tested with a two-way crossed PERMANOVA, considering the ecological system (kelp bed and barren ground) and sampling time (months) as fixed factors. PERMANOVA is robust if data are not normally distributed because this test is semiparametric and can be used to perform a univariate analysis when applied to a Euclidean distance matrix. The sums of squares and F-ratios are exactly the same as Fisher's univariate F-statistic in ANOVA, but the probability values are calculated using permutations (Anderson et al., 2008).

Non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) ordination plots were used to visualise the dissimilarity/similarity among both kelp beds and barren ground (i.e., total biota, fauna and flora) during the experimental time. The nMDS plots were built from Bray–Curtis distance similarity matrices with transformed data ($\log + 1$) species density and cover (i.e., to reduce the contribution of the most abundant species to the dissimilarity) (Clarke and Gorley, 2006). The BVSTEP analysis was performed to select the subset of species that would show the same variability in dissimilarity as the full data set for both ecological systems. This analysis uses a Spearman rank correlation to determine the minimum number of taxa that yields the highest correlation with the complete data set in a way similar to that found in redundancy analysis.

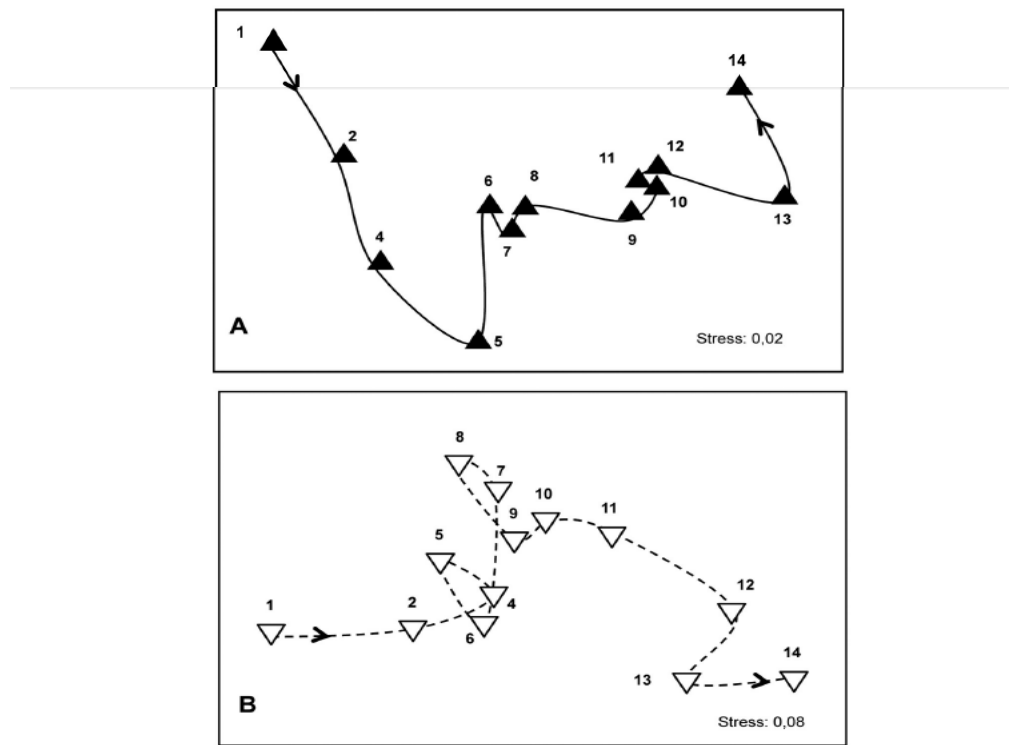


Fig. 4. nMDS plots of the community structure over sampling time (i.e. months), cover and density data at (A) kelp bed and (B) barren ground ecological systems.

A two-way crossed PERMANOVA (Anderson et al., 2008) was also used to evaluate significant differences in community structure within time intervals (14 months) during succession in each system (kelp beds and barren ground). Pairwise comparisons were used to detect the time intervals that produced the significant differences. A SIMPER analysis was used to identify the species responsible for the changes in dissimilarity between ecological systems throughout the successional period. This analysis indicated the contribution of each species to the average Bray–Curtis dissimilarity between groups of samples (i.e., months). Finally, differences in light intensity and temperature were evaluated using a non-parametric Mann–Whitney test and t-test, respectively. Both tests were performed using the STATISTICA software package. The PERMANOVA, nMDS, BVSTEP and SIMPER were conducted in PRIMER v6 + PERMANOVA software (Anderson et al., 2008).

3. Results

3.1. Successional patterns: taxonomic richness, density and percentage of cover

Sixty-nine invertebrates and 16 macroalgal taxa were registered during the experiment in the kelp bed, while 57 invertebrates and ten macroalgae colonised plates installed on the barren ground. The taxonomic richness in both systems followed a similar pattern of change throughout time; steady increments in the number of taxa until the fifth month, followed by a decrease in numbers in the eighth month, and, subsequently, progressive increments until the end of the experiment (Fig. 3A). PERMANOVA detected significant differences between the ecological systems (Table 1). The total density during succession also followed a similar pattern to that of the taxonomic richness; a peak in the fifth month followed by a decline during the eighth and ninth months and then increments (with the exception of between 11 and 12 months) at the end of the experiment (Fig. 3B). Significant

differences between the kelp and barren systems were detected by the PERMANOVA (Table 1). The percentage cover of the sessile species in the kelp bed started with a notable colonisation of algal species covering approximately 25% of the plate surfaces but decreasing until the fifth month of exposure. After the sixth month, the percentage cover increased up to approximately 45% and remained similar until the end of the experiment (Fig. 3C). In contrast, the percentage of cover on the barren ground at the beginning of the experiment oscillated around a value of 20%, then increased up to approximately 30% and continued to oscillate around this value until the end of the experiment (Fig. 3C). PERMANOVA showed significant differences between the systems (Table 1).

3.2. Changes in community structure during succession

In terms of changes in community structure during succession, the nMDS ordination plots showed a common pattern for both ecological systems; progressive increments in dissimilarity throughout time, suggesting consecutive changes across the early, middle and late successional states (Fig. 4). This pattern of dissimilarity was quite clear in the kelp bed, where communities from the first to the fifth month represented the early state, the communities at six to eight months and nine to twelve months constituted the two middle states, and the last two sampling months represented the late state of succession (Fig. 4A). On the barren ground, the early state was represented by the first and second months, the communities at the fourth, fifth and sixth months and from the seventh to the eleventh month representing the middle state, and, finally a late state consisting of gradual decreasing in dissimilarity from the twelfth to the final sampling month (Fig. 4B). PERMANOVA indicated that the development of community structure showed significant differences between the kelp beds and the barren ground (Table 1).

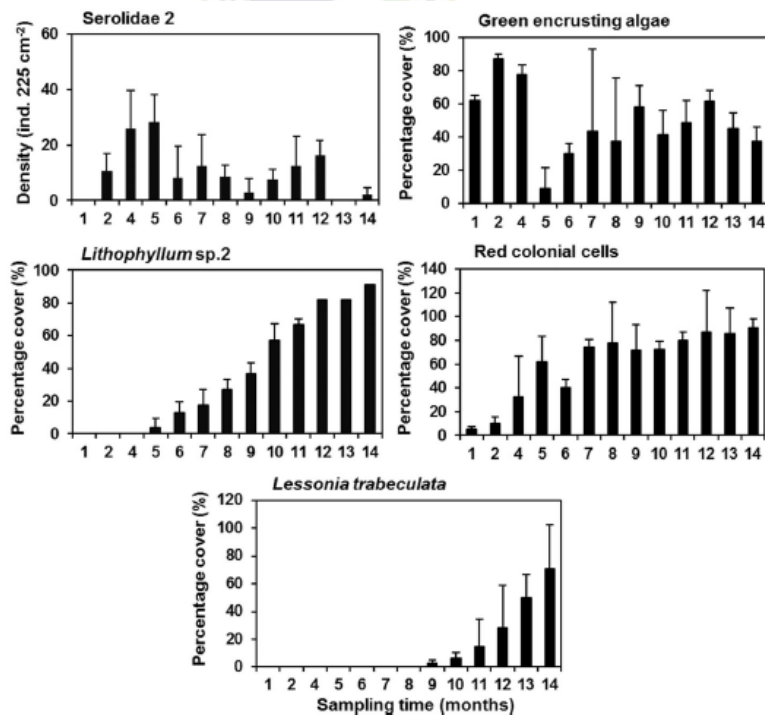


Fig. 5. Sub-set of species (mean density and mean cover, error bars are standard deviation) selected by the BVSTEP routine explaining the successional patterns at kelp bed.

For both ecological systems, the BVSTEP routine selected a subset of species that explained the pattern of variability during community succession. The analysis of the temporal variability of those species/taxa revealed three main patterns: (1) species with high abundances at the early states, then decreasing and remaining at low but oscillating abundances at the middle and late states of succession (e.g., in the kelp bed, the isopod Serolidae 2 and green encrusting algae; on the barren ground, the copepod *Oncaea media*, the green alga *Ulva* sp. 2 and Ectocarpaceae); (2) species showing steady increments from the early and middle states and reaching maximum abundance values at the late states of succession (e.g., in the kelp bed, *Lithophyllum* sp. 2, red alga crusts; on the barren ground, the sea urchin *T. niger*, *A. ternifolia*, and *Lithophyllum* sp. 2); and (3) species only appearing at high abundances at late states of succession (e.g., in the kelp bed, *L. trabeculata*; on the barren ground, ostracods (Sarsiellidae), red algae (*Rhodymenia*

corallina), amphipods (Dulichidae)). Figs. 5 and 6 shows the changes in density of the species/taxa selected by the BVSTEP routine in the kelp bed and on the barren ground respectively.

3.3. Species contributions to the dissimilarity between the kelp bed and the barren ground during succession

The SIMPER analysis indicated that the dissimilarity between communities over succession in the kelp bed and on the barren ground ranged from a minimum of 41.3% at the beginning of succession to a maximum of 69.7% dissimilarity during the later stages of the experiment (Table 2). The dissimilarity between the ecological systems progressively increased (except during the 10 and 11 months) throughout the experimental period as more species colonised the plates, thus contributing to the increments in dissimilarity between the communities colonising the

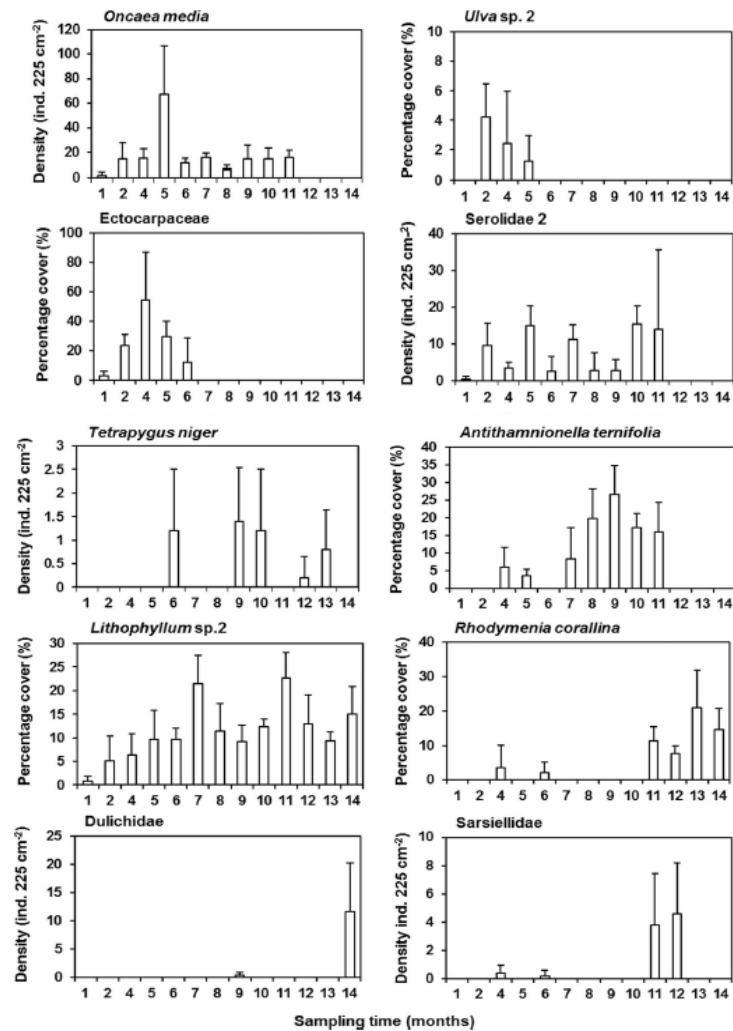


Fig. 6. Sub-set of species (mean density and mean cover, error bars are standard deviation) selected by the BVSTEP routine explaining the successional patterns at barren ground.

Table 2
Taxa contribution to 65% dissimilarity between kelp bed and barren ground ecological systems. The *** denotes mobile organisms. Values are percentages (%).

| Taxa/sampling time | 1 | 2 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|-----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Average dissimilarity | 41.3 | 46.7 | 47.8 | 51.5 | 51.5 | 51.2 | 56.6 | 57.0 | 50.2 | 48.0 | 56.1 | 69.7 | 60.9 |
| <i>Oncaea media</i> * | 36.9 | | | | | | | 3.3 | | | | | |
| <i>Romanchella</i> sp. | 23.1 | 12.7 | 4.8 | | | | 9.4 | 3.6 | 2.7 | 3.1 | 3.9 | 3.3 | |
| Ectocarpaceae | 11.3 | 14.6 | 11.1 | 6.9 | 5.3 | | | | | | | | |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> | | 10.9 | | | | | | | | | | | |
| <i>Lithophyllum</i> sp.1 | | 8.2 | 8.1 | 5.8 | 8.6 | 9.3 | 10.4 | 8.8 | 9.1 | 8.7 | 6.6 | 4.5 | 3.5 |
| <i>Ara typica</i> * | | 7.8 | 6.2 | | | | | | | | | | 2.5 |
| <i>Ulva</i> sp. 2 | | 7.1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Ulva</i> sp. 1 | | 6.5 | 6.6 | | 6.1 | | | 4.7 | 6.2 | | 5.5 | 4.2 | 4.1 |
| Red alga crusts | | | 8.6 | 10.8 | 12.1 | 7.6 | 6.8 | 5.2 | 5.4 | 3.4 | 4.4 | 3.6 | 3.5 |
| <i>Lithophyllum</i> sp.2 | | | 6.4 | 5.7 | | | | | 3.3 | | | 3.0 | 2.5 |
| <i>Ectocarpus</i> sp. | | | 6.3 | 3.6 | | | 9.1 | 5.5 | 6.3 | 6.4 | 6.3 | 6.4 | 3.8 |
| Serolidae 2* | | | 6.2 | | 5.0 | | | | | | 3.8 | 5.2 | |
| <i>Cladophora herpestica</i> | | | 4.9 | | 10.7 | 8.9 | 7.3 | 5.6 | | | 2.9 | 7.5 | 5.9 |
| Green encrusting algae | | | | 9.2 | | 8.0 | | | | | | | |
| <i>Rhodomenia corallina</i> | | | | 5.7 | 5.5 | 9.6 | 10.5 | 8.8 | 9.4 | 3.7 | 4.1 | | 2.4 |
| <i>Antithamionella ternifolia</i> | | | | 4.7 | 7.6 | 6.4 | | | 3.1 | | 5.7 | 4.7 | 5.0 |
| Serolidae 1* | | | | 4.3 | | | 8.7 | 3.7 | | 4.0 | | 2.9 | |
| Cylindroleberidae* | | | | 3.9 | | | | | | | | 2.7 | |
| Ostracoda 2* | | | | 3.7 | | | | | | | | | |
| Ostracoda 3* | | | | 3.6 | | | | | | 3.0 | | | |
| <i>Griffithsia chilensis</i> | | | | | 5.2 | 8.2 | 7.7 | 7.3 | 5.8 | 5.9 | 4.2 | 3.2 | 4.3 |
| Rhodomeniales | | | | | | | | 8.3 | 9.0 | 6.6 | 6.0 | 5.1 | 5.4 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | | | | | | | | | 4.1 | 3.4 | 4.1 | 5.6 | 5.9 |
| Sarsiliidae* | | | | | | | | | 3.0 | 5.8 | | 3.9 | 2.9 |
| <i>Muna</i> sp.* | | | | | | | | | | 3.0 | | | |
| Ostracoda 1* | | | | | | | | | | 2.8 | | | 3.9 |
| Yellow Harpacticoida* | | | | | | | | | | | 3.6 | | |
| <i>Desmarestia ligulata</i> | | | | | | | | | | | | 3.8 | 4.2 |
| <i>Linucula pisum</i> * | | | | | | | | | | | | 3.1 | |
| Cirripedia 1 | | | | | | | | | | | | 2.3 | |
| Dulichidae* | | | | | | | | | | | | | 3.3 |
| Annelida* | | | | | | | | | | | | | 2.9 |
| Nereidae* | | | | | | | | | | | | | 2.6 |
| No. specie/taxa | 3 | 7 | 10 | 12 | 9 | 8 | 8 | 11 | 12 | 15 | 13 | 17 | 18 |

kelp bed and the barren ground. These increments in dissimilarity were primarily driven by the addition of sessile species (e.g., *Romanchella* sp., *Lithophyllum* spp.) over time, with a minimum of two and a maximum of 14 taxa (mean 10.2 taxa). Indeed, sessile taxa such as *Lithophyllum* sp. 1 and red algal crusts contributed to the dissimilarity between ecological systems on nearly all sampling dates. The number of mobile species that contributed to the dissimilarity was higher at the later stages of the experiment (e.g., Harpacticoida, *Linucula pisum*, Annelida, Nereidae), but proportionally less in comparison to the sessile taxa. For example, during the early (1 month to 5 months) and the middle stages (6 to 10 months), a minimum of one and a maximum of four mobile species contributed to the dissimilarity. In contrast, at the late states (11 to 14 months), between two and 6 mobile taxa added to the dissimilarity (Table 2).

3.4. Environmental conditions

The bottom temperature ranged between 12.5–19.5 °C on the barren ground and 12.5–18.1 °C in the kelp bed, with mean values of 14.1 ± 0.7 °C and 13.7 ± 0.6 °C, respectively (Fig. 7A). The light intensity averaged 1227.7 ± 2126.4 lumens m^{-2} on the barren ground and 268.3 ± 584.7 lumens m^{-2} in the kelp bed, with the highest levels between 11:00 and 15:00 h (Fig. 7B). Statistically significant differences between the kelp and the barren systems were detected for temperature ($t = 1.64$; $p < 0.05$) and light intensity ($U = 154.5$; $df = 1$; $p < 0.05$).

4. Discussion

This study reveals that community succession in the kelp bed and the barren ground proceeded as a sequence of changes in community structure following early, middle and late sequences of successional stages which were assigned considering an average of 60% of similarity between sampling dates. In both ecological systems, taxonomic richness

increased over time, but fewer species colonised the plates on the barren ground. Although the communities were quite similar at the onset of the experiment, they diverged in structure as different species were added to the colonising community.

Similar successional studies using artificial substrates in temperate regions have demonstrated the dominance of sessile organisms at later stages of succession (e.g., bryozoans, sponges, algae) (Watson and Bames, 2004; Antoniadou et al., 2010; Pacheco et al., 2010, 2011). We observed that sessile organisms showed the highest contribution to the average of dissimilarity in the middle and later stages among kelp bed and barren ground during the experiment (e.g., *Lithophyllum* spp.). However, mobile species produced changes in dissimilarity between the ecological systems during early (e.g., the amphipod *O. media*), and adding more species with low contribution to the dissimilarity in later stages (e.g., the crabs *Muna* sp., the bivalve *L. pisum*, Annelida, Nereidae). Other studies suggested that in free space, small-mobile organisms such as amphipods rapidly colonise the substratum (Dean and Connell, 1987; Jacobi and Langevin, 1996; Valdivia et al., 2014). This colonisation type highlights the importance of mobile species, e.g., molluscs and polychaetes during succession as observed in sublittoral systems elsewhere (e.g., Antoniadou et al., 2010).

Our results also showed that different successional trajectories between kelp bed and barren ground are the response to the different populations of colonisers inhabiting each system. In this context, plates at the barren ground were covered by encrusting algae which provides a poor structured and homogeneous surface for colonisation, while the presence of erect colonising algae in the kelp bed was associated with the increase in the number of colonising species. Other studies have suggested that this variation in advanced stages could be associated with different physical (e.g., seasonal differences) and biological (e.g., dispersal, recruitment) factors (Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1996; Foster et al., 2003). However, our results suggest that later

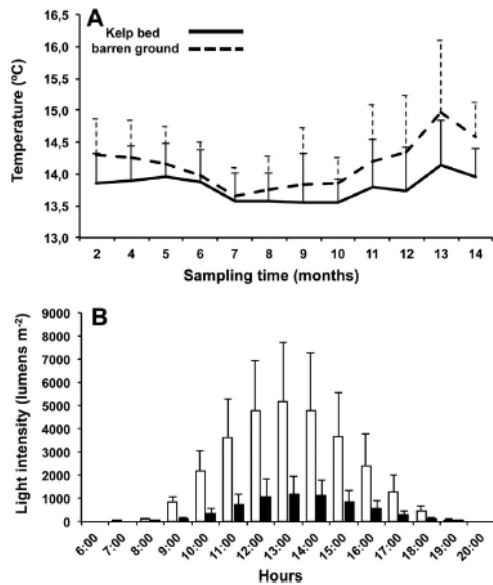


Fig. 7. (A) Temperature (average monthly and standard deviation) and (B) light intensity (average and standard deviation per hour) during all study. The continuous line (A) and black bars (B) corresponding to the kelp bed, the dotted line (A) and white bars (B) corresponding to the barren ground.

communities are a consequence of specific variation during early and middle colonisation, mediated by habitat complexity (Maggi et al., 2009).

Studies in hard-bottom habitats have shown that mobile organisms increase as more habitat complexity is produced by the development of sessile biota, e.g., overstory, understory macroalgae and sessile invertebrates (Dean and Connell, 1987; Antoniadou et al., 2010; Valdivia et al., 2014; Torres et al., 2015). This latter pattern may be due to the presence of habitat-forming species (kelp beds in this experiment) influencing the variability of the densities of mobile and sessile invertebrate species (e.g., small crustaceans, amphipods, polychaetes, small molluscs) during succession (Maggi et al., 2009). We predicted a decrease in mobile species on the barren ground; however, despite the low presence of habitat-forming species in this system, the density and taxonomic richness increased at the end of the experiment. Algal morphology appears to play an important role in the increase in density of small mobile organisms on the plates by providing refuge and food, thus establishing the differences between the two ecological systems (e.g., Christie et al., 2007; Hauser et al., 2006).

In contrast to the barren ground system, the kelp bed offered suitable physical conditions for transport and retention of propagules, explained by the reduction in the velocity of the currents (Rosman et al., 2007) and enhancing recirculation within the kelp bed (Graham, 2003). These processes may promote the recruitment of species (Graham, 2004; Parnell, 2015), that prefer nutrient-rich, less illuminated and cooler waters in the kelp bed. A recent experiment in our study area has also reported differences in environmental factors between kelp beds and barren grounds (e.g., illumination, temperature) (Uribe et al., 2014). However, the kelp canopy may also inhibit the colonisation of understory algae via shading (Reed and Foster, 1984; Connell, 2005) and whiplash effect (Santelices, 1990; Morrow and Carpenter, 2008). In Chile, Murua et al. (2013) reported a wide tolerance to temperature and

to spore irradiation in the first stages of *L. trabeculata* in laboratory experiments. In this context, the low temperature and lower light intensity in the kelp bed compared with the barren ground would be one of the principal environmental drivers of the rapid growth of juvenile plants of *L. trabeculata* and understory taxa recruited on the experimental plates, e.g., *A. ternifolia*, *C. herpestica*, and *R. corallina*. Although these species only covered approximately 30% (on average) of the plates, they were important in influencing the dissimilarity detected, as were the mobile biota observed during the process of succession.

Our findings show that kelp bed and barren ground macrobenthic communities followed different successional pathways, which is similar to the description of the successional development of micro-periphyton communities at these systems (Uribe et al., 2014). This result adds further support to the conclusions drawn by Ortiz (2008) suggesting that kelp beds and barren grounds are essentially different systems. Unlike many previous studies that focus only on the patterns of change of sessile and dominant species (Anderson and Underwood, 1994; Foster et al., 2003; Maggi et al., 2009; Pacheco et al., 2011), we highlight the importance of including both mobile and sessile species into the experimental analysis of the succession which allowed us to show how these two systems diverge in structure throughout time.

Acknowledgements

We appreciate the help of A. Ramírez, J. Rassa, M. Cerda, J. Bravo, E. Nahualhuen, P. Coronado, R. Torres, E. Montañares and the facilities provided by Santa María S.A. during field work. M. Malebrán provided taxonomic support. M. Rojo gently provided light and temperature loggers. Comments by two anonymous reviewers help us to improve an early version of this manuscript. R. A. Uribe was supported by grant MECESUP/MECE ANT0711. Partial support was provided by a FONDECYT fund No. 11110030 granted to A.S. Pacheco. [SW]

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.002>.

References

- Aguilera, M., Navarrete, S., 2012. Functional identity and functional structure change through succession in a rocky intertidal marine herbivore assemblage. *Ecology* 93 (1), 75–89.
- Anderson, M., Underwood, A., 1994. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 184, 217–236.
- Anderson, M., Millar, M., Blom, W., Diebel, C., 2005. Nonlinear multivariate models of successional change in community structure using the von Bertalanffy curve. *Oecologia* 146, 279–286.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Antoniadou, C., Voulsiadou, E., Chintiroglou, C., 2010. Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 382, 145–153.
- Antoniadou, C., Voulsiadou, E., Chintiroglou, C., 2011. Seasonal patterns of colonization and early succession on sublittoral rocky cliffs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 403, 21–30.
- Benedetti-Cecchi, L., Cinelli, F., 1996. Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135, 145–161.
- Berlow, E., 1997. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 67 (4), 435–460.
- Bolton, J., 2010. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgol. Mar. Res.* 64, 263–279.
- Chapman, A., 1981. Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margarets Bay, eastern Canada. *Mar. Biol.* 62, 307–311.
- Christie, H., Jørgensen, N.M., Norderhaug, K.M., 2007. Bushy or smooth, high or low: importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. *J. Sea Res.* 58, 198–208.
- Clarke, K., Gorley, R., 2006. Primer v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Connell, S., 2005. Assembly and maintenance of subtidal habitat heterogeneity: synergistic effects of light penetration and sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289, 53–61.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111, 1119–1144.
- Dayton, P., 1985. Ecology of kelp communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16, 215–245.

- Dean, R., Connell, J., 1987. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109, 249–273.
- Dijkstra, J., Boudreau, J., Dionne, M., 2012. Species-specific mediation of temperature and community interaction by multiple foundation species. *Oikos* 121, 646–654.
- Flukes, E., Johnson, C., Ling, S., 2012. Forming sea urchin barrens from the inside out: an alternative pattern of overgrazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 464, 179–194.
- Foster, M., 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.* 32, 313–329.
- Foster, M., Nigg, E., Kiguchi, L., Hardin, D., Pearse, J., 2003. Temporal variation and succession in an algal-dominated high intertidal assemblage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 289, 15–39.
- Gagnon, P., Himmelman, J., Johnson, L., 2003. Algal colonization in urchin barrens: defense by association during recruitment of the brown alga *Agarum cribrosum*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 290, 179–196.
- Graham, M., 2003. Coupling propagule output to supply at the edge and interior of a giant kelp forest. *Ecology* 84, 1250–1264.
- Graham, M., 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* 7, 341–357.
- Hauser, A., Attrill, M.J., Cotton, P.A., 2006. Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 325, 93–100.
- Jacobi, C., Langevin, R., 1996. Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile fauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206, 39–54.
- Knowlton, N., 2004. Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 60, 387–396.
- Kohler, K., Gill, S., 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): a visual basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput. Geosci.* 32, 1259–1269.
- Konar, B., Edwards, M., Estes, J., 2014. Biological interactions maintain the boundaries between kelp forests and urchin barrens in the Aleutian Archipelago. *Hydrobiologia* 724, 91–107.
- Leinaas, P., Christie, H., 1996. Effects of removing sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*): stability of the barren state and succession of kelp forest recovery in the east Atlantic. *Oecologia* 105, 524–536.
- Levins, R., Lewontin, R., 1985. *The dialectical biologist*. Harvard University Press, United States of America.
- Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Benedetti-Cecchi, L., 2009. Effects of changes in number, identity and abundance of habitat-forming species on assemblages of rocky seashores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 381, 39–49.
- Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Benedetti-Cecchi, L., 2011. Connell and Slatyer's models of succession in the biodiversity era. *Ecology* 92 (7), 1399–1406.
- Morrow, K., Carpenter, R., 2008. Shallow kelp canopies mediate macroalgal composition: effects on the distribution and abundance of *Corynactis californica* (Corallimorpharia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361, 119–127.
- Muraa, P., Westenmeier, R., Patino, D., Mueller, D., 2013. Culture studies on early development of *Lessonia trabeculata* (Phaeophyceae, Laminariales): seasonality and acclimation to light and temperature. *Phycol. Res.* 61, 145–153.
- Odum, E., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164 (3877), 262–270.
- Ortiz, M., 2008. Mass balanced and dynamic simulations of trophic models of kelp ecosystems near the Mejillones Peninsula of northern Chile (SE Pacific): comparative network structure and assessment of harvest strategies. *Ecol. Model.* 216, 31–46.
- Pacheco, A.S., Laudien, J., Thiel, M., Heilmayer, O., Oliva, M., 2010. Hard-bottom succession of subtidal epibenthic communities colonizing hidden and exposed surfaces off northern Chile. *Sci. Mar.* 74, 147–154.
- Pacheco, A.S., Laudien, J., Thiel, M., Oliva, M., Heilmayer, O., 2011. Succession and seasonal onset of colonization in subtidal hard-bottom communities off northern Chile. *Mar. Ecol.* 32, 75–87.
- Parnell, P.E., 2015. The effects of seascape pattern on algal patch structure, sea urchin barrens, and ecological processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 465, 64–76.
- Perreault, M., Borgeaud, I., Gaymer, C., 2014. Impact of grazing by the sea urchin *Tetrapygus niger* on the kelp *Lessonia trabeculata* in northern Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 453, 22–27.
- Prach, K., Walker, L.R., 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends Ecol. Evol.* 26 (3), 119–123.
- Raïkin, A., 1998. The pattern of recovery of disturbed microbial communities inhabiting hard substrates. *Hydrobiologia* 385, 47–57.
- Reed, D., Foster, M., 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology* 65 (3), 937–948.
- Rosman, J., Koseff, J., Monismith, S., Grover, J., 2007. A field investigation into the effects of a kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) on coastal hydrodynamics and transport. *J. Geophys. Res.* 112. <http://dx.doi.org/10.1029/2005JC003430>.
- Santelices, B., 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* 192, 35–57.
- Scheibling, R., Hennigar, A., Balch, T., 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 2300–2314.
- Steneck, R., Graham, M., Bourque, B., Gorbett, D., Eerlandson, J., Estes, J., Tegner, M., 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ. Conserv.* 29, 436–459.
- Sutherland, J., 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 108, 859–873.
- Torres, A., Veiga, P., Rubal, M., Souza-Pinto, I., 2015. The role of annual macroalgal morphology in driving its epifaunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 464, 96–106.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330, 221–233.
- Uribe, R.A., Ortiz, M., Pacheco, A.S., Araya, R., 2014. Early succession of micro-periphyton communities in kelp bed and barren ground ecological systems. *Mar. Ecol.* <http://dx.doi.org/10.1111/maec.12241>.
- Valdivia, N., Heidemann, A., Thiel, M., Molis, M., Wahl, M., 2005. Effects of disturbance on the diversity of hard-bottom macrobenthic communities on the coast of Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 299, 45–54.
- Valdivia, N., Buschbaum, C., Thiel, M., 2014. Succession in intertidal mussel bed assemblages on different shores: species mobility matters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 497, 131–142.
- Vásquez, J., Vega, J., Buschmann, A., 2006. Long term variability in the structure of kelp communities in northern Chile and the 1997–98 ENSO. *J. Appl. Phycol.* 18, 505–519.
- Villegas, M., Laudien, J., Sielfeld, W., Arntz, W., 2008. *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales; Phaeophyceae) kelp habitat structures and associated macrobenthic community off northern Chile. *Helgol. Mar. Res.* 62 (1), 533–543.
- Watson, D., Barnes, D., 2004. Temporal and spatial components of variability in benthic recruitment, a 5-year temperate example. *Mar. Biol.* 145, 201–214.

3.3 Bosques y fondos blanqueados como sistemas auto-organizados:

El obstáculo fundamental para entender el funcionamiento de los ecosistemas es la falta de bases teóricas desde el cual trabajar. El tema de la alternancia entre los bosques y fondos blanqueados puede ser abordado desde una perspectiva teórica como la autocatálisis, término insertado en el mundo de las ciencias biológicas (Ulanowicz 1997) la cual describe un comportamiento autónomo en la constitución de cada uno de los componentes biológicos del sistema (i.e., micro-organismos, macro-organismos). La esencia de la auto-organización es el refuerzo automático de opciones disponibles (Odum 1988). El concepto general de autocatálisis define al tipo de procesos (de sostenimiento o de expansión) propios de sistemas que son capaces de incorporar elementos que son necesarios para su recurrencia continúa en el tiempo (Ulanowicz 1997). La autocatálisis aparece como un caso especial de retroalimentación positiva (Ulanowicz 2005) donde los sistemas, en este caso los bosques de macroalgas, muestran resistencia a los cambios y por lo tanto tienden a dominar el sistema casi en su totalidad. Esto a menos que las perturbaciones sean bastante grandes (e.g., El Niño, pesquerías) y puedan persistir en igualdad de condiciones externas con los fondos blanqueados o desaparecer.

Esta forma de retroalimentación positiva o autocatálisis refleja la sucesiva colonización de los componentes en cada sistema (e.g., taxas, grupos funcionales, estadios serales) que puede ser esencial para la subsistencia de todo el ciclo (Wicken 1984). El uso de modelos en la literatura para explicar patrones y procesos es un común enfoque para análisis sucesionales en sistemas terrestres (Halpern 1989) y marinos

(Berlow 1997; Underwood & Chapman 2006). La dinámica entre bosques de macroalgas y fondos blanqueados ofrece la oportunidad de proponer modelos conceptuales basados en su desarrollo a través de procesos sucesionales. En el presente capítulo se muestra los modelos que pueden explicar desde una perspectiva teórica la dinámica entre ambos sistemas.

La Fig 7 muestra tres modelos conceptuales. Estos modelos fueron construidos basados en los resultados obtenidos en los manuscritos 1 y 2. Cada compartimento hipotético o cuadrado representa un grupo taxonómico o estado seral donde A son bacterias, B son diatomeas y protozoarios, C son pequeños eucariotes, D son estadios tempranos de macro-organismos, E son estadios intermedios y F son estadios avanzados de la sucesión.

La figura 7A representa un modelo divergente (Petraitis & Dudgeon 2005), en el cual ambos sistemas inician la sucesión de la comunidad sin presentar diferencias (A y B). A este nivel inicial de la sucesión, los primeros componentes (formación de las biopelículas y microperifiton) muestran similares patrones de colonización. Los procesos de colonización son precedidos por similares patrones de diversidad, riqueza taxonómica y actividad metabólica de procariotas. Finalmente este modelos muestra que los componentes de los compartimentos C, D, E, F siguen patrones diferentes. Hasta este punto la colonización de macro-organismos varían sustancialmente entre sistemas hasta un punto determinado (F, F'). Factores forzantes externos (e.g., condiciones oceanográficas, pesquerías) y/o perturbaciones internas (e.g., sobrepastoreo) causan el restablecimiento del sistema y su retorno al estado inicial.

La figura 7B muestra un modelo de desarrollo convergente (Underwood & Chapman 2006), en donde los bosques y fondos blanqueados comienzan con diferentes patrones durante la temprana sucesión (A...E y A'...E'). La estructura de la comunidad muestra diferentes propiedades en relación al primer modelo, donde los patrones de colonización de bacterias, diatomeas, protozoarios, esporas de macroalgas, larvas de invertebrados y primeros estadios de sucesión de macro-organismos difieren entre sistemas. Sin embargo, sus trayectorias cambian en un estadio sucesional avanzado donde empiezan a mostrar similares patrones de colonización (F). Finalmente, el desarrollo de cada sistema tiende a ser estocástico donde el punto final es la formación o dominio total de cualquier sistema. La figura 7C muestra un modelo de desarrollo paralelo entre sistemas, en el cual ambos sistemas presentan trayectorias y patrones de sucesión diferentes desde el inicio de la colonización y el arribo de las bacterias (A y A') hasta avanzados estadios de la sucesión (macro y mega organismos) (F y F'). Como en todos los ecosistemas, estos tienden a desarrollar y crecer, hasta que fuerzas imperantes desvían esta trayectoria que puede ser amortiguada o recuperada por métodos de conservación, sin embargo estos sistemas caen y vuelven a un punto inicial de renovación (Holling 1986).

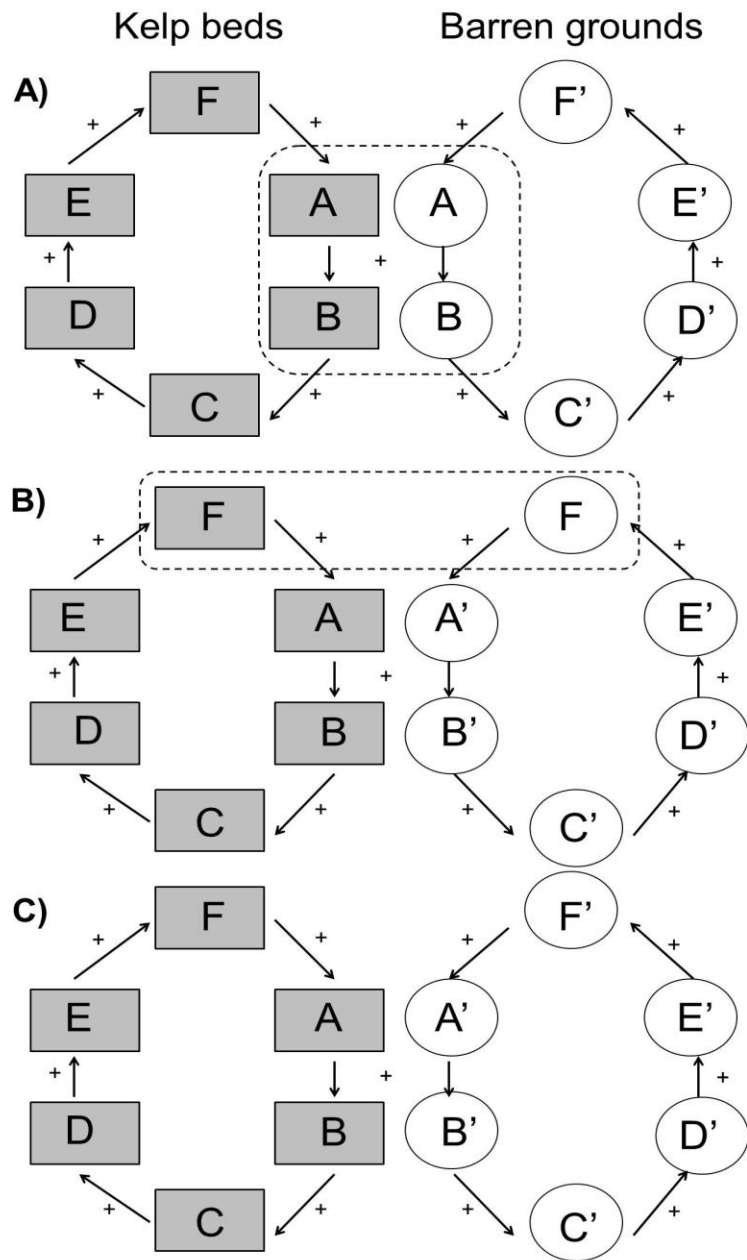


Fig. 7 Modelos conceptuales del desarrollo de los bosques “kelp beds” y fondos blanqueados “barren ground” (A) modelo divergente, (B) modelo convergente y (C) modelo paralelo. Las flechas muestran la dirección de la sucesión. Los signos indican interacciones positivas entre componentes. Las líneas punteadas representan estados con similares patrones de sucesión.

Los modelos conceptuales propuestos y desarrollados en el presente capítulo muestran tres escenarios hipotéticos distintos que podrían ser parte de la dinámica de desarrollo de las comunidades de cualquier sistema, en especial los bosques de macroalgas y fondos blanqueados. Los resultados de este estudio evidencian que estos sistemas presentan una tendencia a ser autónomos desde la formación de las biopelículas hasta estadios avanzados de la sucesión, donde el bosque es dominado por esporofitos jóvenes de *Lessonia trabeculata* y el fondo blanqueado por algas crustosas.

Al tomar en cuenta los resultados generales de las publicaciones 1 y 2 (basados en análisis comunitarios), se puede inferir que la sucesión entre ambos sistemas se ajusta perfectamente a un modelo paralelo de desarrollo (fig. 7C), donde la trayectoria sucesional no presenta algún punto en común entre ambos. Ambos sistemas muestran independencia en el desarrollo de sus comunidades bentónicas (i.e., invertebrados y flora) desde la colonización de las bacterias y diatomeas. Cada sistema exhibe un comportamiento auto-organizado a través de sus componentes, donde cada taxa o grupo funcional presenta el potencial para la interacción (e.g., depredación, competencia) y posterior beneficio de todo el ciclo.

Desde la perspectiva de la autocatálisis, un incremento en la actividad de cualquier componente (e.g., taxas, grupos funcionales) dentro de cada sistema, incrementa la actividad de todos los otros componentes en el ciclo y así mismo, resultando en un incremento del desarrollo vía retroalimentación positiva (autocatálisis). Esta configuración autocatalítica de los bosques y fondos blanqueados ejerce presión de

selección sobre sus propios componentes. Por ejemplo, si una especie más eficiente (e.g., *Lessonia trabeculata*) entra en el proceso de sucesión, esta puede influenciar positivamente sobre el proceso ecológico. Por otro lado, si es una especie menos eficiente la que ingresa, afectaría negativamente su rol quedando fuera del proceso (e.g., pequeños herbívoros desplazados por competencia) (Mageau et al., 1998).



4. DISCUSIÓN

Una discusión detallada sobre el desarrollo sucesional de los bosques de macroalgas y fondos blanqueados están dadas en las publicaciones 1 y 2, sección de resultados. A continuación se muestra una discusión general e integrada sobre los mayores resultados de este estudio así como también una discusión de la implicancia de estos hallazgos a la luz de la autocatálisis.

4.1 Sucesión del microperiphyton en el bosque del macroalgas y fondos blanqueados

Los resultados alcanzados evidencian que la formación de las biopelículas, en ambos sistemas, inicia con una rápida colonización de bacterias y diatomeas durante los dos primeros días, seguido por la colonización de protozoarios (e.g., flagelados, ciliados) y pequeños micro-eucariotes (e.g., copépodos, post larvas de equinodermos y moluscos) hacia el día 14. Estos patrones fueron diferentes entre sistemas, debido en gran parte, a sus particulares condiciones ambientales (Publicación 1).

Debido a que los bosques de macroalgas contribuyen significativamente al aporte de detritus orgánico (Tala & Edding 2005; Duggins et al., 1989), es posible que la cantidad y calidad de detritus orgánico haya sido determinante en la rápida colonización de bacterias viables y el consecuente arribo de organismos mayores como *L. trabeculata*. Otros estudios han demostrado que el carbón orgánico derivado del detritus orgánico se correlaciona significativamente con la formación de las biopelículas en otros ambientes marinos (Siboni et al., 2007; Fierer et al., 2010) y el posterior aumento de

bacterias viables. En el fondo blanqueado la alta intensidad de luz sobre el fondo fue fundamental en la rápida colonización del grupo de diatomeas, esto tuvo un positivo efecto sobre el arribo de pequeños herbívoros. En otros ambientes acuáticos, como los ríos, Roberts et al., 2004 demostraron que las condiciones de luz es uno de los factores que influyen la colonización de la comunidad bentónica microalgal.

Otra de las forzantes ambientales en la formación de las biopelículas fueron los flujos de corrientes (Railkin 1998; Besemer et al., 2007). Mayor flujo de corrientes y un bajo aporte de nutrientes en los fondos blanqueados comparado al bosque, resultó en una baja densidad de organismos que forman y estructuran las biopelículas. Aunque el aporte de nutrientes no fue el foco de este estudio, es posible considerar que son provenientes del agua de surgencia o de los sistemas acuícolas cercanos. La estructuración física de los bosques tienden a reducir la intensidad del flujo de las corrientes y modificarlo (Graham 2003; Gaylord et al., 2012). Previos estudios evidencian un continuo cambio en la composición de las biopelículas conducidos principalmente por distintos flujos de corrientes (e.g. Besemer et al., 2007). Estos antecedentes respaldan las diferencias encontradas entre sistemas donde se muestra que los bosques de macroalgas crean microambientes, favorecen la formación de las biopelículas y el posterior arribo de macro-organismos.

Hacia el final de la sucesión la comunidad que desarrolló sobre las placas evidenció un patrón determinista en ambos sistemas. La presencia de esporofitos microscópicos de *Lessonia* terminó en formar una comunidad similar al bosque con presencia de juveniles de algas pardas, verdes y rojas. Por otro lado, presencia temprana

de algas rojas calcáreas en el fondo blanqueado evidenció la presencia de este sistema sobre las placas monopolizada por estas taxas.

- La sucesión de bacterias totales y viables mostraron una trayectoria común entre sistemas, sin embargo fueron significativamente diferentes.
- Patrones univariados y multivariados de la comunidad de eucariotas fueron significativamente diferentes entre sistemas, consistiendo en la acumulación de grupos funcionales/taxas en el tiempo.
- La sucesión evidenció un patrón determinista donde las placas expuestas en el bosque mostraron incremento de esporofitos microscópicos de *Lessonia trabeculata* hacia el final del experimento, y las placas expuestas en el fondo blanqueado mostraron mayor cobertura de esporofitos de algas costrosas.
- La tasa de sedimentación, intensidad de luz, temperatura fueron significativamente distintos entre sistemas. El contenido de materia orgánica y la intensidad de corrientes no varió significativamente entre sistemas, a pesar de presentar mayores valores en el bosque.

4.2 Sucesión de macro-organismo en el bosque del macroalgas y fondos blanqueados

La sucesión de macro-organismos exhibió una secuencia de cambio de especies la cual resultó en tempranos, medios y avanzados estadios sucesionales. Estos resultados también señalan que ambos sistemas comparten similares tendencias de densidad de

organismos móviles, riqueza taxonómica y cobertura de organismos sésiles hasta estadios avanzados de la sucesión. Sin embargo, los análisis multivariados mostraron patrones desarrollo específicos para cada sistema.

A pesar de las diferencias entre sistemas, los resultados muestran un rápido desarrollo de sus comunidades sobre las placas a más de un año de exposición. Contrariamente, experimentos similares realizados en una zona expuesta al oleaje en la península de Mejillones, Pacheco et al. (2011) muestran un lento desarrollo de la comunidad cercana a un bosque de *L. trabeculata*. Sus resultados evidenciaron que a más de dos años de exposición, la estructura de la comunidad que desarrolló sobre el sustrato artificial difería mucho de la comunidad natural. En ese caso, la sucesión fue dominada por organismos coloniales sésiles en tempranos (e.g., coralinas crustosas) y avanzados (e.g., *Balanus flosculus*, *Lagenicella variabilis*) estadios de la sucesión.

El presente estudio fue conducido en una zona semi protegida, con una baja abundancia y cobertura de organismos sésiles filtradores en el medio natural. Los organismos móviles como el copépodo *Oncaea media* fueron determinantes en estadios tempranos de la sucesión; y hacia estadios avanzados los organismos sésiles fueron los más importantes en términos de disimilaridad (Publicación 2). Se evidencia un claro patrón divergente entre sistemas y una recuperación de sus comunidades cercana a los 14 meses. Estos resultados indican que ambos sistemas operan de manera independiente desde el asentamiento de las bacterias hasta el arribo de macro colonizadores mostrando propensión a la auto-organización en cada sistema.

- Ambos sistemas presentaron similares patrones univariados, sin embargo, la riqueza taxonómica, densidad de organismos de invertebrados y cobertura de especies sésiles fue significativamente mayor en el bosque de macroalgas.
- La sucesión en ambos sistemas siguió una secuencia de cambios de la estructura de la comunidad desde tempranos, medios y avanzados estadios de la comunidad.
- La variabilidad temporal de estas especies/taxas reveló que existen tres grandes patrones que conducen la sucesión de la comunidad en cada sistema.
- Los organismos sésiles fueron los que más aportaron a la disimilaridad entre sistemas durante la sucesión, sin embargo, los organismos móviles contribuyeron en mayor número de especies a la disimilaridad durante estadios avanzados de la sucesión.
- Parámetros ambientales como la temperatura y la intensidad de luz sobre el fondo variaron significativamente entre sistemas durante los 14 meses de experimento.

4.3 Comportamiento auto-organizado de los bosques de macroalgas y fondos banqueados

Entender cómo la complejidad puede surgir en estos sistemas, es un tema muy controversial en la investigación biológica (Levin 2005). La configuración auto-organizada de diferentes taxas interactuando entre si dentro de cada sistema puede surgir a través de selección individual dando paso a la facilitación o inhibición de otras taxas

(Odum 1969; Connell & Slatyer 1977), y consecuentemente soportar presión externa (i.e., perturbaciones). Observaciones referidas a la alternancia entre bosques y fondos blanqueados sugieren que ambos sistemas tienden a ser autocatalíticos, con características propias de crecimiento y selección (ver publicaciones 1 y 2). Por lo tanto, la alternancia entre ambos podría ser una consecuencia de cambios en las propiedades internas de estos sistemas. Desde una visión sistémica Ulanowicz (1997) señala que en sistemas autocatalíticos, la alteración de cualquier componente genera gran actividad en todos los otros componentes, estimulando así la actividad total del ciclo completo. Tal refuerzo es parte de un camino auto-organizado y es una importante vía para incrementar la actividad disipativa del sistema. De esta manera ambos sistemas serían capaces de mantener una retroalimentación positiva basada en interacciones de mutualismo positivo directo o indirecto. Este es el primer paso para empezar a mirar ambos ambientes como sistemas que pueden auto-determinar su estructura comunitaria y sistémica, ya que, describen o muestran diferentes niveles de desarrollo entre sí.

- La trayectoria sucesional entre bosques de macroalgas y fondos blanqueados sigue un modelo paralelo.
- La dinámica de desarrollo de los bosques de macroalgas y fondos blanqueados tienden a ser sistemas con comportamiento auto-organizado y autocatalíticos.

5. CONCLUSIONES GENERALES

Los bosques de macroalgas y los fondos blanqueados en caleta Bolsico, península de Mejillones, presentan patrones sucesionales independientes y específicos desde el asentamiento o colonización de los primeros micro-organismos como las bacterias hasta la llegada de los mega-organismos. Estas trayectorias siguen un modelo de desarrollo sucesional paralelo entre sistemas, donde cada componente o taxa cumple funciones específicas dentro de cada sistema, que resultan en la persistencia, resistencia y permanencia en el tiempo y/o espacio de cada uno. Este estudio se muestra como el primer paso para entender ambos sistemas como entidades independientes y auto-organizadas.



6. IMPLICANCIAS Y FUTUROS ESTUDIOS

Los resultados obtenidos en el presente estudio a partir de experimentos de colonización sobre sustrato artificial, muestra que el conocimiento de los procesos ecológicos sobre la estructuración de las comunidades desde los micro-organismos hasta macro-organismos en los bosques y fondos blanqueados pueden tener directas implicancias en el diseño de medidas de manejo pesquero para las macroalgas en esta zona de estudio. El continuo barroteo de los bosques en zonas semi protegidas en el norte de Chile, como Caleta Bolsico, donde se alcanza la remoción completa de las macroalgas (no solo kelps) deja como consecuencia grandes parches perturbados. Este barroteo remueve también toda la comunidad microbial asociada a los bosques, lo que posteriormente puede llevar a un cambio en sus vías sucesionales y el subsecuente

dominio de los fondos blanqueados y reducción la salud de los sistemas costeros (Ortiz 2008). En este caso, similar a una alta presión ambiental (e.g., altas temperaturas), un intensivo régimen de sobre explotación de las macroalgas se convierte en el principal conductor de la alternancia entre sistemas a niveles locales, donde la recuperación de los bosques lleve muchos años o quizás sea irreversible.

Un mayor entendimiento del desarrollo de estos sistemas a través de sus patrones sucesionales también es relevante en el diseño de planes de restauración de ecosistemas. El permanente monitoreo del desarrollo de las comunidades sobre estructuras primarias en zonas de restauración o rehabilitación de bosques pueden ser comparados con los resultados del presente estudio o ser tomados en cuenta como modelo base para nuevas experiencias.

Se proponen futuros temas de investigación que podrían complementar el conocimiento de estos sistemas costeros de bosques de *Lessonia trabeculata* y fondos blanqueados:

➤ **Estructura de la comunidad bacteriana:**

Conocer como está conformada y como se desarrolla la comunidad bacteriana que forman las biopelículas en cada sistema (e.g., diversidad funcional). Para esto es necesario utilizar nuevas herramientas para un análisis más específico como la pirosecuenciación y la metagenómica. El diseño podría comprometer diferentes escalas espaciales y temporales.

➤ **Diversidad funcional:**

Otro de los valiosos aportes en el conocimiento de la sucesión en el desarrollo de los bosques de macroalgas y los fondos blanqueados es conocer como varían funcionalmente todos los organismos móviles y sésiles. A pesar que nuestros resultados indicaron que ambos sistemas comparten especies similares, aún queda pendiente entender cuál es el rol funcional de estas especies.

➤ **Dinámica de la comunidad en los fondos blanqueados:**

A través de experimentos submareales conocer como se ve afectada la colonización de los bosques y fondos blanqueados por la comunidad que habita debajo de las rocas y de posibles hábitos nocturnos. Esto a través de experimentos de exclusión/inclusión.

➤ **Estabilidad durante la trayectoria sucesional:**

A través de herramientas derivadas de la ecología-matemática (e.g., loop análisis) es posible determinar los grupos de organismos y/o interacciones que puedan ser los responsables en desestabilizar cada vía sucesional y dar paso a los siguientes estadios.

➤ **Trayectoria espacial y temporal:**

Los resultados del presente estudio deberían ser complementados con experimentos en zonas expuestas y la replicación en otras latitudes. Así mismo, tomar en cuenta el desarrollo de las trayectorias sucesionales en diferentes tiempos durante el año.

➤ **Dinámica poblacional:**

Otro de los tópicos que puede ser un soporte fundamental para complementar los estudios de la dinámica de estos sistemas es estudiar las tasas de crecimiento de las especies que son frecuentes en ambos sistemas, en especial las especies que habitan en ambos. En este caso se podrá tomar en cuenta especies de diferentes niveles tróficos.



7. BIBLIOGRAFIA

- Abelson A., Denny M. 1997. Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 317-39.
- Agnetta D., Bonaviri C., Badalamenti F., Scianna C., Vizzini S., Gianguzza P. 2013. Functional traits of two co-occurring sea urchins across a barren/forest patch system. *Journal of Sea Research*. 76: 170-177.
- Anderson M., Gorley R., Clarke K. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Antoniadou C., Voultsiadou E., Chintiroglou CH. 2010. Benthic colonozation and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 382: 145-153.
- Antoniadou C., Voultsiadou E., Chintiroglou C. 2011. Seasonal patterns of colonization and early succession on sublittoral rocky cliffs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 403: 21-30.
- Bakker D., Busscher H., Zanten J., Vries J., Klijnstra J., Van Der Mei H. 2004. Multiple linear regression analysis of bacterial deposition to polyurethane coatings after conditioning film formation in the marine environment. *Microbiology*. 150: 1779-1784.
- Benedetti-Cecchi L., Cinelli F., 1996. Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Marine Ecology Progress Series*. 135: 145-161.

- Bengtsson M., Øvreås L. 2010. Planctomycetes dominate biofilms on surfaces of the kelp *Laminaria hyperborean*. *BMC Microbiology*. 10: 261.
- Bhosle N., Garg A., Fernandes L., Citon P. 2005. Dynamics of amino acids in the conditioning film developed on glass panels immersed in the surface seawaters of Dona Paula Bay. *Biofouling*. 21: 99-107.
- Bolton J. 2010. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research*. 64: 263-279.
- Cairns Jr J., Henebry M. 1982. Interactive and noninteractive protozoa colonization processes. In Cairns Jr J. (ed.) *Artificial substrates*. Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science Publishers, pp. 27-30.
- Cardinale B., Palmer M., Swan C., Brooks S., Poff L. 2002. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. *Ecology*. 83(2): 412-422.
- Castillo R., Tejada A., Castañeda V., Pastor R. 2007. Diagnóstico y estado de la macroalga parda aracanto *Lessonia nigrescens* en el litoral de Arequipa, Perú. 2007. Informe Instituto del Mar del Perú. 38(4): 429-440.
- Chapman A., Johnson C. 1990. Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the northwest Atlantic. *Hydrobiologia*. 192: 77e121.
- Chávez F., Bertrand A., Guevara-Carrasco R., Soler P., Csirke J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*. 79: 95-105.

- Chenelot H., Jewett S.C., Hoberg M.K. 2011. Macrobenthos of the nearshore Aleutian Archipelago, with emphasis on invertebrates associated with *Clathromorphum nereostratum* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Marine Biodiversity*. 41: 413-424.
- Cifuentes M., Kamlah C., Thiel M., Lenz M., Wahl M. Effects of temporal variability of disturbance on the succession in marine fouling communities in northern-central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 352: 280-294.
- Clarke K.R., Gorley R.N. 2006. User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Connell J.H., Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111: 1119-1144.
- Contreras S., Castilla J. 1987. Feeding behavior and morphological adaptations in two sympatric sea urchins species in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*. 38: 217-224.
- Cuba T., Blake N. 1983. The initial development of a marine fouling assemblage on a natural substrate in a subtropical estuary. *Botanica marina*. 26: 259-264.
- Dayton P. K. 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. Pages 81-95 in B. C. Parker (ed.). *Proceedings of the Colloquium on Conservation Problems in Antarctica*. Allen Press, Inc., Blacksburg, Virginia, USA.
- Dayton P. 1985. Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16: 215-245.

- Dayton P., Tegner M., Edwards P., Riser K. 1999. Temporal and spatial scales of kelp demography: the role of oceanographic climate. *62(2)*: 219-250.
- Duggins D., Simenstad C., Estes J. 1989. Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science*. *245(4914)*: 170-173.
- Edding M.E., Tala F.B. 2003. Development of techniques for the cultivation of *Lessonia trabeculata* Villouta et Santelices (Phaeophyceae: Laminariales) in Chile. *Aquaculture. Research*. *34*: 507-515.
- Edgar G.J. 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. *157*: 225-246.
- Edwards M.S. 2004. Estimating scale-dependency in disturbance impacts: El Niño and giant kelp forests in the northeast Pacific. *Oecologia*. *138*: 436-447.
- Fernández E., Córdova C., Tarazona J. 1999. Condiciones del bosque submareal de *Lessonia trabeculata* en la isla Independencia durante el evento El Niño 1997-1998. *Revista Peruana de Biología. Volumen extraordinario*, 47-59.
- Fielder P. 2002. Environmental changes in the eastern tropical Pacific Ocean: Review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*. *244*: 265-283.
- Foster M. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Mar. Biol.* *32*: 313-329.
- Gagnon P., Himmelman J., Johnson L. 2003. Algal colonization in urchin barrens: defense by association during recruitment of the brown alga *Agarum cribrosum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. *290*: 179-196.

- Glasby T. 2001. Development of sessile marine assemblages on fixed versus moving substrata. *Marine Ecology Progress Series*. 215: 37-47.
- Goecke F., Labes A., Wiese J., Imhoff J. 2010. Chemical interactions between marine macroalgae and bacteria. *Marine Ecology Progress Series*. 409: 267-300.
- Graham M. 2003. Coupling propagule output to supply at the edge and interior of a giant kelp forest. *Ecology*. 84(5): 1250-1264.
- Graham M., 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems*. 7: 341-357.
- Graham M., Vásquez J., Buschmann A. 2007. Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 45: 39-88.
- Harris L., Ebeling A., Rowley R. 1984. Community recovery after storm damage: A case of facilitation in primary succession. *Science*. 224: 1336-1338.
- Holling, C. 1986. The resilience of terrestrial ecosystems: Local surprise and global change. Pp. 292-317. In W.C. Clark and R.E. Munn, eds. *Sustainable Development of the Biosphere*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huang R., Boney A. 1985. Individual and combined interactions between littoral diatoms and sporelings of red algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 85(2): 101.
- Hughes T., Bellwood D., Folke C., Steneck R., Wilson J. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(7): 380-386.

- Joux, F., Lebaron P., Troussellier M. 1997. Succession of cellular states in a *Salmonella typhimurium* population during starvation in artificial seawater microcosms. FEMS Microbiology Ecology. 22: 65-76.
- Jones C, Lawton J., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. OIKOS. 69:373-386.
- Koivisto M., Westerbom M., Riihimaki A. 2011. Succession driven facilitation of macrofaunal communities in sublittoral blue mussel habitats. Marine Biology. 158: 945–954.
- Ladah L., Zertuche-González J., Hernández-Carmona G. 1999. Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Pheophyceae), recruitment nears its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997-1998. Journal of Phycology. 35: 1106-1112.
- Lawrence J. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. Oceanography and Marine Biology Annual Review. 13: 213-286.
- Leinaas P., Christie H. 1996. Effects of removing sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*): stability of the barren state and succession of kelp forest recovery in the east Atlantic. Oecologia. 105: 524-536.
- Levin S. 2005. Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. BioScience. 55(12): 1075-1079.
- Maggi E., Bertocci I., Vaselli S., Benedetti-Cecchi L. 2009. Effects of changes in number, identity and abundance of habitat-forming species on assemblages of rocky seashores. Marine Ecology Progress Series. 381: 39-49.

- Mann K. 1982. Kelp, sea urchins and predators: A review of strong interactions in rocky subtidal systems of eastern Canada, 1970-1980. *Netherlands Journal of Sea Research*. 16: 414-423.
- Martínez E., Cárdenas L., Pinto R. 2003. Recovery and genetic diversity of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* 20 years after El Niño 1982-83. *Journal of Phycology*. 39: 504-508.
- Medina M., Araya M., Vega C. 2004. Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*. 32: 33-47.
- Montecinos A., Purca S., Pizarro O. 2003. Interannual-to-interdecadal sea surface temperature variability along the western coast of South America. *Geophysical Research Letters*. 30(11): 1570.
- Nadell C., Xavier J., Foster K. 2008. The sociobiology of biofilms. *FEMS microbiology review*. 33: 206-224.
- Nichols W., Brooks L., Lopez M., Seminoff J. 2001. Record of Pelagic East Pacific Green Turtles Associated with *Macrocystis* Mats Near Baja California Sur, Mexico. *Marine Turtle Newsletter*. 93: 10-11.
- Niell F. 1979. Structure and succession in rocky algal communities of a temperate intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 36: 185-200.
- Norderhaug KM., Christie HC. 2009. Sea urchin grazing and kelp re-vegetation in the NE Atlantic. *Marine Biology Research*. 5: 515-528.
- Odum E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164(3877): 262-270.

- Odum H. 1988. Self-Organization, Transformity, and Information. *Science*. 242: 1132-1139.
- Ojeda F.P., Deaborn J.H. 1989. Community structure of macroinvertebrates inhabiting the rocky subtidal zone in the Gulf of Maine: seasonal and bathymetric distribution. *Marine Ecology Progress Series*. 57: 147-161.
- Ortiz M. 2008. Mass balanced and dynamic simulations of trophic models of kelp ecosystems near the Mejillones Peninsula of northern Chile (SE Pacific): comparative network structure and assessment of harvest strategies. *Ecological Modelling*. 216: 31-46.
- Ortiz M., 2010. Dynamic and spatial models of kelp forest of *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (SE Pacific) for assessment harvest scenarios: short-term responses. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 20: 494-506.
- O'Toole G., Kolter R. 1998. Initiation of biofilm formation in *Pseudomonas fluorescens* WCS365 proceeds via multiple, convergent signaling pathways: a genetic analysis. *Molecular Microbiology*. 28: 449-461.
- Pacheco A., Laudien J., Thiel M., Oliva M., Heilmayer O. 2011. Succession and seasonal onset of colonization in subtidal hard-bottom communities off northern Chile. *Marine Ecology*. 32: 75-87.
- Pérez-Matus A., Ferry-Graham L., CeaD A., Vásquez J. 2007. Community structure of temperate reef fishes in kelp-dominated subtidal habitats of northern Chile. *Marine and Freshwater Research*. 58: 1069-1085.

- Perreault, M., Borgeaud, I., Gaymer, C. 2014. Impact of grazing by the sea urchin *Tetrapygus niger* on the kelp *Lessonia trabeculata* in northern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 453: 22-27.
- Peteiro C., Salinas J.M., Freire O., Fuertes C. 2006. Cultivation of the autoctonous seaweed *Laminaria saccharina* off the galician coast (nw Spain): production and features of the sporophytes for an annual and biennial harvest. *Thalassas: An international journal of marine sciences*. 22: 45-53.
- Peters A., Breeman A. 1993. Temperate tolerance and latitudinal range of brown algae from temperate Pacific South America. *Marine Biology*. 155: 143-150.
- Petraitis P., Dudgeon S. 2005. Divergent succession and implications for alternative states on rocky intertidal shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 326: 14-26.
- Qian P., Lau S., Dahms H., Dobretsov S., Harder T. 2009. Marine Biofilms as Mediators of Colonization by Marine Macroorganisms: Implications for Antifouling and Aquaculture. *Marine Biotechnology*. 9: 399-410.
- Railkin A. 1995. Heterotrophic flagellates on artificial substrates in the White Sea. *Cytology*. 37: 951-957.
- Railkin A. 1998. The pattern of recovery of disturbed microbial communities inhabiting hard substrates. *Hydrobiologia*. 385: 47-57.
- Rassweiler A., Schmitt R., Holbrook S. 2010. Triggers and maintenance of multiple shifts in the state of a natural community. *Oecologia*. 164: 489-498.

- Rinde E., Christie H., Fagerli C., Bekkby T., Gundersen H., Norderhaug K., Hjermmann D. 2014. The influence of physical factors on kelp and sea urchin distribution in previously and still grazed areas in the NE Atlantic. *Plos One*. 9: e100222.
- Roberts S., Sabater S., Beardall J. 2004. Benthic microalgal colonization in streams of differing riparian cover and light availability. *Journal of Phycology*. 40: 1004-1012.
- Santelices B. 2007. The discovery of kelp forests in deep-water habitats of tropical regions. *PNAS*. 104(49): 19163-19164.
- Schaal G., Riera P., Leroux C. 2009. Trophic significance of the kelp *Laminaria digitata* (Lamour.) for the associated food web: a between-sites comparison. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 85: 565-572.
- Scheibling R. 1986. Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia*. 68:186-198.
- Scheibling RE, Hennigar AW, Balch T. 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 2300-2314.
- Siboni N., Lidor M., Kramarsky-Winter E., Kushmaro A. 2007. Conditioning film and initial biofilm formation on ceramics tiles in the marine environment. *FEMS Microbiology Letters* 274: 24-29.
- Smirnova T., Didenko L., Azizbekyan R., Romanova Y. 2010. Structural and Functional Characteristics of Bacterial Biofilms. *Microbiology*. 79: 413-423.

- Sneed J., Ritson-Williams R., Paul V. 2015. Crustose coralline algal species host distinct bacterial assemblages on their surfaces. *The ISME Journal*. doi:10.1038/ismej.2015.67.
- Soto R. 1985. Efectos del fenómeno del El Niño 1982-83, en ecosistemas de la I Región. *Investigaciones Pesqueras*. 32: 199-206.
- Sousa W. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*. 49: 227-254.
- Sousa W. 1980. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. *Oecologia*. 45: 72-81.
- Spagnolo A., Fabi G., Manoukian S., Panfili M. 2004. Benthic community settled on an artificial reef in the western Adriatic sea (Italy). *Rapport de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*. 37: 552.
- Steneck R., Graham M., Bourque B., Corbett D., Erlandson J., Estes J., Tegner M. 2002. Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*. 29: 436-459.
- Stevenson R. 1983. Effects of current and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration. *Ecology*. 64(6): 1514-1983.
- Strüder-Kypke M. 1999. Periphyton and sephagnicolous protists of dystrophic bog lakes (Brandenburg, Germany) I. Annual cycles, distribution and comparison to other lakes. *Limnologica*. 29: 393-406.
- Stewart H., Fram J., Reed D., Williams S., Brzezinski M., MacIntyre S., Gaylord B. 2009. Differences in growth, morphology and tissue carbon and nitrogen of

- Macrocystis pyrifera* within and at the outer edge of a giant kelp forest in California, USA. Marine Ecology Progress Series. 375: 101-112.
- Swartzman G., Bertrand A., Gutiérrez M., Bertrand S., Vásquez L. 2008. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. Progress in Oceanography. 79: 228-237.
- Tala F., Edding M., Vásquez J. 2004. Aspects of the reproductive phenology of *Lessonia trabeculata* (Laminariales: Phaeophyceae) from three populations in northern Chile. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 38: 255-266.
- Tala F., Edding M. 2005. Growth and loss of distal tissue in blades of *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales). Aquatic Botany 82: 39-54.
- Taylor R.B. 1988. Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. Marine Ecology Progress Series. 172: 37-51.
- Tegner M., Dayton P. 1991. Sea urchins, El Niño, and the long-term stability of southern California kelp forest communities. Marine Ecology Progress Series. 77: 49-63.
- Thiel M., Macaya E., Acuña E., Arntz WE., Bastías H., Brokordt K., Camus P., Castilla JC., Castro LR., Cortés M., Dumont CP., Escribano R., Fernandez M., Gajardo JA., Gaymer CF., Gomez I., González AE., González HE., Haye PA., Illanes JE., Iriarte JL., Lancellotti DA., Luna-Jorquera G., Luxoro C., Manriquez PH., Marín V., Muñoz P., Navarrete SA., Pérez E., Poulin E., Sellanes J., Sepúlveda H., Stotz W., Tala F., Thomas A., Vargas CA., Vásquez JA., Vega J. 2007. The Humboldt Current system of northern and central Chile oceanographic processes, ecological

interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 45, 195-344.

Thompson R., Hawkins S., Norton T. 1998. The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids—a comparison between laboratory and field experiments. *Hydrobiologia*. 376: 203-216.

Tomicic J. 1985. Efectos del fenómeno del El Niño 1982-83, en las comunidades litorales de la Península de Mejillones. *Investigaciones Pesqueras*. 32: 209-213.

Ulanowicz R. 1997. *Ecology, the Ascendent Perspective*. Columbia University Press, NY.

Ulanowicz R. 2005. Fluctuations and order in ecosystem dynamics. *Emergence: Complexity & Organization*. 7(2): 14-20.

Uribe RA., Ortiz M., Pacheco AS., Araya R. 2014. Early succession of micro-periphyton communities in kelp bed and barren ground ecological systems. *Marine Ecology*. doi: 10.1111/maec.12241.

Uribe RA., Ortiz M., Macaya EC., Pacheco AS. 2015. Successional patterns of hard - bottom macrobenthic communities at kelp bed (*Lessonia trabeculata*) and barren ground sublittoral systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 472: 180-188.

Valdivia, N., Buschbaum, C., Thiel, M., 2014. Succession in intertidal mussel bed assemblages on different shores: species mobility matters. *Marine Ecology Progress Series*. 497: 131-142.

- Vance R., 1988. Ecological succession and the climax community on a marine subtidal rock wall. *Marine Ecology Progress Series*. 48: 125-136.
- Villegas M., Laudien J., Sielfeld W., Arntz W. 2008. *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales; Phaeophyceae) kelp habitat structures and associated macrobenthic community off northern Chile. *Helgoland Marine Research*. 62(1): S33-S43.
- Vásquez J., 1992. *Lessonia trabeculata*, a subtidal bottom kelp in northern Chile: a case study for a structural and geographical comparison. In Seeliger U (ed) *Coastal Plant of Latin America*, Academic press, San Diego, 77-89.
- Vásquez J., Buschmann A. 1997. Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: A review. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 41-52.
- Vásquez J., Vega A., Buschmann A., 2006. Long term variability in the structure of kelp communities in northern Chile and the 1997-98 ENSO. *Journal of Applied Phycology*. 18: 505-519.
- Vásquez J. 2008. Production, use and fate of Chilean brown seaweeds: re-sources for a sustainable fishery. *Journal of Applied Phycology*. 20: 457-467.
- Vásquez J., Piaget N., Vega A. 2012. The *Lessonia nigrescens* fishery in northern Chile: “how you harvest is more important than how much you harvest”. *Journal of Applied Phycology*. 24: 417-426.
- Vega A., Vásquez J., Buschmann A. 2005. Population biology of the subtidal kelps *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales, Phaeophyceae) in

- an upwelling ecosystem of northern Chile: interannual variability and El Niño 1997-1998. *Revista Chilena de Historia Natural*. 78: 33-50.
- Wada S., Aoki M., Tsuchiya Y., Sato T., Shinagawa H., Hama T. 2007. Quantitative and qualitative analyses of dissolved organic matter released from *Ecklonia cava* Kjellman, in Oura Bay, Shimoda, Izu Peninsula, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 349: 344-358.
- Wahl M. 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*. 58: 175-189.
- Westermeier R., Patiño D., Piel M.I., Maier I., Mueller D.G. 2006. A new approach to kelp mariculture in Chile: production of free-floating sporophyte seedlings from gametophyte cultures of *Lessonia trabeculata* and *Macrocystis pyrifera*. *Aquaculture Research*. 37: 164-171.
- Wieczorek S., Todd C. 1998. Inhibition and facilitation of settlement of epifaunal marine invertebrate larvae by microbial biofilm cues. *Biofouling*. 12(1): 81-118.
- Zhang W., Xu H., Jiang Y., Zhu M., Al-Resheid K. 2012. Colonization dynamics in trophic-functional structure of periphytic protist communities in coastal waters. *Marine Biology*. 159: 735-748.
- Zhang W., Xu H., Jiang Y., Zhu M., Al-rasheid K. 2013. Colonization dynamics of periphytic ciliate communities on an artificial substratum in coastal waters of the Yellow Sea, northern China. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 93(1): 57-68.

Zimmerman R., Kremer J. In situ growth and chemical composition of the giant kelp,
Macrocystis pyrifera: response to temporal changes in ambient nutrient availability.
Marine Ecology Progress Series. 27(2): 277-285.



ANEXOS

Los resultados parciales y preliminares de esta tesis fueron presentados en los siguientes eventos científicos:

- **Uribe R.**, Ortiz M., Pacheco A. y Araya R. Sucesión ecológica de comunidades de microperifiton en bosques de macroalgas y fondos blanqueados. XXXIV Congreso de Ciencias del Mar del 26 al 30 mayo de 2014, Osorno, Chile. **Modalidad Oral.**
- **Uribe R.**, Ortiz M., Pacheco A. y Araya R. Sucesión ecológica de comunidades de microperifiton en bosques de macroalgas y fondos blanqueados. III Difunde Ciencia, 19 de noviembre 2014, Antofagasta. **Modalidad Póster.** Primer puesto categoría Postgrado.
- **Uribe R.**, Ortiz M., Macaya E. y Pacheco A. Desarrollo comunitario modulado por bosques de macroalgas y fondos blanqueados: especies móviles y sésiles como conductores de las vías sucesionales. XXXV Congreso de Ciencias del Mar del 25 al 29 mayo de 2015, Coquimbo, Chile. **Modalidad Oral.**

Durante la realización de esta tesis (mayo del 2010 hasta la fecha), pude participar en estudios complementarios a la formación doctoral, de los cuales se lograron publicar seis artículos en los que participe como autor o co-autor:

- **Uribe RA**, Oliva ME, Aguilar S, Yamashiro C, Riascos JM. 2012. Latitudinal variation in the reproductive cycle of two bivalves with contrasting biogeographical origin along the Humboldt Current Upwelling System. *Scientia Marina*. 76(4): 713-720.

- **Uribe RA.** Pacheco A. 2012. First record of *Spurilla neapolitana* Delle Chiaje, 1841 [Mollusca: Nudibranchia: Aeolidiidae] in the central coast of Peru (Humboldt Current Upwelling Ecosystem). *Marine Biodiversity Records*. Vol. 5, e14. doi:10.1017/S1755267211001138.
- **Uribe RA,** Nakamura K., Indacochea A., Pacheco A., Hooker Y., Schrod M. 2013. A review on the diversity and distribution of opisthobranch gastropods from Peru, with the addition of three new records (Gastropoda, Heterobranchia). *Spixiana*. 36(1): 43-60.
- Pacheco A.S., M. Thiel, **R. A. Uribe,** L. Campos, J.M. Riascos. 2013. Effects of sympatric predatory crabs *Romaleon polyodon* and *Cancer plebejus* (Decapoda, Brachyura, Cancridae) on sublittoral macrobenthic communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 443: 147-154
- Pacheco A.S., **R. A. Uribe,** M. Thiel, M.E. Oliva, J.M. Riascos. 2013. Dispersal of post-larval macrobenthos in subtidal sedimentary habitats: roles of vertical diel migration, water column, bedload transport and biological traits expression. *Journal of Sea Research*. 77: 79-92.
- Ortiz M., Berrios F., Campos L., **Uribe R.,** Ramírez A., Hermosillo-Núñez B., González J., Rodríguez-Zaragoza F. 2015. Mass balanced trophic models and short-term dynamical simulations for benthic ecological systems of Mejillones and Antofagasta bays (SE Pacific): Comparative network structure and assessment of human impacts. *Ecological Modelling*. 309-310: 153-152.