

Variabilidad espacial de ensamblajes bentónicos intermareales en bahía Yendegaia, canal Beagle, ecorregión subantártica de Magallanes

JUAN PABLO RODRÍGUEZ¹ ✉, SEBASTIÁN ROSENFELD²,
FRANCISCO BAHAMONDE³, RICARDO ROZZI⁴ & ANDRÉS MANSILLA⁵

1. <https://orcid.org/0000-0003-4910-3847>, E-mail: Jurodrig@umag.cl;
2. <https://orcid.org/0000-0002-4363-8018>; 3. <https://orcid.org/0000-0002-8962-0489>;
4. <https://orcid.org/0000-0001-5265-8726>; 5. <https://orcid.org/0000-0003-3505-7018>

OPEN ACCESS

RESUMEN

Recibido:

23/09/2021

Revisado:

03/11/2021

Aceptado:

15/12/2021

Publicado en línea:

31/12/2021

Editora invitada:

Dra. Francisca Massardo Sección especial: Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos y Parque Marino Islas Diego Ramírez-Paso Drake

ISSN 0718-686X



La ecorregión subantártica de Magallanes posee una heterogénea costa de fiordos y canales, con una gran extensión de ecosistemas intermareales sujetos al efecto de condiciones climáticas extremas características de zonas de altas latitudes. Trabajos de investigación recientes sugieren que la estructura de los ensamblajes intermareales que habitan en ambientes extremos, como subantárticos y antárticos, presenta altas variaciones horizontales y verticales que se acentúan a escalas espaciales finas. Éste podría ser un patrón general en hábitats intermareales de altas latitudes del hemisferio sur, y en este trabajo evaluamos la hipótesis que la variabilidad horizontal y vertical de los ensamblajes bentónicos intermareales en ambientes extremos subantárticos es mayor a escalas finas. En marzo-abril de 2017 se analizó la variabilidad espacial sobre los ensamblajes bentónicos intermareales de bahía Yendegaia, Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos, como modelo de estudio con un diseño anidado con diferentes escalas espaciales que van desde centímetros a kilómetros. El análisis de los componentes de varianza y pseudo-varianza mostró una significativa variación horizontal y vertical a escalas finas. Se identificaron seis comunidades con una marcada zonación vertical. Las especies más representativas fueron el molusco *Perumytilus purpuratus* y las algas *Porphyra/Pyropia* sp1. y *Ulva flexuosa*, las que tuvieron una alta variación vertical en escalas finas. Estos patrones apoyan la hipótesis testeada, sin embargo, es probable que factores físicos locales del hábitat relacionados con cambios abióticos también influyan significativamente sobre las variaciones espaciales a pequeñas escalas en las comunidades de bahía Yendegaia. Por lo tanto, se propone extender este tipo de investigaciones incorporando la variabilidad temporal y datos ambientales en bruto. Estos estudios permitirán detectar los factores locales más influyentes sobre la variación espacial de los ensamblajes bentónicos intermareales subantárticos. Este

trabajo científico aporta información de base valiosa sobre patrones de distribución a escala espacial y propone factores ecológicos adicionales que podrían incidir sobre la distribución y abundancia de especies y ensamblajes bentónicos intermareales en ecosistemas subantárticos de Magallanes.

Palabras clave: biodiversidad, ecología, macroalgas, invertebrados marinos, heterogeneidad ambiental, riqueza de especies, estructura comunitaria, ecosistemas subantárticos, escala espacial.

Spatial variability of intertidal benthic assemblages in Yendegaia Bay, Beagle Channel, sub-Antarctic Magellanic ecoregion

CÓMO CITAR:

Rodríguez et al.

Variabilidad espacial de ensamblajes bentónicos intermareales en bahía Yendegaia, canal Beagle, ecorregión subantártica de Magallanes, Chile.

Anales Instituto de la Patagonia,

49. [https://doi.org/10.22352/](https://doi.org/10.22352/AIP202149017)

AIP202149017

Contribución de los autores:

JPR: Redacción general del manuscrito, confección de tablas, figuras y gráficos, análisis de los resultados obtenidos, discusión.

Muestreo y colecta de datos en terreno.

SR: Identificación taxonómica de invertebrados, Análisis de datos estadísticos, revisión del texto.

FB: Revisión bibliográfica, apoyo en la elaboración de referencias bibliográficas, revisión del texto.

RR: Revisión y correcciones del manuscrito, soporte logístico en terreno.

AM: Apoyo bibliográfico, revisión y correcciones del manuscrito.

Declaración de intereses:

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Financiamiento:

Sin financiamiento.

ABSTRACT

The sub-Antarctic Magellanic ecoregion has an heterogeneous coast of fjords and channels, with a large extension of intertidal ecosystems subject to the effect of characteristic high latitude areas extreme climatic conditions. Recent research work suggest that the structure of intertidal assemblages in extreme environments, such as sub-Antarctic and Antarctic, exhibit high horizontal and vertical variations that are accentuated at fine spatial scales of observation. We think this could be a general pattern in high-latitude intertidal habitats of the southern hemisphere. For this reason, in this work we test the hypothesis that the horizontal and vertical variability of intertidal benthic assemblages in extreme sub-Antarctic environments is greater at fine scales. In March-April 2017 we analyzed the spatial variability of the intertidal benthic assemblages of Yendegaia Bay, Cape Horn Biosphere Reserve, as a model, through a nested design with different spatial scales (centimeters to kilometers). The results of the variance and pseudo-variance components showed an important horizontal and vertical variation at fine scales. We identified six communities with a marked vertical zonation, being the most representative species were the mussel *Perumytilus purpuratus* and the macroalgae *Porphyra/Pyropia* sp1. and *Ulva flexuosa*. These species showed a high vertical variation in fine scales. Although the hypothesis tested is fulfilled, we think it is likely that local physical factors in the habitat related to abiotic changes are significantly influencing the spatial variations at small scales in the communities of Yendegaia Bay. Therefore, we propose that when doing this type of research, it is necessary to consider temporal variability and raw environmental data, which will allow us to know exactly which are the local factors that influence the spatial variation of the sub-Antarctic intertidal benthic assemblages. This scientific study provides valuable background information on distribution patterns at fine spatial scale and proposes additional ecological factors that could influence the distribution and abundance of intertidal benthic species and assemblages in Magellanic sub-Antarctic ecosystems.

Key words: biodiversity, ecology, macroalgae, marine invertebrates, environmental heterogeneity, species richness, community structure, sub-Antarctic ecosystems, spatial scale.

INTRODUCCIÓN

La relación entre las comunidades naturales y los procesos ecológicos que las influyen a diferentes escalas espaciales es un tema central de la ecología comunitaria (McCallen *et al.* 2019), sin embargo, hay regiones donde las singularidades de estas relaciones aún han sido poco exploradas. A partir de los patrones de distribución espacial de las especies en ecosistemas costero-rocosos, como la zonación vertical, se pueden inferir interacciones ecológicas, en los distintos niveles intermareales y submareales (Stephenson & Stephenson, 1949). Estos patrones de zonación se encuentran influenciados por procesos físicos (*e.g.* exposición al oleaje, tipo de sustrato y desecación) y por procesos biológicos (*e.g.* herbivoría, competencia, sucesión y reclutamiento) (Benedetti-Cecchi *et al.* 2000; Broitman *et al.* 2001; Marambio *et al.* 2016; Ojeda *et al.* 2017, 2019; Rosenfeld *et al.* 2018). Es importante notar que los patrones espaciales de zonación de las especies dependen y varían conforme a la escala espacial de observación (*e.g.* latitud, longitud, kilómetros, metros, centímetros) (Fraschetti *et al.* 2005; Valdivia *et al.* 2011; Hüne & Ojeda, 2012; Ojeda *et al.* 2014;).

Los hábitats intermareales generalmente representan territorios costeros largos y angostos, que permiten medir esta variabilidad espacial y realizar comparaciones entre variaciones de tipo horizontales y verticales a distintas escalas de observación (Benedetti-Cecchi, 2001; Catalán *et al.* 2020; Coleman, 2002; Foster, 1990; Underwood & Chapman, 1998). Las variaciones horizontales en los ensamblajes bentónicos del intermareal son generadas principalmente por la combinación de factores abióticos e interacciones bióticas (*e.g.* perturbación física, competencia, refugios, colonización y dispersión) (Benedetti-Cecchi *et al.* 1999, 2000; Díaz & McQuaid, 2011; Underwood & Chapman, 1998). En cambio, las variaciones verticales se deben principalmente al estrés abiótico generado por los cambios en los niveles de marea y grado de exposición, que resulta en una zonificación en la distribución de las especies en el intermareal (*e.g.* desecación, movimientos del agua y cambios de temperatura) (Benedetti-Cecchi *et al.* 2000; Klöser *et al.* 1996; Stephenson & Stephenson, 1949). Algunos estudios sugieren que los procesos ecológicos locales a escalas finas de observación (pocos centímetros y metros entre las unidades de muestreo) estarían generando una gran variabilidad horizontal en los ensamblajes bentónicos intermareales (Underwood & Chapman, 1996; Valdivia *et al.* 2011, 2014), mientras que procesos abióticos a grandes escalas regionales serían responsables de una gran variabilidad vertical (Catalán *et al.* 2020).

Estudios en latitudes altas del hemisferio sur, como en el estrecho de Magallanes, Chile, han demostrado que existen grandes diferencias en la variación vertical sobre los ensamblajes bentónicos intermareales, en escalas de uno a decenas de kilómetros con una alta variabilidad entre sitios en un mismo nivel del intermareal (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997). Más al sur, en la península Fildes, isla Rey Jorge, Antártica, se ha demostrado que la estructura de los ensamblajes bentónicos del intermareal y submareal depende significativamente de la variación horizontal a una escala más fina de observación (Valdivia *et al.* 2014). Ambos estudios indican que las variaciones, tanto horizontales como verticales, en ambientes de latitudes altas, dependen de las escalas espaciales de observación, siendo más altas a escalas finas, debido a la naturaleza de estos ecosistemas costeros que se encuentran influenciados principalmente por factores físicos extremos.

Los hábitats subantárticos al igual que los antárticos se encuentran fuertemente sometidos a factores físicos extremos que actúan como gradientes de estrés vertical (Ojeda *et al.* 2014, 2019). De este modo, los ensamblajes bentónicos intermareales representan un buen modelo de

estudio para comprobar la variabilidad espacial de las comunidades que habitan en los canales y fiordos de la ecorregión subantártica de Magallanes (sensu Rozzi *et al.* 2012). Esta región exhibe una topografía moldeada por las fluctuaciones glaciales durante el cuaternario (Clapperton, 1994), generando una extensa y heterogénea área costera con aspectos ecológicos claves para la diversidad de macroalgas y moluscos existentes (Aldea *et al.* 2020; Mansilla *et al.* 2013). En la ecorregión subantártica de Magallanes, se han identificado cerca de 234 especies de macroalgas (Ramírez, 2010; Santelices & Meneses, 2000) y unas 400 especies de moluscos (Aldea *et al.* 2020; Linse, 1999; Sirenko, 2006), con un alto grado de endemismo (>50% macroalgas y 38% moluscos). Esta alta diversidad de macroalgas y moluscos reportada en los canales subantárticos es relevante en la estructura de los ensamblajes bentónicos del intermareal (Soto *et al.* 2015).

Este trabajo presenta la primera investigación sobre los patrones de zonación de los ensamblajes bentónicos del intermareal de bahía Yendegaia en la costa sur de Tierra del Fuego. En particular, se midieron las variaciones verticales y horizontales en la composición de ensamblajes bentónicos intermareales en bahía Yendegaia, a lo largo de su distribución a diferentes escalas de observación espacial, a través de la riqueza de taxones, la estructura comunitaria y los taxones más representativos. Luego, se comparó estos patrones con aquellos descritos para el continente antártico (Valdivia *et al.* 2014), con el fin de proponer un modelo de estudios comparativos entre ecosistemas subantárticos y antárticos. Para esto, evaluamos la hipótesis que sostiene que la variabilidad espacial en los ensamblajes bentónicos del intermareal es alta a escalas espaciales finas de observación.

Este trabajo también contribuye al conocimiento de la biodiversidad y ecología intermareal en un sitio prioritario para la conservación contenido en el Parque Nacional Yendegaia, que forma parte de la Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos. Esta zona posee un amplio potencial como corredor biológico de sur a norte, debido a su área de depresión entre el seno Almirantazgo y canal Beagle (Rozzi *et al.* 2006a, 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Bahía Yendegaia se ubica al sur de la isla Tierra del Fuego y conecta con el canal Beagle, en la ecorregión subantártica de Magallanes, Chile. Esta área de estudio incluye sitios de muestreo y monitoreo en el interior y alrededores al Parque Nacional Yendegaia e integra la Red de Sitios de Estudios Ecológicos a Largo Plazo Cabo de Hornos (Rozzi *et al.* 2020). Se consideraron sitios de muestreo en las costas occidental y oriental de la bahía (Fig. 1).

Colecta de muestras biológicas

El trabajo de campo en bahía Yendegaia, se realizó durante el otoño (marzo-abril) del año 2017. Ocho sitios se seleccionaron de manera de cubrir la heterogeneidad ambiental de la bahía; considerando: eje norte-sur con distintas distancias a la desembocadura del río Yendegaia (extremo norte) y al canal Beagle (extremo sur); y el eje oeste-este con la distancia a las masas glaciares de la cordillera Darwin (hacia el oeste), por tanto, se cubrió la mayor extensión posible dentro de la bahía, junto con caracterizar el tipo de sustrato de cada sitio siguiendo el modelo de Rosenfeld *et al.* (2015) (Fig. 1; Tabla 1). Cada sitio tiene una extensión de costa de

Fig. 1. Imagen lado izquierdo muestra la localización del área de estudio bahía Yendegaia (interior del cuadro con líneas discontinuas) al sur de Tierra del Fuego, ecorregión subantártica de Magallanes, Chile. Imagen lado derecho muestra los sitios muestreados indicados con números.

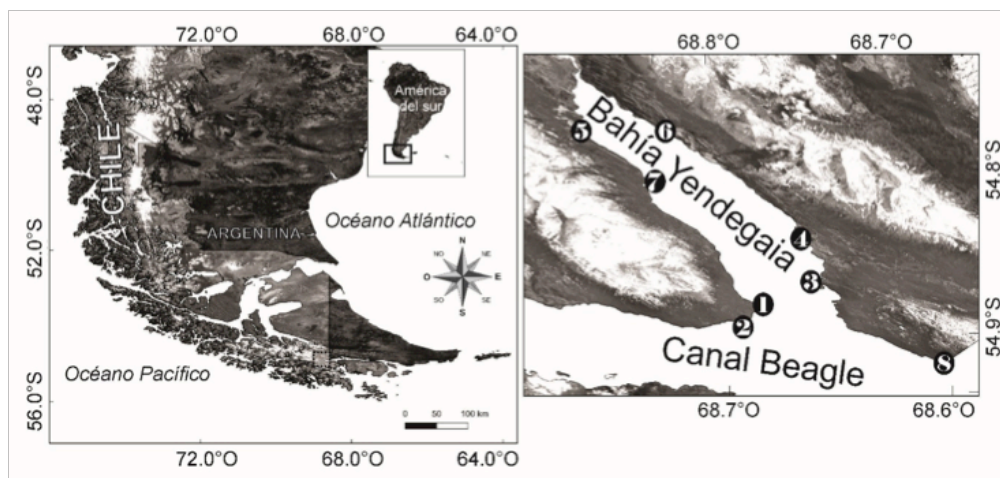
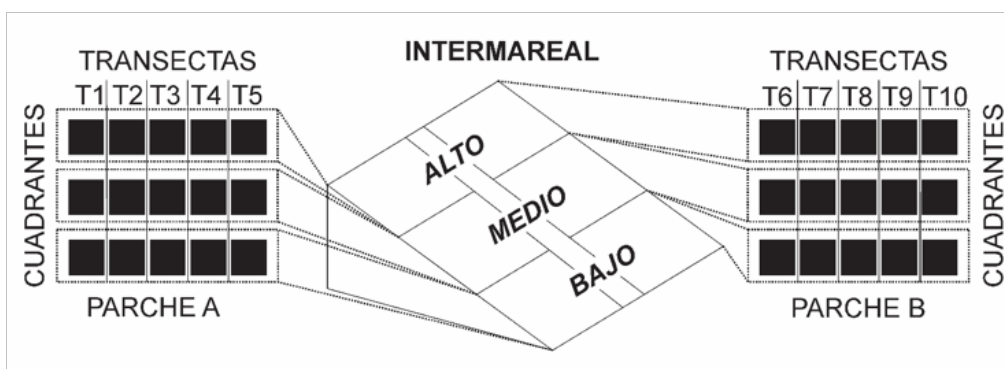


Tabla 1. Listado de sitios de muestreo y tipo de sustrato en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. Latitud y longitud expresados como grado, minutos y segundos.

Localidad	Código	Latitud	Longitud	Tipo de Sustrato
Punta Lobos (canal Beagle)	SITIO 1	54°54'12,9" S	68°42'10,3" O	Terrazas
Punta Lobos (suroeste bahía Yendegaia)	SITIO 2	54°54'47,5" S	68°42'21,5" O	Terrazas
Bahía Espátula (sureste de Caleta 2 de mayo)	SITIO 3	54°53'02,0" S	68°42'05,3" O	Terrazas y bolones grandes
Caleta 2 de mayo	SITIO 4	54°51'53,1" S	68°41'50,2" O	Terrazas y bolones pequeños
Caleta Ferrari (Ex estancia)	SITIO 5	54°51'25,2" S	68°49'10,0" O	Arena y guijarros
Caleta Ferrari (noreste)	SITIO 6	54°50'27,9" S	68°46'40,0" O	Arena y guijarros
Caleta Contreras	SITIO 7	54°52'11,1" S	68°46'36,9" O	Bolones grandes y pequeños
Hito 26 (canal Beagle)	SITIO 8	54°53'39,5" S	68°36'13,8" O	Terrazas

aproximadamente 150 m, la distancia mínima entre cada sitio fue de 1.000 m, y en cada uno de ellos se seleccionaron al azar dos parches intermareales separados por 15 m de distancia. Los rangos de marea en sectores del canal Beagle, debido a las características topográficas de sus bordes costeros, tienen en promedio 1,2 m (SHN, 2020; Ojeda *et al.* 2019). Los niveles intermareales se establecieron de acuerdo al método propuesto por Benedetti-Cecchi & Cinelli (1997), basándose en el nivel en alta y baja marea acorde a las predicciones de las tablas de mareas para los días de muestreo. La cobertura de especies fue registrada a través de un fotocuadrante a una altura fija de 1 metro de distancia del sustrato (Ojeda *et al.* 2017). La colecta de muestras se realizó cuidadosamente, con el fin de ocasionar el menor daño posible al ecosistema, y conservar especímenes representativos para su identificación en el laboratorio. En cada sitio se lanzó un total de 30 cuadrantes con una dimensión de 50 x 50 cm, de los cuales cinco fueron lanzados aleatoriamente por cada uno de los niveles del intermareal y en cada parche (Fig. 2). En los ocho sitios, se muestreó un total de 240 cuadrantes.

Fig. 2. Diseño experimental de cuadrantes de 50 x 50 centímetros utilizado en el intermareal de los sitios de estudio en bahía Yendegaia en Tierra del Fuego, ecorregión subantártica de Magallanes, Chile.



Las muestras fueron depositadas en bolsas plásticas y preservadas en formalina diluida al 4% con agua de mar (Mansilla *et al.* 2013). Las muestras fueron transportadas y analizadas en el Laboratorio de Ecosistemas Marinos Antárticos y Subantárticos (LEMAS) de la Universidad de Magallanes. Posteriormente, las muestras fueron identificadas al nivel taxonómico más bajo posible, a través de la caracterización y descripción de sus aspectos morfológicos, utilizando bibliografía especializada disponible. Para macroalgas se usó literatura específica de la zona de estudio (Borasó de Zaixso, 2004, 2013; Guiry & Guiry, 2021; Mansilla *et al.* 2013; Ramírez & Santelices, 1991; Skottsberg, 1907, 1941). Para la identificación de invertebrados se utilizó literatura específica para la zona de estudio (Aldea & Rosenfeld, 2011; Häussermann & Försterra, 2009; Rosenfeld *et al.* 2015). Finalmente, las muestras de macroalgas fueron herborizadas utilizando la metodología indicada por Ramírez (1995) y almacenadas en el herbario criptogámico del LEMAS (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/herbarium-details/?irn=258932>), de la Universidad de Magallanes.

Análisis de datos

Las variaciones en los ensamblajes bentónicos intermareales de bahía Yendegaia, a lo largo de diferentes escalas espaciales de observación, se determinaron calculando la riqueza como el número total de taxones identificado en cada cuadrante, y representando la estructura comunitaria a través del cálculo de la distancia de disimilitud de Bray-Curtis entre pares de observaciones (Bray & Curtis, 1957), usando los valores de cobertura transformados a proporción.

Realizamos un modelo mixto, univariado (ANOVA) sobre la riqueza de los taxones en el software IBM SPSS Statistics v25.0 (Armonk, NY: IBM Corp.) y otro multivariado (PERMANOVA) sobre las diferencias de Bray-Curtis calculadas a partir de los datos de cobertura de la estructura comunitaria en el software PRIMER 6 v6.1.13 con el complemento PERMANOVA+ v1.0.3 (PRIMER-E, Ltd. Plymouth, UK). Para los modelos mixtos incluimos como factores aleatorios el sitio, parche (anidado dentro del sitio) y como factor fijo el nivel del intermareal. La homogeneidad de varianza de la riqueza de taxones se examinó a través de gráficos Q-Q residuales-vs.-ajustes y normales, método considerado el más apropiado para muestras de gran tamaño (Field, 2009).

Para evaluar los patrones de variación en la estructura comunitaria de los ensamblajes bentónicos intermareales, utilizamos un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) en el software PRIMER 6 v6.1.13 (PRIMER-E, Ltd. Plymouth, UK), basado en la matriz de distancia de disimilaridad de Bray-Curtis (Kruskal & Wish, 1978) calculada a partir de los datos de cobertura transformados.

La contribución de cada taxón a la variación de la estructura comunitaria fue estimada a través del análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) (Clarke, 1993) usando el software PRIMER 6 v6.1.13 (PRIMER-E, Ltd. Plymouth, UK). En este procedimiento, usamos los datos de cobertura transformados a proporciones y el promedio de disimilitud entre grupos fue separado y expresado a través de la abundancia promedio de cada taxón, aplicando el corte de contribución de cada taxón en 90%.

Para evaluar la hipótesis de que la variabilidad de los ensamblajes bentónicos intermareales es alta a escalas finas de observación, calculamos los patrones de variación espacial en la riqueza de taxones, estructura comunitaria y los taxones más representativos en los ensamblajes bentónicos intermareales mediante el método propuesto por Valdivia *et al.* (2011,2014). En este procedimiento se calculan los componentes de varianza y pseudo-varianza obtenidos a través de los análisis ANOVA y PERMANOVA usando el paquete VCA en R v3.5.3 y el software PRIMER 6 v6.1.13 con el complemento PERMANOVA+ v1.0.3 (PRIMER-E, Ltd. Plymouth, UK), respectivamente. Los componentes de varianza y pseudo-varianza se estiman como la diferencia entre la media cuadrática (MS) y la MS del término inmediatamente inferior en la jerarquía anidada. En el caso de componentes de varianza negativa se establecieron en cero.

RESULTADOS

Caracterización de los ensamblajes bentónicos intermareales

A lo largo de la bahía se identificaron en total 38 taxones de macroalgas y 18 taxones de invertebrados (Tablas 2 y 3). Entre las macroalgas la división Rhodophyta fue la más diversa con 20 taxones, seguido por Chlorophyta y Ochrophyta con 10 y 8 taxones, respectivamente (Tabla 2). Entre las Rhodophyta destaca el género *Ceramium* con cuatro taxones y entre las Chlorophyta el género *Ulva* con cinco taxones. Los invertebrados registrados incluyeron sólo dos filos: moluscos y artrópodos. Los moluscos incluyeron tres clases: Polyplacophora (2 especies), Gastropoda (12 especies) y Bivalvia (2 especies) (Tabla 3). Sólo se registraron dos taxones de artrópodos, del subfilo Crustacea y clase Maxillopoda, incluyendo dos especies de picorocos: *Elminius kingii* Gray, 1831, y *Notomegabalanus concinnus* (Darwin, 1984).

En los ecosistemas inter y submareales de bahía Yendegaia, identificamos seis asociaciones biológicas dominadas en cobertura por especies de moluscos y crustáceos sésiles en los niveles superiores y por algas en los niveles inferiores (Fig. 3).

(1) Comunidad dominada por *Perumytilus purpuratus* Lamarck 1819. Estos bivalvos son muy comunes en los fiordos del sur de Chile, debido a que crecen en distintos tipos de sustratos, ya sea rocosos, arenosos y fangosos, y son capaces de tolerar amplias diferencias en la salinidad; además forman un hábitat tridimensional que alberga una gran diversidad de especies que habitan principalmente en zonas bajas del intermareal (Rosenfeld *et al.* 2015).

(2) Comunidad dominada por Cirripedios. Estos pequeños crustáceos con un exoesqueleto formado por placas calcáreas habitan principalmente sobre sustratos rocosos mayormente en la zona alta del intermareal (Bettini, 2009).

Tabla 2. Taxones de macroalgas identificados en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes.

TAXONES

DIVISIÓN CHLOROPHYTA

1. *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain 1912
 2. *Chaetomorpha linum* (O.F.Müller) Kützing 1845
 3. *Cladophora falklandica* (J.D.Hooker & Harvey) J.D.Hooker & Harvey 1847
 4. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey 1849
 5. *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret in Le Jolis 1863
 6. *Ulva flexuosa* Wulfen 1803
 7. *Ulva intestinalis* Linnaeus 1753
 8. *Ulva lactuca* Linnaeus 1753
 9. *Ulva linza* Linnaeus 1753
 10. *Ulva* sp.
-

DIVISIÓN OCHROPHYTA

1. *Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg 1907
 2. *Caepidium antarcticum* J.Agardh in Hohenacker 1859
 3. *Chordaria linearis* (J.D.Hooker & Harvey) A.D.Cotton 1915
 4. *Cladothele decaisnei* J.D.Hooker & Harvey 1845
 5. *Ectocarpus fasciculatus* Harvey 1841
 6. *Petalonia fascia* (O.F.Müller) Kuntze 1898
 7. *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link 1833
 8. *Scytothamnus fasciculatus* (J.D.Hooker & Harvey) A.D.Cotton 1915
-

DIVISIÓN RHODOPHYTA

1. *Bostrychia scorpioides* (Hudson) Montagne 1842
2. "*Chondrus*" sp.
3. *Catenella fusiformis* (J.Agardh) Skottsberg 1923
4. *Ceramium diaphanum* (Lightfoot) Roth 1806
5. *Ceramium* sp.
6. *Ceramium stichidiosum* J.Agardh 1876
7. *Ceramium virgatum* Roth 1797
8. *Coralina* Indet. (no geniculada)
9. *Glaphyrosiphon chilensis* M.E. Ramírez, Leister & P.W.Gabrielson
10. *Grateloupia* sp.
11. *Griffithsia* sp.
12. *Heterosiphonia* sp.
13. *Mazzaella laminarioides* (Bory de Saint-Vincent) Fredericq in Hommersand *et al.* 1993
14. *Nothogenia fastigiata* (Bory) P.G.Parkinson 1983

15. *Porphyra/Pyropia* sp1.
16. *Porphyra/Pyropia* sp2.
17. *Porphyra/Pyropia* sp3.
18. *Porphyra/Pyropia* sp4.
19. *Rhodymenia* sp.
20. *Sarcothalia crispata* (Bory) Leister in Hommersand *et al.* 1993

N° taxones = 38

Tabla 3. Taxones de invertebrados identificados en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes.

TAXONES

Phylum Mollusca

Clase *Polyplacophora*

1. *Plaxiphora aurata* (Spalowsky, 1795)
2. *Toncia lebruni* Rochebrune, 1884

Clase *Gastropoda*

1. *Argobuccinum pustulosum* (Lightfoot, 1786)
2. *Crepidatella cf. dilatata* Lamarck, 1822.
3. *Fissurella picta* (Gmelin, 1791)
4. *Margarella violacea* (P. P. King, 1832)
5. *Nacella deaurata* (Gmelin, 1791)
6. *Nacella magellanica* (Gmelin, 1791)
7. *Nacella mytilina* (Helbling, 1779)
8. *Pareuthria fuscata* Bruguière, 1789.
9. *Scurria ceciliana* (d'Orbigny, 1841)
10. *Siphonaria lessonii* Blainville, 1827
11. *Trophon geversianus* (Pallas, 1774)
12. *Trophon plicatus* (Lightfoot, 1786)

Clase *Bivalvia*

1. 1. *Mytilus chilensis* Hupé, 1854
2. 2. *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819)

Phylum Arthropoda

Clase *Maxillopoda*

1. *Elminius kingii* Gray, 1831
2. *Notomegabalanus concinnus* (Darwin, 1984)

N° taxones = 18

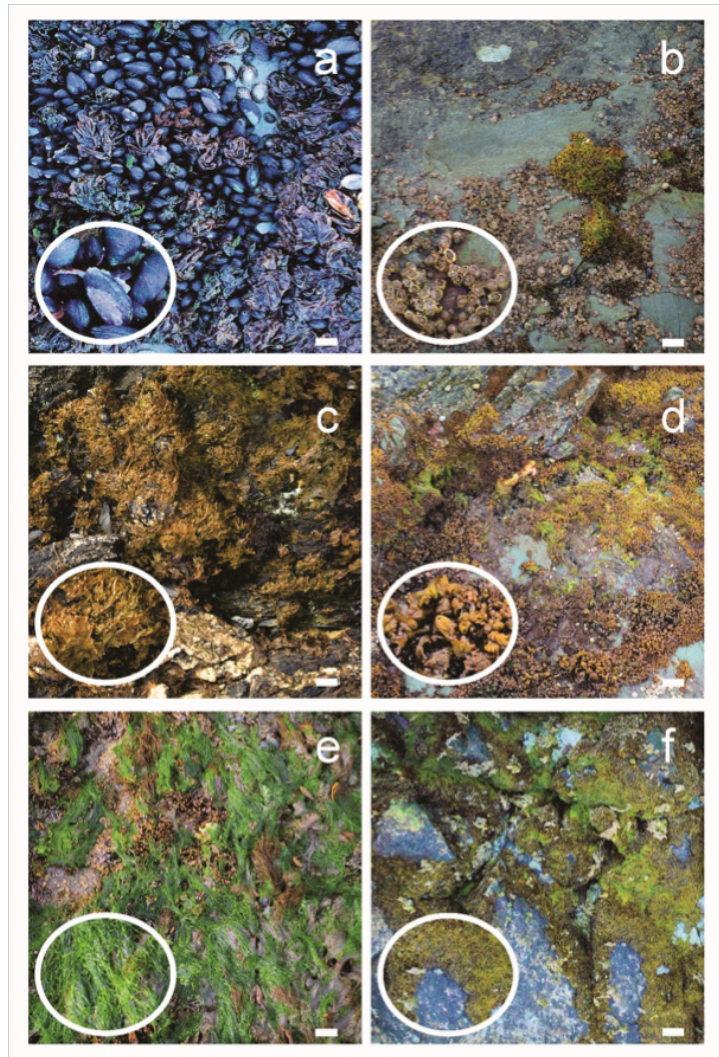


Fig. 3. Principales comunidades asociadas a los ensamblajes bentónicos intermareales de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes formadas por: a) Matrices de *Perumytilus purpuratus*; b) Matrices de Cirripedios; c) Algas foliosas *Porphyra*/*Pyropia* spp.; d) Alga terete corticada *Nothogenia fastigiata*; e) Algas foliosas *Ulva* spp. y f) Alga filamentosa *Bostrychia scorpioides*. Barra de escala: 1 cm.

(3) Comunidad dominada por el complejo *Porphyra/Pyropia* spp. Estas macroalgas de los géneros *Porphyra* o *Pyropia* tienen una alta capacidad de adaptación a condiciones ambientales extremas, debido a sus estrategias reproductivas pueden habitar desde la zona intermareal hasta el submareal somero (Romo *et al.* 2005).

(4) Comunidad dominada por *Nothogenia fastigiata* (Bory) P.G.Parkinson 1983. Esta especie de macroalga presenta un talo terete corticado y es capaz de formar un dosel que no supera los 5 cm de alto en las zonas medias y bajas del intermareal (Boraso de Zaixso, 2013).

(5) Comunidad dominada por *Ulva* spp. Las macroalgas del género *Ulva* exhiben una alta plasticidad morfológica que le permite tener un alto ámbito de distribución. Por tanto, es posible encontrarlas creciendo en todas las zonas del intermareal y parte del submareal somero (Hayden *et al.* 2003).

Fig. 4. Curva de acumulación de especies para cada sitio de estudio en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes.

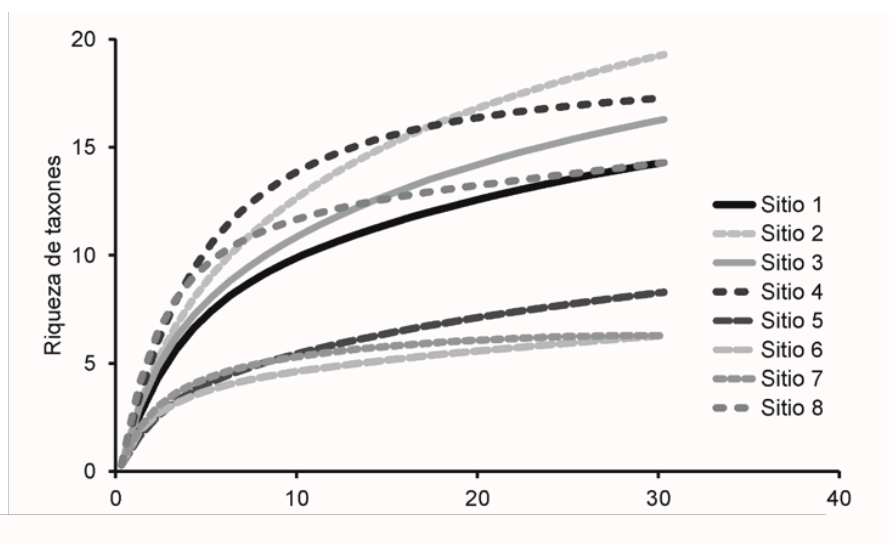


Fig. 5. Escala de patrones locales de la riqueza de taxones para cada sitio y nivel intermareal (alto, medio y bajo) en bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. Cada barra representa aproximadamente 10 metros de ancho de cada parche de sustrato en cada sitio (± 1 Error estándar, $n=5$). La línea punteada indica la gran media de la riqueza de taxones.

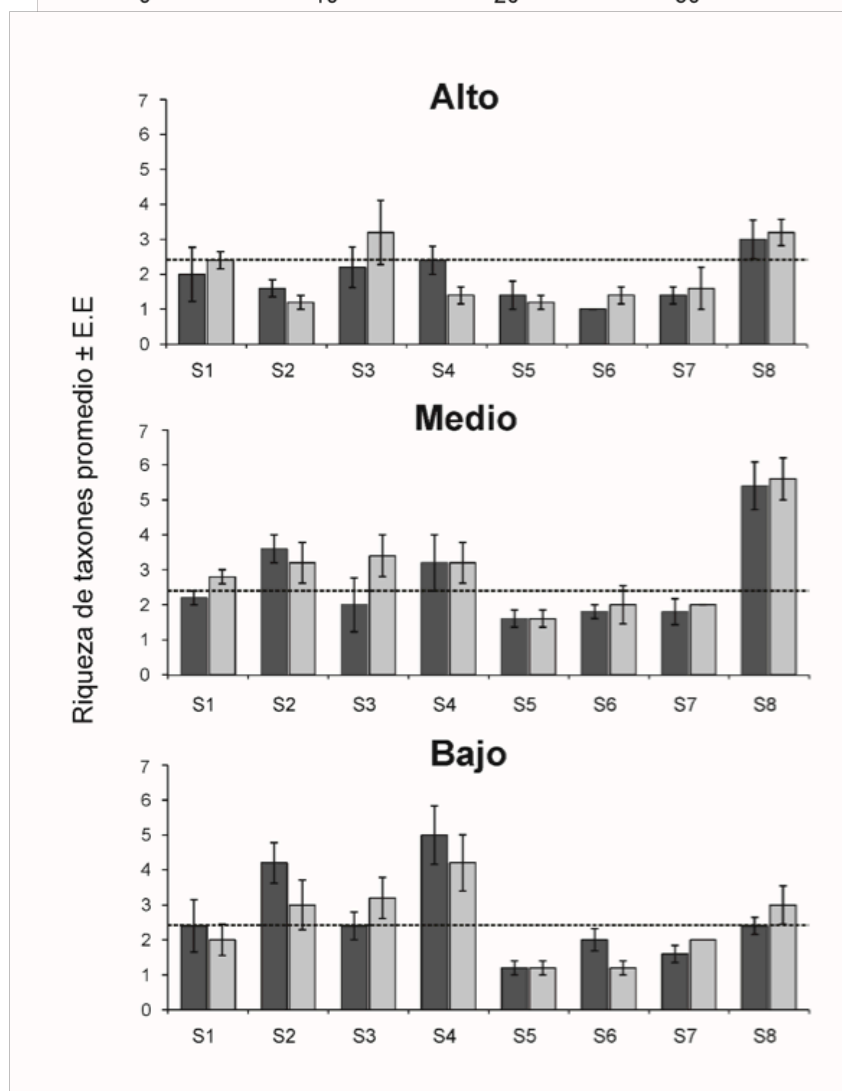
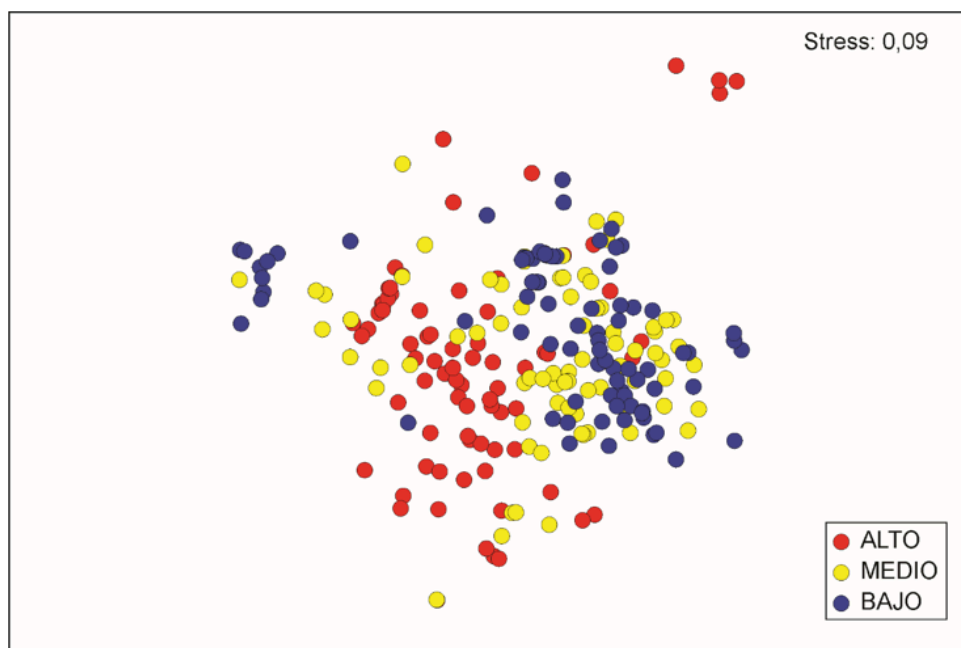


Fig. 6. Escalamiento multidimensional (MDS) para el hábitat intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. El sistema de ordenamiento distingue entre niveles del intermareal (alto, medio y bajo).



(6) Comunidad dominada por *Bostrychia scorpioides* (Hudson) Montagne 1842. Esta especie de macroalga tiene un talo tipo filamentoso/corticado de pequeño tamaño de hasta 5 cm de alto, es capaz de colonizar diversos sustratos y crecer en diversas condiciones ambientales, su distribución en el intermareal se encuentra restringida a los niveles superiores (Boraso de Zaixso, 2013; Sánchez de Pedro, 2019).

Variabilidad espacial de los ensamblajes bentónicos intermareales

La riqueza de taxones más alta se registró en los sitios más próximos a los sectores sur en la entrada de la bahía, que tienen una mayor influencia de las aguas del canal Beagle (Fig. 4). En general, los patrones locales de riqueza de taxones mostraron gran variabilidad vertical y horizontal (Fig. 5). La riqueza de taxones disminuye levemente desde el nivel intermareal bajo al alto, a excepción de los sitios que se encuentran hacia el interior de la bahía (S5, S6 y S7). Los patrones observados en la riqueza de taxones variaron entre las escalas de observación, ya que los sitios mostraron grandes diferencias en relación con los parches. De esta manera el análisis ANOVA sobre la riqueza de taxones indicó un efecto interactivo significativo entre los sitios (variación horizontal) y también en el factor nivel (del intermareal) por sitio (variación vertical) (Tabla S1).

El análisis MDS no mostró un patrón de variación evidente en la distribución de los taxones en el intermareal con una ordenación de los ensamblajes de los niveles medios entre los niveles altos y bajos (Fig. 6). Los resultados del PERMANOVA mostraron que existe una interacción significativa entre la influencia de la variabilidad horizontal y los efectos de los gradientes verticales sobre la estructura comunitaria de los ensamblajes bentónicos intermareales de bahía Yendegaia (Tabla S1).

Tabla 4. Análisis porcentaje de similitud (SIMPER) de taxones en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. Abundancias medias de taxones (datos transformados a proporción) en cada nivel intermareal.

Taxón	Abundancia media		Contribución acumulativa
	Alto	Medio	
<i>Porphyra/Pyropia sp1.</i>	0,11	0,03	14,11
<i>Ulva flexuosa</i>	0,02	0,10	26,13
<i>Perumytilus purpuratus</i>	0,01	0,10	37,54
<i>Bostrychia scorpioides</i>	0,05	0,03	46,06
<i>Rhizoclonium riparium</i>	0,04	0,05	53,91
<i>Cirripedia</i>	0,03	0,06	61,26
<i>Ulva linza</i>	0,03	0,01	64,89
<i>Porphyra/Pyropia sp4.</i>	0,00	0,03	68,36
<i>Ulva sp.</i>	0,00	0,03	71,74
<i>Ectocarpus fasciculatus</i>	0,02	0,01	75,10
<i>Nothogenia fastigiata</i>	0,00	0,03	78,37
<i>Porphyra/Pyropia sp3.</i>	0,03	0,00	81,62
<i>Mazzaella laminarioides</i>	0,00	0,03	84,83
<i>Ulva intestinalis</i>	0,03	0,00	87,79
<i>Cladophora falklandica</i>	0,02	0,01	90,68
<i>Ulva flexuosa</i>	0,10	0,14	19,63
<i>Perumytilus purpuratus</i>	0,10	0,11	35,32
<i>Porphyra/Pyropia sp4.</i>	0,03	0,09	44,58
<i>Cirripedia</i>	0,06	0,04	52,30
<i>Ulva sp.</i>	0,03	0,05	59,70
<i>Mazzaella laminarioides</i>	0,03	0,03	65,43
<i>Rhizoclonium riparium</i>	0,05	0,00	69,79
<i>Nothogenia fastigiata</i>	0,03	0,02	73,87
<i>Porphyra/Pyropia sp2.</i>	0,02	0,02	77,42
<i>Adenocystis utricularis</i>	0,01	0,02	80,37
<i>Bostrychia scorpioides</i>	0,03	0,00	83,17
<i>Porphyra/Pyropia sp1.</i>	0,03	0,00	85,91
<i>Ceramium virgatum</i>	0,00	0,02	88,27
<i>Caepidium antarcticum</i>	0,00	0,01	90,16

Material suplementario

Tabla S1. Resultados de los análisis de varianza sobre los patrones dependientes de la escala espacial de la riqueza de taxones (ANOVA) y la estructura comunitaria (PERMANOVA) en el intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. PERMANOVA calculado a partir de la similitud de Bray-Curtis con los datos de cobertura transformados a proporción. * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$.

Fuente	df	Riqueza de taxones			Estructura comunitaria		
		MS	F		MS	Pseudo-F	
NI	2	17,6	3,02		31929	2,8082	***
SI	7	21,595	2,9	*	32499	7,3646	***
PA(SI)	8	2,004	4,3	***	4413	1,6538	***
NIxSI	14	5,807	12,4	***	11370	3,1448	***
NIxPA(SI)	16	0,467	0,5		3615	1,3549	***
Res	192	1,2			2668		

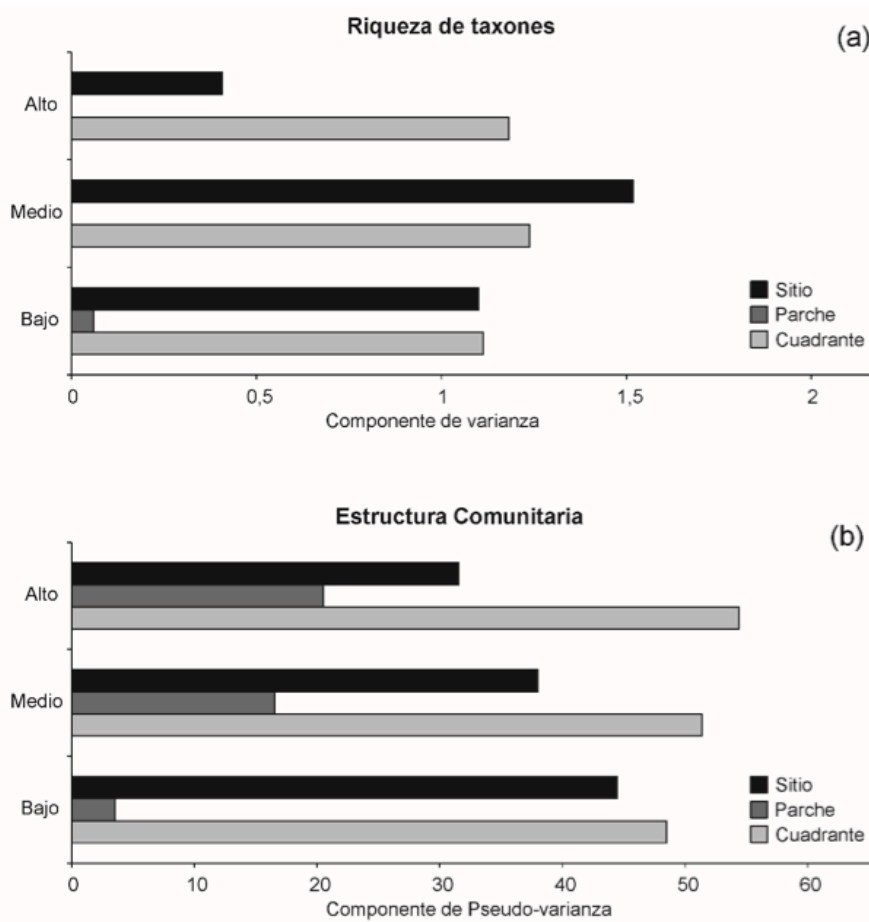
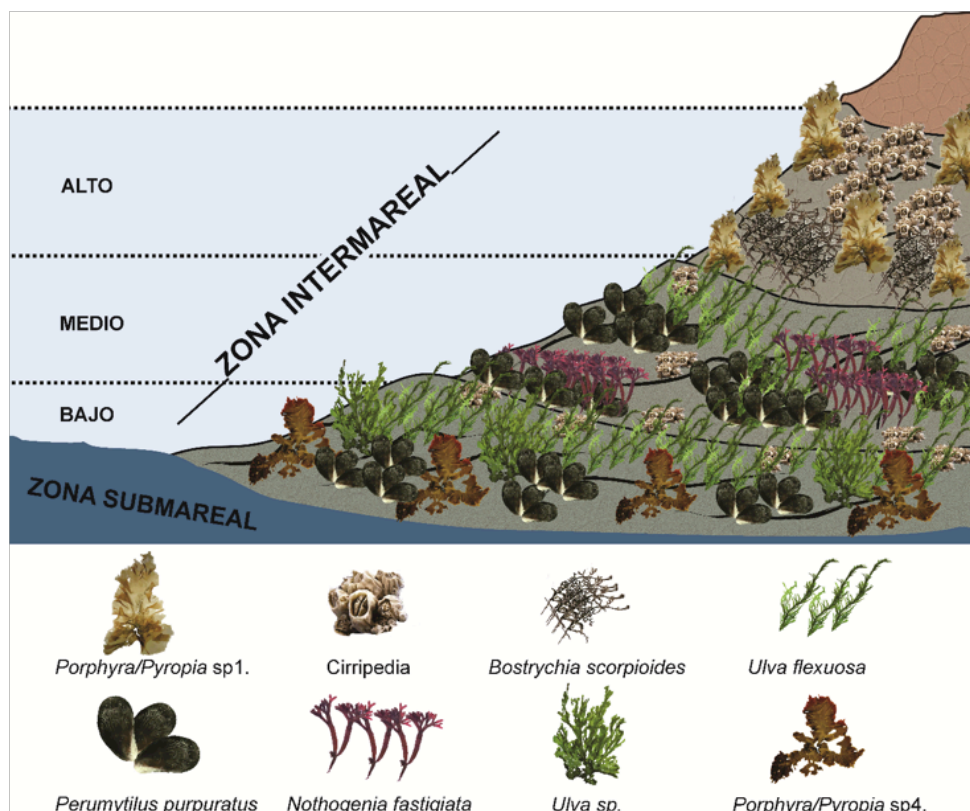


Fig. 7. a) Componente de varianza de la riqueza de taxones. b) Componente de pseudo-varianza de disimilitud de Bray-Curtis (%). A través de variabilidad de escalas espaciales y hábitat intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. Componentes de pseudo-varianza están transformados a raíz cuadrada para presentar los actuales valores de Bray-Curtis.

Fig. 8. Esquema de zonación vertical del intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. El esquema representa los taxones que conforman las seis principales comunidades asociadas a los ensambles bentónicos intermareales.

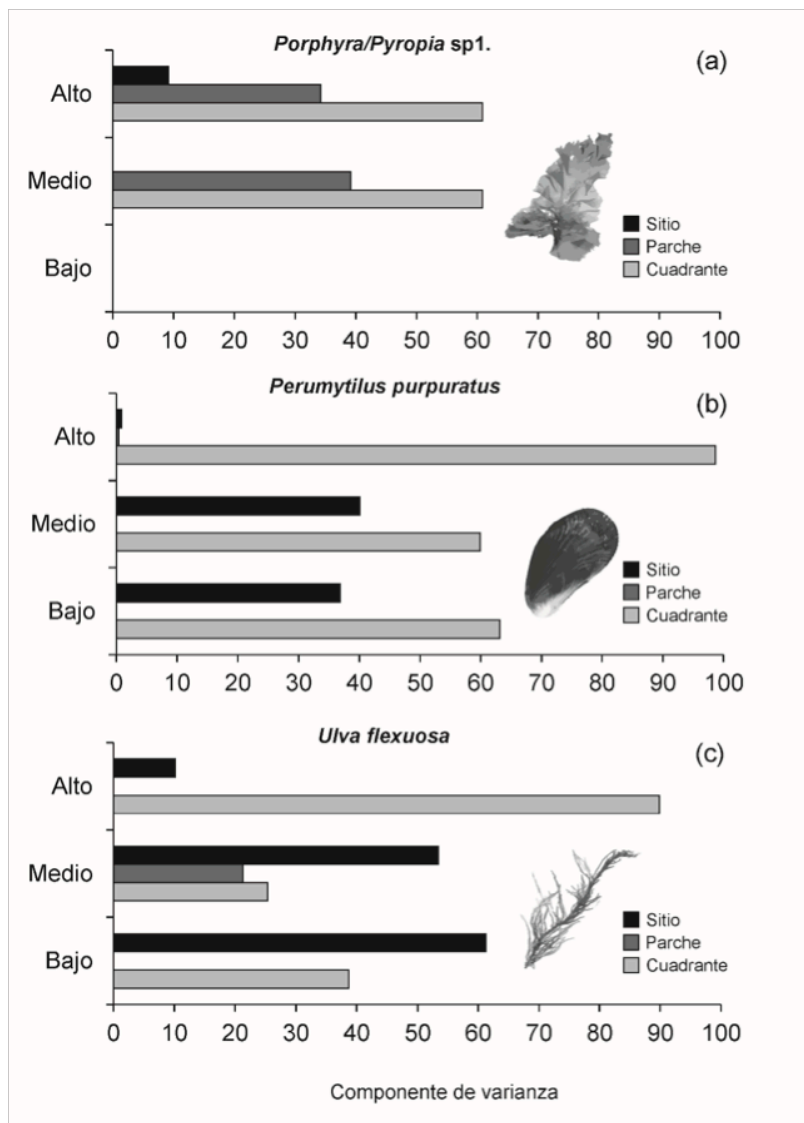


Los componentes de varianza de la riqueza de taxones no exhiben un patrón claro en los distintos niveles del intermareal. Sin embargo, es posible determinar que la mayor varianza a escala de sitio se encuentra en el nivel medio. En cuanto a escalas más finas (cuadrantes), la mayor varianza se encuentra en los niveles alto y medio del intermareal (Fig. 7a).

Por otra parte, los componentes de la pseudo-varianza en la estructura de la comunidad exhiben una alta variabilidad vertical dependiendo de la escala y los valores más altos de la varianza se encuentran representados por la escala de sitios y cuadrante. Los resultados también muestran que la pseudo-varianza a nivel de sitio disminuye desde el nivel bajo a alto, mientras que en escalas más finas (parches y cuadrantes) ocurre el efecto inverso (Fig. 7b).

El análisis SIMPER muestra que la estructura de la comunidad de los ensambles bentónicos intermareales de bahía Yendegaia, incluye 15 taxones que explican el 90% de la disimilitud entre los niveles alto y medio, y 14 taxones explican la disimilitud entre los niveles medio y bajo (Tabla 4). A su vez el intermareal alto está caracterizado por las algas foliosas *Porphyra/Pyropia* sp1., las filamentosas *B. scorpioides*, *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey 1849 y filtradores sésiles como los cirripedios. En cuanto al intermareal medio, está caracterizado por las algas foliosas *U. flexuosa*, filamentosas *R. riparium* y el alga terete corticada *N. fastigiata* y algunos invertebrados filtradores como el molusco bivalvo *P. purpuratus* y cirripedios. Por último, el intermareal bajo está caracterizado por las algas foliosas *U. flexuosa*, *Porphyra/Pyropia* sp4., *Ulva* sp. y el molusco filtrador *P. purpuratus* (Tabla 4, Fig. 8).

Fig. 9. Componente de varianza de los taxones dominantes a través de variabilidad de escalas espaciales y hábitat intermareal de bahía Yendegaia, ecorregión subantártica de Magallanes. a) *Porphyra/Pyropia* sp1. b) *Perumytilus purpuratus*. c) *Ulva flexuosa*.



En relación a los componentes de varianza de los taxones más representativos en base a los análisis SIMPER mostraron variaciones altas en las escalas más finas de observación. De esta manera, la presencia de la especie *Porphyra/Pyropia* sp1. fue más variable en escalas finas (parches y cuadrantes), principalmente en el intermareal alto (Fig. 9a); mientras que, en los niveles medios y bajos, las especies *P. purpuratus* y *U. flexuosa* muestran mayor varianza a escala de cuadrantes y de sitios respectivamente (Fig. 9 b c).

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron variaciones horizontales y verticales con efectos significativos a distintas escalas de observación en la riqueza de taxones, estructura comunitaria y los taxones más representativos de los ensamblajes bentónicos intermareales de bahía Yendegaia.

Los componentes de varianza y pseudo-varianza indican que en general los mayores patrones de variación horizontal y vertical ocurren en escalas finas de observación. Estos resultados concuerdan con otros trabajos que han reportado que la variabilidad espacial en escalas finas de observación es un factor relevante a considerar en los procesos espaciales que actúan sobre la ecología de los ensamblajes bentónicos de los ecosistemas costeros (Benedetti-Cecchi, 2001; Benedetti-Cecchi *et al.* 2003; Coleman, 2002; Frascchetti *et al.* 2005; Valdivia *et al.* 2011).

La estructura de las comunidades intermareales es fuertemente influenciada por la consistencia abiótica (Catalán *et al.* 2020). La alta variación horizontal en los ensamblajes bentónicos intermareales detectada en bahía Yendegaia permite inferir que la variación horizontal estaría siendo afectada por las características físicas del hábitat. En particular, los distintos tipos de sustratos que predominan en la bahía, que incluyen desde sustratos duros (*e.g.* bolones y terrazas) en sitios localizados en el sur cercanos a la entrada de la bahía a sustratos más blandos en aquellos sitios ubicados al norte, próximos a la desembocadura del río Yendegaia (*e.g.* arena, guijarros y fango).

Los patrones de zonación vertical de las especies observados en bahía Yendegaia son consistentes con patrones descritos para costas rocosas por Stephenson & Stephenson (1949), quienes mencionan que los factores causales de este patrón dependen fundamentalmente de las características físicas o biológicas del hábitat. Adicionalmente, Guzmán & Ríos (1981) mencionan que los factores locales influyen directamente en la variación vertical. Esto genera diferencias no solamente de un área a otra, sino que también en playas distintas de una misma área o incluso en una misma roca. Algunos estudios proponen que la alta variabilidad en escalas finas se debe a estos factores locales (Airoldi & Cinelli, 1997; Díaz & McQuaid, 2011). En ambientes heterogéneos como fiordos y canales subantárticos, se ha reportado que esta diversidad de hábitats influye en la estructura de las comunidades intermareales, mostrando cómo los factores locales determinan sus procesos espaciales y ecológicos (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997; Rosenfeld *et al.* 2018; Soto *et al.* 2012). Por esta razón, procesos físicos locales estarían relacionados con la alta variación vertical observada en la distribución de las especies de bahía Yendegaia, siendo afectadas por cambios en la salinidad producto del aporte de agua dulce de origen glacial y fluvial al interior de la bahía, con valores que fluctúan de 27 a 32 PSU en los primeros 10 metros de profundidad (Giesecke *et al.* 2019).

Las seis principales comunidades asociadas a los ensamblajes bentónicos del intermareal de bahía Yendegaia están compuestas principalmente por taxones que son capaces de tolerar grandes fluctuaciones de salinidad en el agua de mar. Por ejemplo, las matrices del bivalvo *P. purpuratus* y de cirripedios presentan una marcada zonación condicionada por factores abióticos (*e.g.* tipo de sustrato, exposición al oleaje y salinidad) (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997; Curelovich *et al.* 2009; Ojeda *et al.* 2014; Ríos & Mutschke, 1999). Para contrarrestar el efecto abiótico, *P. purpuratus* forma densas matrices que lo hace poco vulnerable a los factores físicos del ambiente (Alvarado & Castilla, 1996). Sin embargo, observamos que en bahía Yendegaia, las matrices de *P. purpuratus* presentaron diferentes patrones de zonificación, formando parches en los niveles medio y bajo, en vez de densas matrices. Esta distribución sigue un patrón similar al observado por Curelovich *et al.* (2018) para la zona contigua de ensenada Zaratiegui, Tierra del Fuego, Argentina. La formación de parches en las matrices de *P. purpuratus* estaría explicando la alta variabilidad que encontramos en escalas de sitios y cuadrantes. Por otro lado, las especies de macroalgas muestran una alta variabilidad horizontal y vertical, con géneros que están presentes a lo largo de toda la bahía (*e.g.* *Porphyra/Pyropia* y *Ulva*), altamente adaptados al estrés ambiental capaces

de habitar en ambientes con variaciones de salinidad en el agua de mar desde los 5 hasta los 35 PSU (Letelier *et al.* 2013).

Es importante mencionar que existen algunos aspectos biológicos que influyen sobre los patrones de distribución, riqueza y abundancia de las especies (Coleman, 2002; Noss, 1990), como los atributos funcionales de las especies (*e.g.* características tróficas, rasgos morfológicos, dispersión, estrategias reproductivas, etc.) (Francisco & de la Cueva, 2017). Algunos de estos aspectos biológicos ya han sido identificados en organismos que habitan en el intermareal de la ecorregión subantártica de Magallanes (Ojeda *et al.* 2017). En su estudio Ojeda *et al.* (2017) reportaron que la estructura comunitaria del intermareal bajo los sitios de bahía Róbalo y caleta Paula en el canal Beagle, depende del tipo de sustrato y de la identidad de las especies, siendo principalmente dominada por especies cuyas estructuras morfológicas externas les permiten habitar en sustratos de bolones y/o terrazas; así como: moluscos (concha), equinodermos (esqueletos con placas calcáreas), crustáceos (exoesqueleto con quitina) y peces (epidermis). Pese a que bahía Yendegaia se encuentra a una distancia aproximada de 65 km de bahía Róbalo y caleta Paula, presenta una composición y abundancia de taxones distinta. A diferencia de bahía Róbalo y caleta Paula, en bahía Yendegaia los organismos deben tener atributos funcionales claves para habitar en este tipo de ambientes con influencia glaciar. Algunos atributos funcionales importantes de destacar de los organismos dominantes en cobertura identificados en el intermareal de bahía Yendegaia, en macroalgas (*Porphyra/Pyropia* spp. y *U. flexuosa*), son: a) su capacidad de colonizar rápidamente cualquier espacio vacío en la zona intermareal producto de sus estrategias de vida debido a sus múltiples modos de reproducción y a su fenología anual (Bliding, 1963; Martins & Marques, 2002); y b) alta tolerancia a condiciones de baja salinidad pudiendo contrarrestar los efectos negativos de la salinidad reducida al tener una gran concentración de nutrientes en su entorno (Acha *et al.* 2004; Fong *et al.* 1996; Kamer & Fong, 2001; Kim & Lee, 1996; Larsen & Sand-Jensen, 2006). Por su parte, estos atributos en invertebrados (*P. purpuratus*) están asociados con su: a) alta capacidad de colonización debido a su abundante dispersión durante la fase larvaria (Navarrete *et al.* 2015); y b) amplia tolerancia fisiológica y plasticidad fenotípica debido a cambios ambientales en exposición al aire, tipo de sustrato, salinidad y pH del agua de mar (Pinochet *et al.* 2018; Ramajo *et al.* 2021).

Los 38 taxones identificados en este estudio representan un 39,6% de la flora intermareal de macroalgas total referida para el canal Beagle (96 taxones), reportadas en las expediciones de Hooker y Harvey (1845), Hooker (1847), Hariot (1889, 1895), Foslie (1907), Skottsberg (1907, 1921, 1923, 1941), Kylin & Skottsberg (1919), Hylmö (1919), y en los estudios de Searles (1978), Ávila *et al.* (1982), Santelices & Ojeda (1984), Mansilla *et al.* (2013) y Ojeda *et al.* (2019). Esta concentración de la diversidad de macroalgas resalta la importancia de conservar, proteger y desarrollar planes de manejo en el sitio prioritario de bahía Yendegaia, que alberga a casi la mitad de las especies de macroalgas presentes en el canal Beagle en la Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos (Rozzi *et al.* 2006b).

Concluimos que los procesos de mayor variación horizontal y vertical en los ensamblajes bentónicos del intermareal de bahía Yendegaia ocurren a escalas finas de observación, indicando que factores locales propios de hábitats heterogéneos sometidos a condiciones ambientales extremas influyen significativamente en la espacialidad y en los procesos ecológicos, acentuándose en escalas más finas de observación, tal como ocurre en ambientes antárticos. Sin embargo, para identificar patrones entre estos tipos de hábitats costeros fuertemente variables de altas

latitudes que están siendo alterados eventualmente por las actividades humanas y el impacto del cambio climático, pensamos que sería bueno incorporar sitios de monitoreo de largo plazo en ambientes marinos costeros, como, por ejemplo, la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM UC) en Chile central en Las Cruces (Navarrete *et al.* 2010), considerando la poca información temporal disponible acerca de la flora y fauna marina presentes al sur de la ecorregión subantártica de Magallanes. La incorporación de estos sitios de monitoreo tanto en bahía Yendegaia, como también en otras zonas remotas de importancia global, incluyendo el Parque Marino Islas Diego Ramírez–Paso Drake, actualmente el área marina protegida más austral de América y que cuenta con un gran número de taxones de macroalgas (86 especies) y moluscos (51 especies) (Marambio *et al.* 2020; Rosenfeld *et al.* 2020), permitiría recopilar información base para distinguir entre los impactos antropogénicos y las fluctuaciones naturales del presente y futuro sobre estos ecosistemas costeros marinos. Por otra parte, consideramos que es clave mejorar los aspectos metodológicos en futuros trabajos de este tipo, incorporando datos de cobertura y mediciones de biomasa en sus análisis, aprovechando las herramientas del software PRIMER y su complemento PERMANOVA para establecer una adecuada valoración de la dominancia de las especies presentes en estos hábitats costeros y perfeccionar la comprensión de los efectos locales, regionales y globales sobre la variabilidad espacial de los organismos marinos (*e.g.* Clarke *et al.* 2014; Cruz-Motta *et al.* 2020). Finalmente, la información obtenida en este estudio resulta una línea base para la creación y desarrollo de planes de manejo y conservación de los ecosistemas intermareales marinos que están ubicados en una zona de borde del Parque Nacional Yendegaia, en Tierra del Fuego, Chile.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se desarrolló en el marco del proyecto CORFO BPER16 “Diseño de un plan de gestión integral de turismo sustentable para la Reserva de Biosfera de Cabo de Hornos y sus Parques Nacionales” del cual la Corporación Nacional Forestal (CONAF) es la institución mandante, colaborando con su equipo profesional en el diseño y análisis de los resultados. A la Tenencia de Carabineros de Chile en Yendegaia, por todo el apoyo brindado durante esta labor. A Carolina Pérez Troncoso, por su apoyo en terreno. JR agradece a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo / Programa de becas/123 / Beca de Doctorado Nacional/2020 – 21200890, a la Universidad de Magallanes (UMAG), al Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), y a los proyectos CORFO BPER16 y FONDECYT 1180433, como fuentes de financiamiento.

LITERATURA CITADA

- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M., & Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44, 83-105.
- Airoldi, L., & Cinelli, F. (1997). Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 215(2), 269-288.
- Aldea, C., & Rosenfeld, S. (2011). Macromoluscos intermareales de sustratos rocosos de la playa Buque Quemado, Estrecho de Magallanes, sur de Chile. *Revista de biología marina y oceanografía*, 46(2), 115-124.
- Aldea, C., Novoa, L., Alcaíno, S., & Rosenfeld, S. (2020). Diversity of benthic marine mollusks of the Strait of Magellan, Chile (Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia): a historical review of natural history. *ZooKeys*, 963, 1-36.
- Alvarado, J. L., & Castilla, J. C. (1996). Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 133, 135-141.

- Ávila, M., Alveal, K., & Romo, H. (1982). Comunidades de algas epifitas en *Macrocystis pyrifera* de isla Navarino, Chile. *Gayana Botánica*, 38, 1-16.
- Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series*, 215, 79-92.
- Benedetti-Cecchi, L., & Cinelli, F. (1997). Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general? *Polar Biology*, 18(5), 337-343.
- Benedetti-Cecchi, L., Menconi, M., & Cinelli, F. (1999). Pre-emption of the substratum and the maintenance of spatial pattern on a rocky shore in the northwest Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 181, 13-23.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F., & Cinelli, F. (2000). The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia*, 123(3), 406-417.
- Benedetti-Cecchi, L., Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Micheli, F., Osio, G. C., & Cinelli, F. (2003). Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 293, 193-215.
- Bettini, F. (2009). Cirripedia-Cirripedios. In Häussermann, V., & Försterra, G. (Eds.), *Marine benthic fauna of Chilean Patagonia* (pp. 599-622). *Nature in Focus*.
- Bliding, C. (1963). A critical survey of European taxa in Ulvales. *Opera Botanica*, 8, 5-160.
- Boraso de Zaixso, A. (2004). Chlorophyta marinas de la Argentina. *Historia natural*, 3(2), 95-119.
- Boraso de Zaixso, A. (2013). Elementos para el estudio de las macroalgas de Argentina. Con colaboración de J. M. Zaixso. *Universitaria de la Patagonia*.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 325-349.
- Broitman, B. R., Navarrete, S. A., Smith, F., & Gaines, S. D. (2001). Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 21-34.
- Catalán, A. M., Valdivia, N., & Scrosati, R. A. (2020). Interhemispheric comparison of scale-dependent spatial variation in the structure of intertidal rocky-shore communities. *Ecosphere*, 11(6), e03068.
- Clapperton, C. M. (1994). The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67(4), 369-383.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143.
- Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P. J., & Warwick, R. M. (2014). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. In: Plymouth, Ltd, PRIMER-E.
- Coleman, M. A. (2002). Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 267(1), 53-74.
- Cruz-Motta, J. J., Miloslavich, P., Guerra-Castro, E., Hernández-Agreda, A., Herrera, C., Barros, F., Navarrete, S. A., Sepúlveda, R. D., Glasby, T. M., Bigatti, G., Cárdenas-Calle, M., Carneiro, P. B. M., Carranza, A., Flores, A. A. V., Gil-Kodaka, P., Gobin, J., Gutiérrez, J. L., Klein, E., Krull, M., Lazarus, J.F. *et al.* (2020). Latitudinal patterns of species diversity on South American rocky shores: Local processes lead to contrasting trends in regional and local species diversity. *Journal of Biogeography*, 47(9), 1966-1979.
- Curelovich, J. N., Lovrich, G. A., & Calcagno, J. A. (2009). New locality for *Notochthamalus scabrosus* (Crustacea, Cirripedia): Bahía Lapataia, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 37(2), 47-50.
- Curelovich, J. N., Lovrich, G. A., Cueto, G. R., & Calcagno, J. A. (2018). Recruitment and zonation in a sub-Antarctic rocky intertidal community. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(2), 411-422.
- Díaz, E. R., & McQuaid, C. D. (2011). A spatially explicit approach to trophic interactions and landscape formation: patchiness in small-scale variability of grazing effects along an intertidal stress gradient. *Journal of Ecology*, 99(2), 416-430.
- Field, A. (2009). *Discovering Statistics Using SPSS, Thrid Edition*.
- Fong, P., Boyer, K. E., Desmond, J. S., & Zedler J. B. (1996). Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 206, 203-221.

- Foslie, M. (1907). Antarctic and subantarctic Corallinaceae. In O. Nordenskjöld (Ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Sudpolar Expedition 1901-1903* (pp. 1-16).
- Foster, M. S. (1990). Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia*, 192(1), 21-33.
- Francisco, V., & de la Cueva, H. (2017). Nuevas perspectivas en la diversidad funcional de ambientes marinos. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(2), 261-275.
- Fraschetti, S., Terlizzi, A., & Benedetti-Cecchi, L. (2005). Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 13-29.
- Giesecke, R., Höfer, J., Vallejos, T., & González, H. E. (2019). Death in southern Patagonian fjords: Copepod community structure and mortality in land-and marine-terminating glacier-fjord systems. *Progress in Oceanography*, 174, 162-172.
- Guiry, M.D., & Guiry, G.M. (2021). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 20 Sep 2021.
- Guzmán, L., & Rios, C. (1981). Estructura de macroorganismos de una playa de bloques y cantos de Isla Wollaston, Archipiélago del Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 12, 257-271.
- Hariot, P. (1889). Algues. Mission Scientifique du Cape Horn, 1882-1883. *Botanique*, 5, 1-109.
- Hariot, P. (1895). Nouvelle contribution a l'étude des algues de la region Magellanique. *Journal de Botanique*, 9, 95-99.
- Häussermann, V., & Försterra, G. (2009). Marine benthic fauna of Chilean Patagonia. *Nature in Focus*.
- Hayden, H., Blomster, J., Maggs, C., Silva, P., Stanhope M., & Waaland, J. (2003). Linnaeus was right all along: Ulva and Enteromorpha are not distinct genera. *European Journal of Phycology*, 38(3), 277-294.
- Hooker, J. D. (1847). Flora Antarctica II. Algae. In *The botany of the Antarctic Voyage of H.M. discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843*. 1, 454-502.
- Hooker, J. D., & Harvey, W. H. (1845). Algae Antarcticae, being characters and descriptions of the hitherto unpublished species of algae, discovered in Lord Auckland's Group, Campbell's Island, Kerguelen's Land, Falkland Islands, Cape Horn and other southern circumpolar regions, during the voyage H.M. Discovery ships Erebus and Terror. *London Journal of Botany*, 4, 249-276, 293-298.
- Hüne, M., & Ojeda, J. (2012). Estructura del ensamble de peces costeros de los canales y fiordos de la zona central de la Patagonia chilena (48o-52oS). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47(3), 451-460.
- Hylmö, D. (1919). Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. In O. Nordenskjöld (Ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Sudpolar-Expeditionen 1901-1903* (pp. 1-20).
- IBM Corp. Released (2017). *IBM SPSS Statistics for Windows*, Version 25.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Kamer, K., & Fong, P. (2001). Nitrogen enrichment ameliorates the negative effects of reduced salinity on the green macroalga *Enteromorpha intestinalis*. *Marine Ecology Progress Series*, 218, 87-93.
- Kim, K. Y., & Lee, I. K. (1996). The germling growth of *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in laboratory culture under different combinations of irradiance and salinity and temperature and salinity. *Phycologia*, 35(4), 327-331.
- Klöser, H., Quartino, M. L., & Wiencke, C. (1996). Distribution of macroalgae and macroalgal communities in gradients of physical conditions in Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Hydrobiologia*, 333, 1-17.
- Kruskal, J. B., & Wish, M. (1978). *Multidimensional scaling*. Sage Publications.
- Kylin, H., & Skottsberg, C. (1919). Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen II. Rhodophyceen. In O. Nordenskjöld (Ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Swedischen Sudpolar Expedition 1901-1903* (pp. 1-88).
- Larsen, A., & Sand-Jensen, K. (2006). Salt tolerance and distribution of estuarine benthic macroalgae in the Kattegat-Baltic Sea area. *Phycologia*, 45, 13-23.
- Letelier, S., Báez, P., Ramírez, M. E., Rebolledo, A., Soto, E. H., & Naretto, J. (2013). Biotopos marinos intermareales y submareales (Crucero CIMAR 16 Fiordos) desde el Estrecho de Magallanes al Canal Beagle. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 62, 147-157.
- Linse, K. (1999). Mollusca of the Magellan region. A checklist of the species and their distribution. *Scientia Marina*, 63(1), 399-407.

- Mansilla, A., Ávila, M., Ramírez, M. E., Rodríguez, J. P., Rosenfeld, S., Ojeda, J., & Marambio, J. (2013). Macroalgas marinas bentónicas del submareal somero de la ecorregión subantártica de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 41(2), 51-64.
- Marambio, J., Rosenfeld, S., Ojeda, J., & Mansilla, A. (2016). Variación estacional en la composición de ensamblajes sublitorales de macroalgas asociadas al alga roja *Gigartina skottsbergii* Setchell & Gardner, en el Estrecho de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 44(2), 5-22.
- Marambio, J., Rosenfeld, S., Rodríguez, J. P., Méndez, F., Contador, T., Mackenzie, R., Goffinet, B., Rozzi, R., & Mansilla, A. (2020). Siete nuevos registros de macroalgas para el archipiélago Diego Ramírez (56°31'S): El valor del nuevo parque marino como sumidero de carbono y conservación de la biodiversidad subantártica. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 48(3), 99-111.
- Martins, I., & Marques, J. C. (2002). A model for the growth of opportunistic macroalgae (*Enteromorpha* sp.) in tidal estuaries. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 55(2), 247-257.
- McCallen, E., Knott, J., Nunez-Mir, G., Taylor, B., Jo, I., & Fei, S. (2019). Trends in ecology: Shifts in ecological research themes over the past four decades. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(2), 109-116.
- Navarrete, S. A., Gelcich, S., & Castilla, J. C. (2010). Long-term monitoring of coastal ecosystems at Las Cruces, Chile: Defining baselines to build ecological literacy in a world of change. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(1), 143-157.
- Navarrete, S. A., Largier, J. L., Vera, G., Tapia, F. J., Parragué, M., Ramos, E., Shinen J. L., Stuardo, C., & Wieters, E. A. (2015). Tumbling under the surf: wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. *Marine Ecology Progress Series*, 520, 101-121.
- Noss, R. F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4(4), 355-364.
- Ojeda, J., Rosenfeld, S., Marambio, J., Rozzi, R., & Mansilla, A. (2014). Patrones estacionales y espaciales de la diversidad de moluscos intermareales de bahía Róbalo, canal Beagle, Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(3), 493-509.
- Ojeda, J., Rodríguez, J., Rosenfeld, S., & Vega, N. (2017). Comparación de la estructura comunitaria entre plataformas y bolones del intermareal en isla Navarino, Reserva de Biósfera Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 45(3), 33-43.
- Ojeda, J., Marambio, J., Rosenfeld, S., Contador, T., Rozzi, R., & Mansilla, A. (2019). Seasonal changes of macroalgae assemblages on the rocky shores of the Cape Horn Biosphere Reserve, Sub-Antarctic Channels, Chile. *Aquatic Botany*, 157, 33-41.
- Pinochet, J., Domínguez, J., Neira, E., Rojas, C., Acuña, E., Cancino, J. M., & Brante, A. (2018). Tidal height and sand as potential drivers of the ecological interaction of the two intertidal mussels *Perumytilus purpuratus* and *Semimytilus algosus*. *Marine Ecology*, 39(4), e12503.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing 3.5.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramajo, L., Osoreo, S. J., Lagos, N. A., Broitman, B. R., Navarro, J. M., Vargas, C. A., Manríquez, P. H., & Lardies, M. A. (2021). Estuarine conditions more than pH modulate the physiological flexibility of mussel *Perumytilus purpuratus* populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 249, 107098.
- Ramírez, M. E. (1995). Recolección y colecciones científicas de macroalgas marinas. En E. K. Alveal (Ed.), *Manual de Métodos Ficológicos* (pp. 417-428). Universidad de Concepción.
- Ramírez, M. E. (2010). Flora marina bentónica de la región austral de Sudamérica y la Antártica. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 38(1), 57-71.
- Ramírez, M. E., & Santelices, B. (1991). Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Monografías Biológicas No5*. Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile. Publicaciones Periódicas, Vicerrectoría Académica.
- Ríos, C., & Mutschke, E. (1999). Community structure of intertidal boulder-cobble fields in the Straits of Magellan, Chile. *Scientia Marina*, 63(1), 193-201.

- Romo, H., Ávila, M., Candia, M., Núñez, M., Oyarzo, C., Galleguillos, F., & Cáceres, J. (2005). Manual de técnicas de cultivo de Luche (*Porphyra* sp.). Proyecto Fondef D011.1148, IFOP.
- Rosenfeld, S., Aldea, C., Ojeda, J., Hune, M., Marambio, J., & Mansilla, A. (2015). Habitantes Marinos. En T. Contador, S. Rosenfeld, J. Ojeda y J.H. Kennedy (Eds.), *Historia natural de los invertebrados acuáticos del Cabo de Hornos* (pp. 106-201). Ediciones Universidad de Magallanes.
- Rosenfeld, S., Marambio, J., Ojeda, J., Rodríguez, J. P., González-Wevar, C., Gerard, K., Contador, T., Pizarro, G., & Mansilla, A. (2018). Trophic ecology of two co-existing Sub-Antarctic limpets of the genus *Nacella*: spatio-temporal variation in food availability and diet composition of *Nacella magellanica* and *N. deaurata*. *ZooKeys*, 738, 1-35.
- Rosenfeld, S., Marambio, J., Aldea, C., Rodríguez, J. P., Méndez, F., González-Wevar, C., Gerard, K., Contador, T., Mackenzie, R., Rozzi, R., & Mansilla, A. (2020). Actualización del catastro de ensamble de moluscos costero-marinos del archipiélago Diego Ramírez (56°31'S), Chile: Un refugio para la economía sustentable y conservación subantártica. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 48(3), 113-125.
- Rozzi, R., Massardo, F., Anderson, C. B., Heidinger, K., & Silander Jr, J. A. (2006a). Ten principles for biocultural conservation at the southern tip of the Americas: The approach of the Omora Ethnobotanical Park. *Ecology and Society*, 11(1), 43.
- Rozzi, R., Massardo, F., Berghöfer, A., Anderson, C. B., Mansilla, A., Mansilla, M., Plana, J., Berghöfer, U., Barros, E., & Araya, P. (2006b). La Reserva de biosfera Cabo de Hornos. Programa MaB-UNESCO. Ediciones Universidad de Magallanes.
- Rozzi, R., Massardo, F., Mansilla, A., Anderson, C. B., Berghöfer, A., Mansilla, M., Gallardo, M. R., Plana, J., Berghöfer, U., Arango, X., & Russell, S. (2007). La Reserva de Biosfera Cabo de Hornos: Un desafío para la conservación de la biodiversidad e implementación del desarrollo sustentable en el extremo austral de América. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 35, 55-62.
- Rozzi, R., Armesto, J. J., Gutiérrez, J., Massardo, F., Likens, G., Anderson, C. B., Poole, A., Moses, K., Hargrove, G., Mansilla, A., Kennedy, J. H., Willson, M., Jax, K., Jones, C., Callicott, J. B., & Kalin, M. T. (2012). Integrating ecology and environmental ethics: Earth stewardship in the southern end of the Americas. *BioScience*, 62, 226-236.
- Rozzi, R., Crego, R. D., Contador, T., Schüttler, E., Rosenfeld, S., Mackenzie, R., Barroso, O., Silva-Rodríguez, E. A., Álvarez-Bustos, X., Silva, A., Ramírez, I., Mella, J., Herrerros, J., Rendoll-Cárcamo, J., Marambio, J., Ojeda, J., Méndez, F., Moses, K. P., Kennedy, J. H., Hargrove, E., Russell, S., Goffinet, B., *et al.* (2020). Un centinela para el monitoreo del cambio climático y su impacto sobre la biodiversidad en la cumbre austral de América: la nueva red de estudios ecológicos a largo plazo Cabo de Hornos. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 48(3), 45-81.
- Sánchez de Pedro, R. (2019). Estudio ecofisiológico de la zonación intermareal de las rodófitas estuáricas *Bostrychia scorpioides* (Hudson) Montagne ex Kützing y *Catenella caespitosa* (Withering) L.M. Irvine. *Boletín de la Sociedad Española de Ficología* 55, 63-69.
- Santelices, B., & Meneses, I. (2000). A reassessment of the phytogeographic characterization of temperate Pacific South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(4), 605-614.
- Santelices, B., & Ojeda P. (1984). Population dynamics of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* in Puerto Toro, Isla Navarino, Southern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 14, 175-183.
- Searles, R. B. (1978). The genus *Lessonia* Bory (Phaeophyta, Laminariales) in Southern Chile and Argentina. *British Phycological Journal*, 13, 361-381.
- SHN. (2020). Servicio de Hidrografía Naval, Argentina. http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/Tmareas/Form_TPSMareas.asp. Accessed 15 June 2020.
- Sirenko, B. (2006). Report on the present state of our knowledge with regard to the chitons (Mollusca: Polyplacophora) of the Magellan Strait and Falkland Islands. *Venus*, 65(1-2), 81-89.
- Skottsberg, C. (1907). Zur kenntnis der Subantarktischen und Antarktischen meeresalgen I. Phaeophyceen. In O. Nordenskiöld (Ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Sudpolar-Expedition 1901-1903*. 4(6), 1-172.
- Skottsberg, C. (1921). Marine algae I. Phaeophyceae. In *Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und der Feurlande 1907-1909*. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar*, 61(11), 1-56.

- Skottsberg, C. (1923). Marine Algae II. Rhodophyceae. In *Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und der Feurlande 1907-1909*. Kungliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, 63(8), 1-70.
- Skottsberg, C. (1941). Communities of marine algae in subantarctic and Antarctic waters. *Kongliga Svenska Vetenskap Akademiens Handlingar*, 19(4), 1-92.
- Soto, E., Báez, P., Ramírez, M.E., Letelier, S., Naretto, J., & Rebolledo, A. (2012). Biotopos marinos intermareales entre Canal Trinidad y Canal Smyth, sur de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47, 177-191.
- Soto, E. H., Báez, P., Ramírez, M. E., Letelier, S., Naretto, J., & Rebolledo, A. (2015). Biotopos marinos intermareales y sublitorales someros entre Canal Trinidad y Canal Smyth, XII región, Chile. *Revista Ciencia y Tecnología del Mar*, 36, 91-103.
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 37, 289-305.
- Underwood, A. J., & Chapman, M. G. (1996). Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*, 107(2), 212-224.
- Underwood, A. J., & Chapman, M. G. (1998). Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine and Freshwater Research*, 49(3), 241-254.
- Valdivia, N., Scrosati, R. A., Molis, M., & Knox, A. S. (2011). Variation in community structure across vertical intertidal stress gradients: how does it compare with horizontal variation at different scales? *PLoS One*, 6(8), e24062.
- Valdivia, N., Díaz, M. J., Holtheuer, J., Garrido, I., Huovinen, P., & Gómez, I. (2014). Up, down, and all around: scale-dependent spatial variation in rocky-shore communities of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. *PLoS One*, 9(6), e100714.

Apéndice: Afiliación de cada autor

Número afiliación	Nombre de la institución y/o organización Afiliación
1	Laboratorio de Ecosistemas Marinos Antárticos y Subantárticos (LEMAS), Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile
2	Programa de doctorado en Ciencias antárticas y Subantárticas, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile
3	Programa de Conservación Biocultural Subantártica, Instituto de Ecología y Biodiversidad, Chile.
4	Programa de doctorado en Ciencias, mención en Ecología y Biología Evolutiva, Universidad de Chile, Santiago, Chile
5	Parque Etnobotánico Omora, Universidad de Magallanes, Puerto Williams, Chile
6	Department of Biology, University of North Texas, USA

Autor	Afiliación
Juan Pablo Rodríguez	1, 2
Sebastián Rosenfeld	1, 3, 4
Francisco Bahamonde	1
Ricardo Rozzi	3,5,6
Andrés Mansilla	1.3