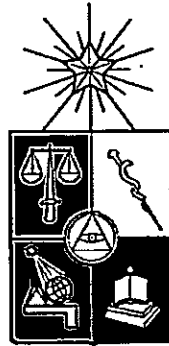


UCH-FC
DOC-EBE
M 843
C 1

**GRADIENTES LATITUDINALES Y BATIMÉTRICOS DE LA
RIQUEZA DE ESPECIES DE POLIQUETOS BENTÓNICOS A LO
LARGO DE LA COSTA DEL PACÍFICO DE SUDAMÉRICA**



Universidad de Chile

Tesis

Entregada a la Universidad de Chile

en cumplimiento Parcial de los Requisitos

Para Optar al Grado de

Doctor en Ciencias Mención Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Rodrigo Alexis Moreno Morales

Marzo, 2013

Director de Tesis: Dr. Elie Poulin

Co-Director de Tesis: Dr. Marcelo M. Rivadeneira

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE



INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado
presentada por el candidato

Rodrigo Alexis Moreno Morales

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al
grado de Doctor en Ciencias mención Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de
Defensa de Tesis rendido el día 28 de Enero de 2013.

Directores de Tesis:

Dr. Elie Poulin Charmolue

Dr. Marcelo M. Rivadeneira

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Víctor H. Marín

Dr. Mauricio Canals

Dr. Fabio A. Labra

Handwritten signatures of the thesis directors and evaluation committee members, written over dotted lines. The signatures are: a large signature for Dr. Elie Poulin Charmolue, a signature for Dr. Marcelo M. Rivadeneira, a signature for Dr. Víctor H. Marín, a signature for Dr. Mauricio Canals, and a signature for Dr. Fabio A. Labra.



DEDICATORIA

El presente trabajo está dedicado a mi familia: Rosa, Jorge y Elizabeth, quiénes me han apoyado incondicionalmente a través del tiempo, y especialmente para Francisca, Juan José Ignacio, Patita y mi bebé, mi querida y recordada Ota (Q.E.P.D.), y a toda la comunidad metalera.

'... all models are wrong, but some are useful'

George E.P. Box

*'... Es necesario aprender a navegar en un océano de incertidumbre
a través de archipiélagos de certeza'*

Edgar Morin

RESUMEN BIOGRÁFICO



Soy Rodrigo Alexis Moreno Morales, nací en Santiago el 18 de diciembre de 1974. Realicé mis estudios de enseñanza básica y media en el Liceo Católico Atacama de Copiapó, III Región de Atacama y obtuve mi habilitación profesional de Biólogo Marino por la Universidad Arturo Prat en el año 2000. Posteriormente obtuve mi grado de Magíster en Ciencias mención Zoología por la Universidad de Concepción en Enero de 2005. Desde el año 2003 hasta la fecha, me desempeño como Investigador Adjunto del Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Chile. En Marzo de 2007 ingrese al programa de Doctorado en Ciencias mención Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile, donde fui asociado doctoral del Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), bajo la tutoría del Dr. Elie Poulin, y colaboré en diversas actividades docentes en el curso de pregrado Zoología I y de postgrado en el curso Procesos Evolutivos: Métodos de Reconstrucción Filogenética. Paralelamente obtuve mi Diploma en Estadística por la Universidad de Chile en agosto de 2009 y me he especializado en Bioestadística mediante la realización de cursos del Programa de Magíster en Bioestadística de la Facultad de Medicina de esta misma casa de estudio apoyado por el Profesor Sergio Alvarado. Adicionalmente, con el apoyo de la Dra. Yasna Orellana del INTA - Universidad de Chile, obtuve mi adiestramiento formal (axiomático) inicial en Estadística Bayesiana. He publicado más de una treintena de artículos en revistas de corriente principal, nacionales, capítulos de libros y libros de divulgación en educación ambiental y conservación biológica con el Ministerio del Medio Ambiente. He sido revisor de proyectos regulares para Fondecyt y de artículos científicos para *The American Naturalist*, *Journal of Biogeography*, *Deep-Sea Research*, *Revista Chilena de Historia Natural*, entre otras revistas de corriente principal.

AGRADECIMIENTOS

A Elie Poulin y Marcelo M. Rivadeneira por haberme apoyado permanentemente en las distintas etapas del devenir académico doctoral. Agradezco también al Prof. Nicolás Rozbaczylo por haberme dado la oportunidad de colaborar junto a él en el estudio de los poliquetos desde que llegué como investigador adjunto en 2003 al Departamento de Ecología de la Pontificia Universidad Católica de Chile. Especial mención para el Dr. Patricio A. Camus (Universidad Católica de la Santísima Concepción) por la revisión crítica de los manuscritos de esta tesis y por alentarme constantemente a seguir investigando en biogeografía y macroecología.

A Dimitri Gutiérrez, Luis Quipúzcoa, Edgardo Enríquez y Robert Marquina (Laboratorio de Bentos Marino, Instituto del Mar del Perú- IMARPE) por la enorme ayuda prestada en el trabajo de laboratorio y en la construcción de la base de datos de poliquetos bentónicos del Perú. A mi comisión de evaluación por perfeccionar mis ideas, personalmente al Dr. Víctor H. Marín, Dr. Mauricio Canals y Dr. Fabio A. Labra.

Especial reconocimiento para mis grandes amig@s María José Pérez, Marjorie Correa, Jimena Guerrero, Angela Valiente, Pamela Morales, Juan Luis Allendes, Jorge Zamorano, Daniel Aguilera y Ricardo Segovia, por el incondicional apoyo que me han proporcionado en todo ámbito durante estos años en el postgrado. Igual mención para mi gran amigo Sergio Alvarado "grincho" por toda la ayuda desplegada para formalizarme y certificarme (anti *black-box* y apreta botones) en el ámbito de la Bioestadística (frecuentista y bayesiana) y áreas afines. También agradezco a mis compañeros de generación por los buenos años compartidos en este particular trance académico.

Finalmente, agradezco a las siguientes Instituciones que me apoyaron y me

brindaron Financiamiento: Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), el Programa de Estadías Cortas de Investigación del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Vicerrectoría de Asuntos Académicos de la Universidad de Chile, Beca Chile para pasantía doctoral en el extranjero, Beca de mantención (D-21070030) y de Apoyo a la Realización de Tesis Doctoral (AT-24091021) otorgada por la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT), Chile.

| INDICE DE MATERIAS | Página |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| PREFACIO | |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 3 |
| CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL | |
| 1.1. Gradientes de diversidad latitudinal y batimétrica | 5 |
| 1.2. Hipótesis sobre el gradiente de diversidad | 6 |
| 1.2.1. Hipótesis generales | 6 |
| 1.2.2. Hipótesis específicas | 11 |
| 1.3. Sistema de estudio | 19 |
| 1.4. Modelo de estudio | 24 |
| 1.5. Planteamiento de objetivos e hipótesis | 29 |
| | |
| CAPÍTULO II. AN INVERSE LATITUDINAL GRADIENT OF BENTHIC POLYCHAETES RICHNESS ALONG THE PACIFIC COAST OF SOUTH AMERICA | 45 |
| | |
| CAPÍTULO III. TESTING THE METABOLIC THEORY OF ECOLOGY IN MARINE POLYCHAETES | 74 |
| | |
| CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN GENERAL | 105 |

LISTA DE TABLAS

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Tabla 1. Algunas hipótesis propuestas para explicar los gradientes latitudinales de diversidad (Fuente: Modificado de Willig et al. 2003; Wiens & Graham, 2005 y Mittelbach et al. 2007). Se presentan las hipótesis ecológicas basadas en el estudio del nicho fundamental e interacciones ecológicas, hipótesis evolutivas e históricas, y la propuesta de la hipótesis estocástica basada en modelos nulos.

CAPÍTULO II. AN INVERSE LATITUDINAL GRADIENT OF BENTHIC POLYCHAETES RICHNESS ALONG THE PACIFIC COAST OF SOUTH AMERICA

Table 1. Summary of the ordinary least squares (OLS) and simultaneous autoregressive model (SAR_{err}) regressions between benthic polychaete species richness and different variables used to test hypotheses that potentially explain the inverse latitudinal gradient of richness (LGR). AIC = Akaike information criterion. AICw= Weighted Akaike information criterion. Asterisks indicate statistically significant values ($P < 0.05$).

Table 2. Results of the autocorrelogram analysis based on Moran's I index, used to evaluate the existence of taxonomic conservatism in the midpoint of latitudinal distribution for benthic polychaete species along the Pacific coast of South America.

CAPÍTULO III. TESTING THE METABOLIC THEORY OF ECOLOGY IN MARINE POLYCHAETES

Table 1. Summary of six regression models evaluated that provide a total of 14 competing models, taking in consideration the mean annual temperature of the sea surface (SST), bottom temperature at minimum depth, (TminD), and bottom temperature at maximum depth (TmaxD) for benthic polychaetes species richness along PSA. All models accounted for spatial autocorrelation using a GLS. AIC = Akaike information criterion. BIC=Bayesian information criterion. Δ AIC= Delta Akaike information criterion. Δ BIC= Delta Bayesian information criterion. AIC_w= Weighted Akaike information criterion. BIC_w= Weighted Bayesian information criterion. Pseudo R².

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Figura 1. Mapa que indica el área de estudio a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica, con una extensión geográfica que abarca desde el límite tropical ecuatorial norte de los 3°S hasta los 56°S.

CAPÍTULO II. AN INVERSE LATITUDINAL GRADIENT OF BENTHIC POLYCHAETES RICHNESS ALONG THE PACIFIC COAST OF SOUTH AMERICA

Figure. 1. Latitudinal extent of 542 benthic polychaete species' distributions along the Pacific coast of South America.

Figure 2. Total number of benthic polychaetes species found along the Pacific coast of South America within each 0.5° band of latitude (black lines with data points). The solid lines show the 95 % prediction curves sampled without replacement using the program "Mid-Domain Null" (50000 runs). The dotted black line shows the standard linear regression fit to the data.

Figure 3. Relationship between benthic polychaete species richness and (a) sea surface temperature (SST), (b) primary productivity, (c) shelf area, and (d) \log_{10} of mean latitudinal range.

Figure 4. Evaluation of sampling artifacts introduced by temporal changes in the year of species description of benthic polychaetes along the Pacific coast of South America.

Figure 5. Latitudinal variation of taxonomic distinctness in benthic polychaete species along the Pacific coast of South America (PSA). The black points show the taxonomic distinctness ($\Delta+$) variation along PSA. The solid lines show the low and upper 95% confidence intervals, respectively.

CAPÍTULO III. TESTING THE METABOLIC THEORY OF ECOLOGY IN MARINE POLYCHAETES

Figure 1. Geographic variation in bathymetric patterns in temperature and species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Filled circles show the observed values for a) minimum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$), b) maximum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$) and c) species richness as a function of depth and latitude along the PSA.

Figure 2. Bathymetric patterns in temperature and species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Filled circles show the observed values for a) minimum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$), b) maximum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$) and c) species richness. Black curves show fitted exponential functions $f(\text{depth}) = a \times e^{-b \times \text{depth}}$. Gray curves show the 95% confidence intervals for fitted curves. All three exponential fits are significant ($P < 0.001$ in all three cases, and explain a high percent of observed variation (observed R^2 values are 0.817, 0.821 and 0.818 for figures a, b and c, respectively).

Figure 3. Temperature-species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Dashed lines are quadratic regressions a) mean annual temperature of the sea surface (SST), b) is bottom temperature at minimum depth (TminD), and c) is bottom temperature at maximum depth (TmaxD). Linear fits and 95% confidence intervals are shown with solid straight lines and medium-dashed lines respectively. Quadratic fits and 95% confidence intervals are shown with solid curved lines and dashed curves, respectively. The observed slopes values are -1.85, -0.92 and -1.23 for figures a, b and c, respectively.

Figure 4. Metabolic theory of ecology slope predictions a) the figure shows scatterplot of six regression models evaluated that provide a total of 14 competing models, taking in consideration the mean annual temperature of the sea surface (SST), bottom temperature at minimum depth (TminD), and bottom temperature at maximum depth (TmaxD). The continuous line shows the section of the figure that is presented in figure b, omitting values below -2.0. Dashed horizontal black lines represent the MTE prediction value of -0.65.

Figure 5. The slope predictions of MTE ($1/kT$) at different one degree latitudinal bins of bathymetric gradient of polychaete richness along PSA. The bold vertical black line represents the prediction value of -0.65 of MTE. The solid lines show the slope variation along PSA. The dashed lines show the low and upper 95% confidence intervals, respectively.

PREFACIO

Esta tesis de doctorado se enfoca en el estudio de los determinantes de los patrones y formas de los gradientes latitudinales y batimétricos de riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica. La estructura de la tesis consta de cuatro capítulos los cuales son explicados a continuación.

Capítulo 1.- Introducción General

Esta sección es un preámbulo sobre el estado del arte en el estudio de los patrones globales de diversidad. Se analizan las principales hipótesis propuestas que han recibido un fuerte apoyo a la luz de la evidencia empírica. Finalmente, se presentan los objetivos y las hipótesis de la presente tesis.

Capítulo 2.- An inverse latitudinal gradient of benthic polychaetes richness along the Pacific Coast of South America

En este capítulo se re-evalúa el gradiente latitudinal de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica y corresponde a un artículo en proceso de evaluación en la Revista Chilena de Historia Natural.

Capítulo 3.- Testing the metabolic theory of ecology in marine polychaetes

En este capítulo se evalúa el gradiente batimétrico de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos con las predicciones de la teoría metabólica de la ecología a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica y corresponde a un artículo en proceso de evaluación en la revista *Global Ecology and Biogeography*.

Capítulo 4.- Discusión General

En este capítulo se discuten en un contexto ecológico-evolutivo, los principales resultados obtenidos en cada capítulo desarrollado previamente y finalmente se contrastan las hipótesis analizadas bajo el enfoque popperiano hipotético-deductivo con los resultados propuestos en la literatura existente.

Simbología de las unidades utilizadas

CCH= Corriente del Cabo de Hornos

EDM= Efecto de Dominio Medio (Mid-Domain Effect)

ENOS= El Niño/ Oscilación del Sur

Kyr= miles de años antes del presente

Myr= millones de años antes del presente

OTT= Hipótesis fuera de los trópicos (Out of The Tropics)

PSA= Pacífico de Sudamérica

SCH= Sistema de Corrientes de Humboldt

TME= Teoría Metabólica de la Ecología (Metabolic Theory of Ecology)

ZMO= Zona Mínima de Oxígeno (Oxygen Minimum Zone)

RESUMEN

En este estudio, se analizó el gradiente latitudinal inverso y batimétrico de riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica (PSA), entre los 3°S y 56°S. Se evaluaron las hipótesis especies-energía, especies-área, regla de Rapoport, restricciones geométricas (efecto de dominio medio) y conservatismo biogeográfico, como potenciales explicaciones en la formación de los gradientes latitudinales de riqueza de especies (GLR) inversos en la costa del PSA (Capítulo 2). Adicionalmente, se analizó el gradiente batimétrico de riqueza de especies de poliquetos bentónicos con las predicciones de la teoría metabólica de la ecología (TME) a lo largo de del PSA (Capítulo 3), con la puesta a prueba de diferentes modelos estadísticos que potencialmente podrían explicar los gradientes batimétricos. Además, se evaluó la importancia relativa de los gradientes ambientales de temperatura y la productividad primaria como explicaciones alternativas de riqueza de especies. Se determinó que la diversidad de poliquetos muestra un patrón de GLR inverso, con un incremento de la riqueza hacia altas latitudes, y se encontró una relación positiva significativa entre la riqueza y el efecto de dominio medio. No se detectaron relaciones significativas entre la riqueza y las hipótesis especies-energía, especies-área y regla de Rapoport. La distinción taxonómica ($\Delta+$) mostró un aumento significativo hacia altas latitudes, difiriendo de la predicción del modelo nulo en las latitudes más australes (53°S-54°S) del PSA. El conservatismo biogeográfico registró señales significativas con el punto medio de la distribución latitudinal, el rango latitudinal y el límite norte para los diferentes niveles taxonómicos analizados, pero no detectó señal en el límite sur del PSA. Finalmente, en este

estudio se corrobora la hipótesis del efecto de dominio medio en conjunto con el conservatismo biogeográfico como explicaciones a la formación del GLR inverso de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA (Capítulo 2). Por otra parte, la evaluación de las predicciones de la TME como una explicación mecanicista de la variación geográfica en el número de especies aplicada para el gradiente batimétrico de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos del PSA no resultó apoyada (Capítulo 3). Los valores observados de las pendientes de las regresiones lineales y cuadráticas de las variables de temperatura media anual de la superficie del mar (SST) y la temperatura de fondo (temperatura a la profundidad mínima y máxima), difieren significativamente de las predicciones de la TME para la riqueza de especies (-0.60 a -0.70). En efecto, a pesar de que los modelos cuadráticos explicaron un mayor porcentaje de la variación observada que los modelos lineales, los resultados cuestionan la aplicabilidad de la teoría para explicar los patrones de diversidad de poliquetos marinos a lo largo del PSA, incluso la evaluación de la importancia relativa de los gradientes ambientales de temperatura y la productividad primaria como explicaciones alternativas de riqueza de especies, también difieren significativamente de lo esperado por las predicciones de la TME. Finalmente, estos resultados cuestionan la aplicabilidad del TME para explicar los patrones batimétricos de diversidad de poliquetos marinos de PSA, y en particular, para los taxa que presentan gradientes latitudinales de diversidad inversos.

ABSTRACT

In this study, we analyzed the latitudinal and bathymetric gradient of richness in benthic polychaete species found along the Pacific coast of South America (PSA), between 3°S and 56°S latitude. Five hypotheses were tested: species-energy, species-area, Rapoport's rule, geometric constraints (mid-domain effect), and biogeographic conservatism, as underlying explanations for the observed LGR (Chapter 2). In the other hand, we evaluate the metabolic theory of ecology (MTE) predictions of species richness using polychaete bathymetric distributions along PSA and to test the ability of different statistical models to explaining the bathymetric gradients of polychaete richness. In addition, we assess the relative importance of environmental gradients of temperature and primary productivity along the PSA as alternative explanations of species richness (Chapter 3). We determined that polychaete species show an inverse latitudinal gradient of richness (LGR) pattern, with species richness increasing toward higher latitudes. We also found that species richness shows a significant mid-domain effect. However, no significant relationships were observed between species richness and the species-energy, species-area and Rapoport's rule hypotheses. Taxonomic distinctness ($\Delta+$) significantly increased toward higher latitudes, and differed from the null model expectation at 53°S-54°S latitude. Significant signals of biogeographic conservatism were observed, corresponding to the midpoint of latitudinal extent, latitudinal range extent, and the northernmost latitude, across all of the examined taxonomic levels. In contrast, no signal was detected in the southern limits of polychaete geographic ranges along the PSA. Finally, in the present study we show that both mid-domain effects and biogeographic conservatism account for the observed inverse LGR pattern along the PSA (Chapter 2). On the other hand, the evaluation of MTE as a

mechanistic explanation for geographic variation in species number not supported the MTE predictions for bathymetric gradients of marine benthic polychaetes richness along PSA (Chapter 3). The observed values of the linear and quadratic regression slopes of the mean annual temperature of the sea surface (SST) and bottom temperature (temperature at minimum and maximum depth) measurements differed significantly from the range predicted by MTE for species richness (i.e., -0.60 to -0.70). In spite of the quadratic models explain a greater percent of observed variation rather than to the linear models, the results did not agree with -0.65 MTE predictions. In addition, the relative importance of environmental gradients of temperature and primary productivity along the PSA as alternative explanations of species richness significantly departs of MTE predictions. Finally, these results further question the applicability of the MTE for explaining diversity patterns of marine polychaetes from PSA, in particular, as well as of other taxa that show an inverse latitudinal gradient in species richness.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Gradientes de diversidad latitudinal y batimétrica

El entendimiento de las causas y consecuencias de la variación espacial y temporal en biodiversidad ha sido un foco central de investigación en ecología, biogeografía y biología evolutiva (MacArthur, 1969; Gaston & Blackburn, 2000; Allen et al. 2007; Krug et al. 2009). En este sentido, uno de los patrones más estudiados por la biogeografía y la macroecología es el incremento monótono de la riqueza de especies desde los polos hasta el Ecuador (Forster, 1778; Von Humboldt, 1808; Darwin, 1859; Wallace, 1878; Rosenzweig, 1995; Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 2000; Willig et al. 2003; Barton et al. 2010). La generalidad de este patrón unimodal ha sido demostrada en reiterados meta-análisis, con algunas variaciones a lo largo del tiempo geológico (Crame, 2001; Willig et al. 2003; Powell et al. 2012; Yasuhara et al. 2012) y ha sido documentada en sistemas terrestres y marinos para una gran cantidad de animales, plantas y microorganismos (Fisher, 1960; Pianka, 1966; Willig et al. 2003; Hillebrand, 2004a, b; Rivadeneira et al. 2011).

Gran parte de la discusión sobre gradientes latitudinales ha estado sesgada a la biota de sistemas terrestres en desmedro de la biota de sistemas marinos, donde se ha supuesto tradicionalmente un gradiente latitudinal similar para ambos sistemas, en base al patrón mostrado por algunos taxa (Clarke, 1992). A pesar que en las últimas dos décadas se ha aumentado la evidencia de que zonas profundas del océano, zonas subantárticas y regiones polares del hemisferio sur muestran una alta diversidad (Clarke, 1992; Arntz et al. 1997; Brey et al. 1994; Griffiths et al. 2009; Griffiths, 2010; Schrödl et al. 2011), se ha concluido

que existe evidencia convincente sobre una similitud del gradiente con biotas de sistemas terrestres, y que el decline latitudinal de riqueza de especies es más fuerte a escalas regionales que locales (Hillebrand, 2004b).

En contraste a la relativa escasez de estudios sobre gradientes latitudinales de diversidad de especies en sistemas marinos, los gradientes batimétricos de diversidad de especies son uno de los mejores patrones biogeográficos documentados en ambientes marinos (Vinogradova, 1959, 1962, 1979; Rex, 1973, 1981; Pineda, 1993; Pineda & Caswell, 1998; Rex et al. 2006). Los numerosos estudios realizados por más de cinco décadas, han documentado distintos patrones batimétricos de riqueza de especies (Rex, 1981; Pineda & Caswell, 1998; Gray, 2001; Levin et al. 2001; Moreno et al. 2008; Rosa et al. 2008). Una tendencia comúnmente documentada es la existencia de un patrón parabólico con forma de curva jorobada, en donde se observa un máximo de riqueza de especies a niveles intermedios de profundidad (1000-2500 m), declinando hacia áreas someras y profundas en varios taxa marinos del Océano Atlántico (Rex et al. 1981; Levin et al. 2001). Por otro lado, en la costa Pacífica de Sudamérica (PSA), el patrón batimétrico tendría una forma de decaimiento exponencial a medida que aumenta el rango batimétrico de la riqueza de especies (Moreno et al. 2008). En ambos patrones, se han invocado diversos factores que potencialmente podrían generar las formas descritas, sin embargo, resulta imperativo establecer explicaciones integrativas sobre las causas subyacentes al origen y mantención de los gradientes batimétricos a escalas evolutivas.

1.2. Hipótesis sobre gradientes de diversidad

1.2.1. Hipótesis generales

A pesar del enorme e intenso esfuerzo de investigación efectuado sobre el estudio

de los gradientes globales de diversidad, aún no se ha desarrollado un marco integrativo sobre los mecanismos que originan esta variación espacial de diversidad tanto en sistemas terrestres como marinos (Clarke, 1992; Rohde, 1992; Hillebrand, 2004a, b; Mittelbach et al. 2007). En este sentido, se han propuesto una plétora de hipótesis que exceden las 30 para explicar los gradientes de diversidad latitudinales (Pianka, 1966; Rohde, 1992; Willig et al. 2003; Wiens & Graham, 2005; Jablonski et al. 2006; Mittelbach et al. 2007; Arita & Vásquez-Domínguez, 2008) (ver Tabla 1), las cuales han sido clasificadas principalmente en tres tipos: (1) hipótesis ecológicas centralizadas en el nicho fundamental, diferencias latitudinales de la capacidad de carga de los sistemas e interacciones ecológicas; (2) hipótesis evolutivas centralizadas sobre las tasas de diversificación (tasas de especiación y extinción) (Jablonski et al. 2006) y (3) hipótesis históricas centralizadas sobre la duración y extensión de los ambientes tropicales en la historia de la tierra (Mittelbach et al. 2007). Adicionalmente, es posible proponer un cuarto tipo de hipótesis basado en la propuesta de modelos nulos que describen la ausencia de alguna explicación determinista en la generación de gradientes de riqueza de especies, invocando a factores aleatorios en la generación de patrones de riqueza de especies (Pineda, 1993; Pineda & Caswell, 1998; Colwell & Lees, 2000). Esta explicación sugiere que el gradiente latitudinal de riqueza de especies es meramente un artefacto espacial de la sobreposición de los rangos geográficos de las especies que se acumularían aleatoriamente en el centro de la distribución cuando se tienen límites biogeográficos duros que generan restricciones geométricas, produciendo el efecto de dominio medio (EDM) (Colwell & Lees, 2000; Colwell et al. 2004). Al respecto, Pyron & Burbrink (2009) clasifican al EDM dentro de las hipótesis ecológicas, sin justificar dicha inclusión. En este estudio se propone clasificar al EDM dentro de una cuarta hipótesis general, debido a que epistémicamente y metodológicamente no es posible clasificarla

dentro de hipótesis ecológicas deterministas, debido precisamente a su carácter no determinista, basado en la aleatoriedad y en la construcción de modelos nulos en los contrastes de hipótesis para la explicación de gradientes de riqueza de especies (ver Tabla 1).

Tabla 1. Algunas hipótesis propuestas para explicar los gradientes latitudinales de diversidad (Fuente: Modificado de Willig et al. 2003; Wiens & Graham, 2005 y Mittelbach et al. 2007). Se presentan las hipótesis ecológicas basadas en el estudio del nicho fundamental e interacciones ecológicas, hipótesis evolutivas e históricas, y la propuesta de la hipótesis estocástica basada en modelos nulos.

| Hipótesis ecológicas | Hipótesis evolutivas | Hipótesis históricas | Modelos nulos |
|--------------------------|--------------------------------|------------------------|---------------------------|
| Nicho fundamental | Tiempo Evolutivo | Ciclos de Milankovitch | Restricciones Geométricas |
| Amplitud de nicho | Dinámica de rangos de especies | Conservatismo Tropical | |
| Efecto Rapoport | Conservatismo de Nicho | Out of the Deep-South | |
| Heterogeneidad espacial | Out of the Tropics | | |
| Número de hábitats | Out of the Deep-South | | |
| Productividad | | | |
| Parchosidad | | | |
| Interacciones ecológicas | | | |
| Competencia | | | |
| Mutualismo | | | |
| Depredación | | | |
| Carga parasitaria | | | |

Las hipótesis ecológicas propuestas tradicionalmente se han basado en mecanismos determinísticos locales que han permitido la coexistencia de un mayor número de especies interactuantes en localidades tropicales que en áreas templadas a través de procesos como el empaquetamiento de especies y la partición de nicho (MacArthur, 1969), en base a análisis de correlatos entre especies-ambiente (Wright, 1983; Hunt et al. 2005; Tittensor et al. 2011). Las hipótesis ecológicas han predominado durante los últimos 50 años y sus propuestas han mostrado ser insuficientes para explicar satisfactoriamente los patrones de los gradientes de diversidad (Currie et al. 2004). Sin embargo, reconocen la importancia de los factores históricos y evolutivos en formar los patrones ecológicos actuales (Evans et al.

2005; Mittelbach et al. 2007; Ricklefs, 2007).

En este sentido, se ha propuesto que la disponibilidad de energía, el clima y el efecto del área como explicaciones sobre los gradientes latitudinales (Currie et al. 2004; Evans et al. 2005), señalándose que ambientes más productivos pueden sostener más individuos y por ende sostener más especies. Grandes áreas como las zonas tropicales poseen más especies porque fomentan un aumento de las tasas de especiación, debido a un aumento de las probabilidades de aislamiento geográfico, y la existencia de una baja tasa de extinción debido a los grandes tamaños poblacionales en comparación con las zonas templadas. El clima es más estable en los trópicos que en zonas templadas, lo que promueve la evolución de especializaciones y adaptaciones más finas por la constancia de los recursos en comparación con zonas de regímenes climáticos erráticos e inestables, resultando en una amplitud de nicho reducida y por ende se sostiene un mayor número de especies por unidad de área (Pianka, 1966; Rosenzweig, 1995; Willig et al. 2003).

Las hipótesis evolutivas para el gradiente latitudinal de especies han recibido menos atención a pesar de su larga historia (e.g. Darwin, 1859; Wallace, 1878; Dobzhansky, 1950; Fisher, 1960). Estas hipótesis se han centrado sobre las tasas de diversificación (tasas de especiación y extinción) en áreas tropicales y templadas, y básicamente han sido resumidas en tres modelos generales derivados del concepto metafórico propuesto por Stebbins (1974) sobre si los trópicos serían ‘cunas o museos’ (‘cradles and museums’) de biodiversidad (Stebbins, 1974; Chown & Gaston, 2000; Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005; Jablonski et al. 2006; Krug et al. 2009). En el modelo I, ‘los trópicos como cuna’, la tasa de originación es mayor en los trópicos, mientras que la tasa de extinción es idéntica en todas las latitudes. En el modelo II, ‘los trópicos como museos’, la tasa de originación es similar entre las diferentes regiones y la tasa de extinción es baja en los trópicos. En el

modelo III, 'fuera de los trópicos' ('Out of the Tropics'), se postula que las áreas tropicales tienen altas tasas de originación, una baja tasa de extinción y el movimiento neto es positivo desde los trópicos hacia áreas extratropicales sin perder su distribución tropical inicial (Jablonski et al. 2006). En estos tres modelos, la tasa de diversificación neta (tasa de originación menos tasa de extinción) es mayor en los trópicos, explicando el gradiente latitudinal de diversidad. El mayor obstáculo de las hipótesis evolutivas es poner a prueba el origen del gradiente latitudinal debido a la imposibilidad de medir en forma directa las tasas de especiación, extinción y dispersión en tiempo evolutivo (Arita & Vásquez-Domínguez, 2008). Es por ello que recientemente se ha renovado el interés por poner a prueba explicaciones evolutivas e históricas para el gradiente debido al incremento en la disponibilidad de datos paleontológicos, biogeográficos, filogenias moleculares y el desarrollo de modelos que simulan dinámicas de especiación (cladogénesis), extinción y dispersión bajo distintos escenarios para poner a prueba las hipótesis evolutivas (Mittelbach et al. 2007; Arita & Vásquez-Domínguez, 2008).

Finalmente, las hipótesis históricas invocan a los trópicos como fuentes de novedades evolutivas (e.g. los clados se originarían en los trópicos, pero las tasas de diversificación no serían variables a través de latitud), y se propone que el gradiente latitudinal de riqueza de especies sería el resultado de una dispersión limitada hacia zonas templadas (Mittelbach et al. 2007). Por lo tanto, en los trópicos existiría un proceso de conservatismo de nicho, caracterizado por la tendencia de las especies a retener las características ecológicas ancestrales y conservar aspectos de su nichos fundamentales en una escala evolutiva (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005; Wiens, 2007). Así, el conservatismo de nicho (también conocido como conservatismo biogeográfico de nicho tropical) ofrece un mecanismo que puede ayudar a explicar patrones de riqueza de

especies a gran escala, ya que integra las perspectivas ecológicas y evolutivas de la distribución geográfica de las especies (Wiens, 2011).

Estas hipótesis generales han sido invocadas para explicar los gradientes latitudinales de diversidad, sin embargo, no son explícitos en evaluar gradientes espaciales en términos generales. En este sentido, estas hipótesis son plausibles de someterlas a prueba en términos de evaluar sus predicciones sobre gradientes batimétricos a múltiples escalas espaciales. A pesar que en ambientes marinos son escasos los estudios que han evaluado hipótesis generales, se puede encontrar los trabajos de Rex et al. (2005), McClain (2005), Etter et al. (2005) y Brault et al. (2012) sobre dinámicas fuente-sumidero (*source-sink*) en gastrópodos y bivalvos en la costa Atlántica Norte, y el trabajo de Moreno et al. (2008) para poliquetos bentónicos de la costa de Chile, donde se observó el efecto de Rapoport batimétrico y la existencia de dinámicas fuente-sumidero como potenciales determinantes que explicarían el gradiente batimétrico observado de decaimiento exponencial de la diversidad a medida que se incrementa la batimetría. De esta forma, el presente cuerpo teórico es posible extenderlo desde su aplicabilidad tradicional en sistemas terrestres a sistemas marinos, con el fin de evaluar los gradientes espaciales en diversidad.

1.2.2. Hipótesis específicas

Dentro de las cuatro hipótesis generales mencionadas en la sección anterior (ver Tabla 1), se han descrito más de 30 hipótesis específicas al interior de éstas para explicar los gradientes de diversidad. La mayoría de estas hipótesis específicas tienen poco apoyo empírico en la literatura, tornándose generalmente en explicaciones secundarias a los gradientes de diversidad (Willig et al. 2003; Mittelbach et al. 2007).

Un obstáculo en la búsqueda de las causas primarias del gradiente canónico latitudinal y batimétrico ha sido el escaso esfuerzo que ha habido en reducir el número de más de 30 explicaciones, tornándose en un desafío desalentador (Rohde, 1992; Willig et al. 2003; Hillebrand, 2004a; Willig & Bloch, 2006). Por otra parte, varias hipótesis son demasiado específicas y circulares en explicar la ubicuidad del gradiente latitudinal (Rohde, 1992; e.g. carga epifítica, aridez, diversidad de hospedadores, ángulo solar, ciclos de Milancovitch), son propuestas a diferentes escalas espaciales, implicando que las hipótesis que evalúan una mayor escala espacial tendrán una menor replicación (Levin, 1992) y tienen poca evidencia lo que dificulta su puesta a prueba a través de sus predicciones y su falsación, tornándose en explicaciones secundarias (*post hoc*) o epifenómenos para el gradiente latitudinal de especies (Rohde, 1992; Currie et al. 1999; Willig et al. 2003).

El problema de la plétora de hipótesis descritas anteriormente puede ser atribuido a la falta de una teoría unificada y madura sobre gradientes de diversidad, entendiéndose ésta como una estructura conceptual consistente de unas pocas proposiciones generales que caracterizan un amplio dominio de fenómenos y desde el cual se puede derivar una serie de modelos e hipótesis generales (Scheiner & Willig, 2005). Además, se puede agregar que la complejidad inherente a los fenómenos naturales dificulta la puesta a prueba de hipótesis bajo el esquema popperiano del método hipotético-deductivo (Popper, 1959), debido a que se pueden tener varias explicaciones (i.e. fenomenológicas, causales) frente a un mismo fenómeno (Armesto, 1985), que es lo comúnmente observado en los estudios sobre gradientes de diversidad, y por lo tanto, mantiene un pobre entendimiento del fenómeno, a pesar que se lleva más de 200 años de esfuerzo para dar explicaciones plausibles.

En este sentido, y desde una aproximación macroecológica existen al menos seis hipótesis alusivas al nicho fundamental, a saber, especies-energía, especie-área, la regla de



Rapoport, restricciones geométricas, conservatismo biogeográfico y la teoría metabólica (Rohde, 1992; Allen et al. 2002; Willig et al. 2003; Brown et al. 2004; Jablonski et al. 2006; Mittelbach et al. 2007; Rivadeneira et al. 2011), que han mostrado un mayor potencial explicativo y apoyo en la literatura especializada en los análisis de gradientes de diversidad a escalas globales, las cuáles son a su vez, metodológicamente posibles de ser puestas a prueba y se pueden derivar predicciones de las correlaciones entre las variables analizadas y basadas sobre la información actual disponible (Currie et al. 1999; Willig et al. 2003; Jablonski et al. 2006; Mittelbach et al. 2007).

A continuación se describen las hipótesis propuestas:

La hipótesis especie-energía ha emergido como una hipótesis competidora principal entre las propuestas (Hawkins et al. 2003; Willig et al. 2003; Tittensor et al. 2011). De acuerdo con esta hipótesis, la riqueza de especies de una región es una función del monto promedio total de energía disponible. Por lo tanto, se espera una relación positiva entre la riqueza de especies y variables climáticas relacionadas (Wright, 1983; Hunt et al. 2005). Hawkins et al. (2003) encuentran apoyo en esta hipótesis para plantas y animales a gran escala, sin embargo, no explica el patrón de diversidad para todos los grupos taxonómicos por si sola. Aunque la hipótesis predice una relación positiva entre energía disponible y riqueza de especies, no especifica la pendiente de la relación (Hunt et al. 2005). Recientemente, Tittensor et al. (2011) postulan que potencialmente los determinantes espacio-temporales de los gradientes de diversidad de especies en ensamblajes de moluscos modernos en el océano profundo del Atlántico norte serían regulados por la disponibilidad del flujo de carbono orgánico particulado, con una relación unimodal.

La hipótesis especie-área predice que grandes áreas geográficas pueden sostener un mayor número de especies que áreas más pequeñas, donde se espera una relación positiva entre la riqueza de especies y el tamaño del área. Dada la geometría de la tierra tipo esfera, el área se incrementa desde las zonas polares hasta los trópicos y la circunferencia es mayor en el ecuador terrestre y disminuye progresivamente hacia los polos. De esta manera se predice que las zonas tropicales poseen más especies porque fomentan un aumento de las tasas de especiación, debido a un aumento de las probabilidades de aislamiento geográfico, y la existencia de una baja tasa de extinción debido a los grandes tamaños poblacionales existentes en comparación con las zonas templadas (Willig et al. 2003; Willig & Bloch, 2006; White, 2007).

La hipótesis de la regla de Rapoport predice una relación entre el aumento del tamaño del rango geográfico de las especies con la latitud (Stevens 1989; Ruggiero, 1999), observándose la existencia de una relación positiva entre la extensión del rango latitudinal y el punto medio del rango. Stevens (1989, 1996) sugiere que las variaciones estacionales son el mecanismo causal de la Regla de Rapoport, en donde las especies que se distribuyen en altas latitudes deben tener una amplia tolerancia para condiciones climáticas altamente variables y consecuentemente pueden tener amplios rangos geográficos. En cambio, la extensión geográfica de los rangos de las especies declina en ambientes más estables (hacia bajas latitudes), porque esta clase de ambientes promueve la especialización y consecuentemente la coexistencia de más especies con pequeños rangos geográficos.

Esta regla se evidencia en un variado número de gradientes ecológicos, como latitudinal, altitudinal y batimétrico. Específicamente, la regla latitudinal de Rapoport predice un incremento monótono de la extensión latitudinal media de las especies en función de la latitud (Stevens 1989), mientras que la regla batimétrica de Rapoport, predice

un incremento en la extensión batimétrica media de las especies a mayor latitud (Stevens, 1996). Sin embargo, la generalidad de esta regla ha sido cuestionada para algunos taxa marinos del Pacífico y Atlántico (Rohde, 1996; Gaston & Chown, 1999), debido a que para varias especies marinas las masas de aguas son relativamente estables a través del año, y por ende, los patrones de distribución de esas especies no estarían determinadas por variaciones estacionales. Por este motivo, estos autores plantean que la regla de Rapoport latitudinal no puede ser aplicada a especies marinas que no experimentan variaciones estacionales ambientales marcadas.

Por otra parte, la hipótesis de restricciones geométricas predice que los gradientes espaciales estarían influenciados por restricciones geométricas, es decir, una característica geográfica que limita el rango geográfico de las especies, actuando como barrera a la dispersión (Grytnes, 2003), que puede afectar o impedir la regla de Rapoport. Esta restricción geométrica causa el efecto de dominio-medio (EDM) (Colwell & Lees, 2000), el cual se refiere a una acumulación aleatoria de los rangos geográficos de las especies en la zona media de un gradiente geográfico cuando los límites del gradiente son límites duros o definen un dominio geográfico, como por ejemplo, la superficie del océano y el fondo marino (Moreno et al. 2008). Esta restricción produce el patrón de curva jorobada de riqueza de especies con un máximo en el medio del dominio (Pineda, 1993; Colwell & Hurr, 1994; Colwell & Lees, 2000; Colwell et al. 2004; Colwell et al. 2009), lo cual difiere de lo esperado en la regla de Rapoport, donde se espera un aumento de la riqueza de especies hacia latitudes y profundidades bajas (Stevens, 1996).

El EDM es propuesto como una hipótesis nula y sólo considera la geometría de los gradientes espaciales y la extensión del rango de las especies, excluyendo cualquier causa histórica, biológica o ambiental en el origen del gradiente de diversidad (Currie & Kerr,

2008).

La hipótesis de conservatismo biogeográfico de nicho tropical (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005) predice que las tasas de diversificación no serían distintas entre áreas geográficas, debido a que las novedades evolutivas aparecerían frecuentemente en los trópicos, donde existiría un proceso de conservatismo de nicho, caracterizado principalmente por la existencia de una gran cantidad de taxa que poseen más especies en los trópicos, debido a que se originaron en éstos y han tenido más tiempo para especiar. A su vez, estas especies no se dispersarían desde regiones tropicales hacia altas latitudes, porque carecen de adaptaciones para sobrevivir a las bajas temperaturas invernales. Por lo tanto, el conservatismo de nicho ayuda a crear y mantener una disparidad en la riqueza de especies. Finalmente, considera que las regiones tropicales eran más extensas hasta hace relativamente poco tiempo (~ 30-40 myr), lo que explicaría por qué muchos grupos existentes se originaron en los trópicos (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005).

En esta perspectiva, Wiens & Donoghue (2004) señalan que con el avance del tiempo, los nichos fundamentales de las especies evolucionarían, permitiéndoles adaptarse a nuevas condiciones ambientales y en donde habría una dispersión extratropical, lo que incidiría en los gradientes globales de diversidad. En este sentido, esta hipótesis se complementa en sus fundamentos a la hipótesis 'fuera de los trópicos' (OTT) propuesta por Jablonski et al. (2006), que predice que taxa originados preferencialmente en las zonas tropicales se expanden en un cierto plazo hacia altas latitudes (los polos) sin perder su distribución tropical inicial comportándose como cunas y museos de biodiversidad.

El modelo OTT predice que los linajes que se originan fuera del trópico pertenecen a linajes que se originaron en los trópicos. Inicialmente para evaluar la puesta a prueba de

OTT se requiere de la existencia de un registro fósil adecuado y/o reconstrucciones filogenéticas de los taxa, sin embargo, la utilización de análisis biogeográficos y taxonómicos detallados también proveen luces de la dinámica OTT, y han sido utilizados para someter a prueba esta hipótesis (Rivadeneira et al 2011). Así, la dinámica de OTT es probablemente muy fuerte a nivel de linajes (géneros y familias) y es un modelo que provee un marco para el entendimiento de los patrones latitudinales de especiación (Jablonski et al. 2006; Krug et al. 2009).

Por otro lado, Rivadeneira et al. (2011) proponen la hipótesis ‘fuera del sur profundo’ (*Out of the deep South*), donde se invocan explicaciones a los gradientes de riqueza por medio de procesos ecológicos e históricos/evolutivos integrados, que involucran los efectos del conservatismo de nicho biogeográfico y tasas evolutivas de diversificación. Al respecto, estos autores proponen que las áreas subantárticas y polares pueden ser una fuente de novedades evolutivas y/o presentar altas tasas de diversificación (altas tasas de especiación/bajas tasas de extinción). De esta forma, estudios basados en análisis biogeográficos y taxonómicos detallados también proveen luces de las dinámicas evolutivas en la formación de los gradientes latitudinales de diversidad.

Finalmente, la teoría metabólica de la ecología (TME) se ha propuesto como una explicación dentro un rango de patrones macroecológicos, incluyendo gradientes geográficos de diversidad por medio de la conexión entre procesos ecológicos y evolutivos para plantas y animales ectotérmicos con la tasa metabólica (Allen et al. 2002, 2007; Brown et al. 2004; Price et al. 2012; Storch, 2012). Este modelo predice que la temperatura es el factor dominante que controla la riqueza de especies de ectotermos, y por lo tanto, la riqueza de especies observada y la temperatura tiene una relación log-lineal relacionada con el inverso de la temperatura (medida en grados Kelvin) con una pendiente predicha cercana

a -0.65 (Allen et al. 2007). Para predecir los gradientes de diversidad, la TME conectó dos relaciones previamente reconocidas, la temperatura dependencia de la tasa metabólica (Gillooly et al. 2001) y la regla de equivalencia energética del uso de energía de la población (Damuth, 1981; Enquist et al. 1998). Suponiendo que la temperatura de los ectotermos es igual que la temperatura ambiental, la TME predice una relación positiva entre la temperatura y la riqueza de especies. El mecanismo indica que mientras la temperatura del cuerpo aumenta, lo hace la tasa metabólica resultando en un alto uso de energía por individuo. Si el uso de energía de la población se mantiene aproximadamente constante entonces pocos individuos pueden sustentarse en una población (la capacidad de carga se reduce) (Brown et al. 2004). De esta forma, considerando que el número total de individuos en una comunidad sigue siendo relativamente constante a través del espacio geográfico, el resultado es una riqueza más alta en áreas cálidas.

La TME ha demostrado predecir varios aspectos de la estructura y función de sistemas ecológicos (Anderson et al. 2006), sin embargo, ha sido fuertemente criticada al no poder predecir la relación entre temperatura y la riqueza de especies en gradientes de diversidad canónicos para un amplio rango de plantas terrestres, invertebrados y grupos de vertebrados ectotérmicos en sistemas terrestres (Algar et al. 2007; Hawkins et al. 2007; McCain & Sanders, 2010; Rombouts et al. 2011; Price et al. 2012). La TME es una propuesta novedosa que invoca al metabolismo como un importante regulador de los patrones de diversidad de especies para la evaluación de gradientes de diversidad, sin embargo, el modelo no especifica los mecanismos subyacentes que predicen la relación. Además, los procesos evolutivos como la temperatura dependencia de las tasas de especiación podrían ser importantes en el modelo pero las tasas de especiación y/o extinción no están incluidas directamente en el modelo y no puede hacer predicciones

cuantitativas acerca de cómo el clima influencia las tasas evolutivas (Hunt et al. 2005). Este modelo tiene una década de desarrollo, y aún se encuentra en pleno debate (Hawkins et al. 2007; Gillooly & Allen, 2007; Latimer, 2007; Stegens et al. 2009; Mori et al. 2010; McCain & Sanders, 2010; Price et al. 2012).

1.3. Sistema de estudio

La presente investigación ha definido espacialmente como sistema de estudio para la puesta a prueba de las hipótesis específicas sobre gradientes de riqueza de especies, la costa del Pacífico de Sudamérica (PSA), que abarca una extensión geográfica como límite tropical ecuatorial norte desde los 3°S hasta los 56°S (Cabo de Hornos, Chile) (Fig. 1) (Castilla et al. 1993; Thiel et al. 2007). Al interior de este rango geográfico, se pueden diferenciar oceanográficamente dos grandes zonas, i) Sistema de Corrientes de Humboldt (SCH) y ii) Corriente del Cabo de Hornos (CCH) (Camus, 2001; Fariña et al. 2008). La generación de ambas zonas proviene de la corriente superficial de Deriva de los Vientos del Oeste que alcanza la costa de Sudamérica frente a los 45°S dividiéndose a la altura de los 80-90°W en dos ramas que fluyen en direcciones opuestas. La rama que se proyecta hacia el norte, es la rama oceánica de Humboldt que fluye a 300 o 400 kilómetros mar adentro, a lo largo de la costa oeste de Sudamérica hasta los 4°27'S en el extremo norte de Perú y luego se desvía hacia el noroeste llegando cerca del Ecuador e Isla Galápagos (Thiel et al. 2007; Fariña et al. 2008). La rama que se desvía hacia el sur se denomina Corriente del Cabo de Hornos y sigue el contorno más austral de Chile proyectándose a través del Paso de Drake. A la altura de los 40-48°S, la CCH, genera una rama que fluye hacia el norte que es mantenida por los vientos desde el sur y se denomina rama costera de Humboldt.

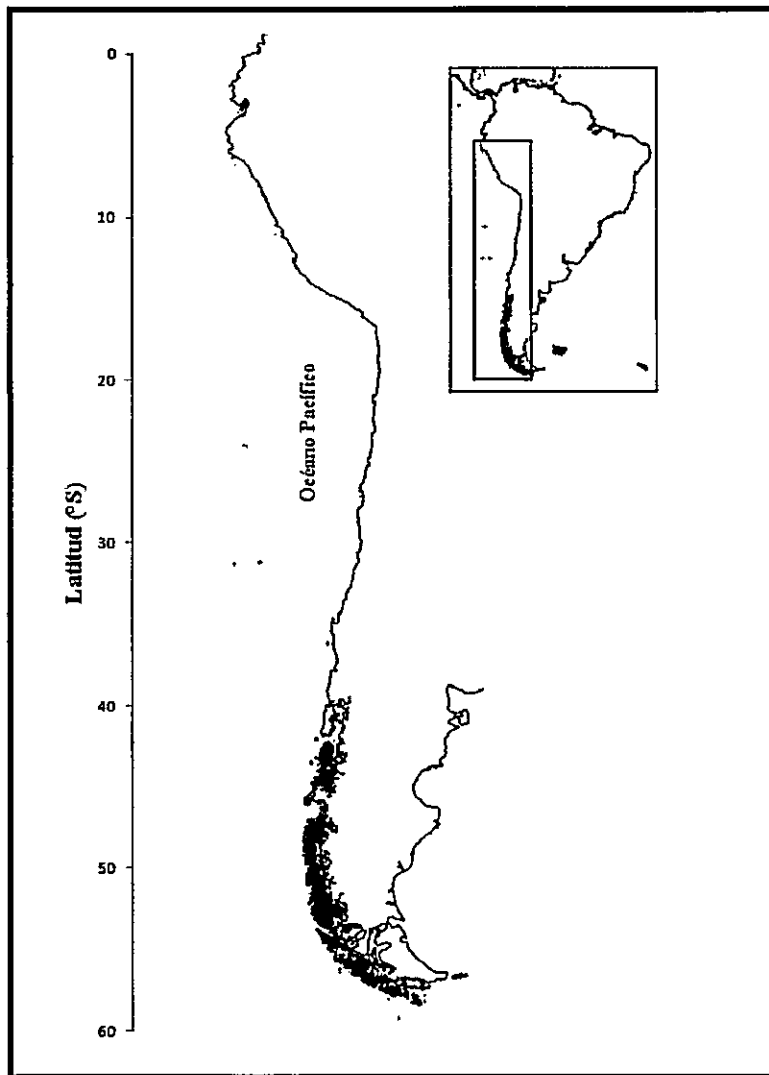


Figura 1. Mapa que indica el área de estudio a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica, con una extensión geográfica que abarca desde el límite tropical ecuatorial norte de los 3°S hasta los 56°S.

El SCH se caracteriza por ser uno de los ecosistemas marinos más productivo del mundo, el cuál abarca una extensión geográfica a lo largo de la costa de Sudamérica desde

el sur de Chile frente a la Isla de Chiloé (41°29'S), hasta las Islas Galápagos frente a Ecuador (Thiel et al. 2007; Miloslavich et al. 2011). Este sistema de margen oriental tiene su origen a partir de una serie de procesos de gran escala que se iniciaron en el Oligoceno con la apertura del Paso Drake y que se consolidan en el Neógeno (Camus, 2001; Moreno et al. 2006, 2008; Rivadeneira & Marquet, 2007), dando su carácter actual de aguas templadas frías. Desde el punto de vista oceanográfico, el SCH se caracteriza por conformar un flujo con predominancia hacia el norte de aguas de origen subantártico y por la presencia de surgencias costeras que incrementan la productividad primaria hacia la superficie con sus aguas frías y ricas en nutrientes (Escribano et al. 2003, 2004; Thiel et al. 2007).

El SCH experimenta cada 2-4 años, y en forma sostenida del Holoceno Medio (~7000 kyr) (Moy et al. 2002), efectos de mecanismos forzantes acoplados océano-atmósfera a distintas escalas espacio-temporales, como El Niño/Oscilación del Sur (ENOS), respectivamente. Estos operan fuertemente al norte de los 36°S y modifican drásticamente la estructura del sistema, provocando cambios profundos en las frecuencias e intensidad de las surgencias costeras, en variables oceanográficas (i.e. aumento promedio de la temperatura superficial del mar, hundimiento de la termoclina) y variables climáticas (i.e. debilitamiento de los vientos alisios), y en consecuencia en la productividad primaria y tramas tróficas (Arntz & Fahrbach, 1996; Thiel et al. 2007).

Adicionalmente, en el SCH se extiende una vasta área llamada Zona Mínima de Oxígeno (ZMO) con características de aguas deficientes en oxígeno disuelto (<0.5 mL L⁻¹) (Levin, 2003) que opera en forma sostenida desde el Neógeno tardío (Martínez-Pardo, 1990; Tsuchi, 2002; Moreno et al. 2006; Rivadeneira & Marquet, 2007) en la costa de Perú y Chile hasta los ~ 37°S (Morales et al. 1999; Escribano et al. 2004; Helly & Levin, 2004).

La ZMO impone una fuerte influencia en la distribución y diversidad de especies marinas originando ensambles pobres en riqueza de especies, con dominancia de algunas especies de tamaños corporales pequeños (Levin et al. 2002; Levin et al. 2003; Quiroga et al. 2009), además de estar asociada a extinciones masivas durante el Plioceno tardío de moluscos (sobre el 65% de especies de moluscos) en la Provincia Biogeográfica Peruana (Rivadeneira & Marquet, 2007).

Con respecto a la influencia de la CCH, se puede mencionar que abarca al sur de Chiloé, y tiene una línea de costa lineal de 1.600 kilómetros que se caracteriza por una morfología intrincada con centenas de islas, canales, fiordos, golfos y archipiélagos que generan una línea de costa de más de 90 mil kilómetros (Fariña et al. 2008), y que ha sido moldeada por el efecto de las intensas glaciaciones que afectaron el área completa durante el Pleistoceno (Clapperton, 1994; Kiel & Nielsen, 2010). La biota marina de esta área, históricamente no ha experimentado los efectos de los mecanismos forzantes que controlan a los ensambles al norte de los 37°S. Sin embargo, su historia se puede atribuir principalmente a eventos eustáticos y los avances y retrocesos de las armadas glaciares que afectaron toda la zona subantártica hasta la parte sur de la Isla de Chiloé (Camus, 2001; Moreno et al. 2006).

Desde el punto de vista biogeográfico, la zona de la costa del PSA conforma un extraordinario laboratorio natural, producto de la gran cantidad de estudios realizados sobre gradientes de diversidad, que denotan particularidades en los patrones de distribución de la biota marina que no son reflejados en otros océanos del planeta. En este sentido, Camus (2001) realizó un meta-análisis sobre 27 propuestas fito y zoogeográficas seminales realizadas desde comienzos del siglo XX a lo largo de la costa Pacífica frente a Chile continental, donde propone la existencia de tres unidades espaciales biogeográficas: i)

Provincia Peruana ($5^{\circ}12'S$ hasta $30^{\circ}S$) caracterizada por componentes de una biota de carácter templada-cálida, ii) Área Intermedia ($30^{\circ}S-41^{\circ}S$), sin carácter biogeográfico definido, cuyas especies componentes no tienen un origen ni una historia en común, sino que derivan de otras biotas, dando un carácter mixto, iii) Provincia Magallánica ($41^{\circ}S-56^{\circ}S$), definida por un área sur que incluye una biota austral. Estas unidades espaciales definen los patrones de distribución de la biota de la costa del PSA, donde grupos como cefalópodos (Ibáñez et al. 2009), moluscos fósiles (Kiel & Nielsen, 2010), crustáceos braquiuros y anomuros (Astorga et al. 2003), nematodos marinos de vida libre (Lee & Riveros, 2012), peces condriictios y teleósteos (Ojeda et al. 2000), muestran un decrecimiento monótono de la riqueza de especies hacia altas latitudes, como ha sido tradicionalmente descrito. Sin embargo, hay grupos que presentan un patrón latitudinal inverso en diversidad, tales como las algas (Santelices & Marquet, 1998; Santelices & Meneses, 2000), poríferos demospóngidos, briozoos y equinodermos (Moyano, 1982; 1991), moluscos modernos (Valdovinos et al. 2003), poliquetos bentónicos (Lancellotti & Vásquez, 2000; Hernández et al. 2005), moluscos y crustáceos con modos de desarrollo larval directo (Fernández et al. 2009) y crustáceos peracáridos (Rivadeneira et al. 2011), donde existe un aumento monótono de la riqueza de especies hacia altas latitudes.

Lo anteriormente expuesto, denota la complejidad del estudio de los patrones de diversidad de la costa del PSA, producto de la dinámica del escenario oceanográfico, ecológico y evolutivo que ha caracterizado históricamente a la costa del PSA, y que se refleja fuertemente en la diversidad de patrones observados a nivel biogeográfico. Es por ello, que el presente estudio se focalizó en esta zona para la puesta a prueba de las hipótesis macroecológicas sobre gradientes de diversidad.

1.4. Modelo de estudio

La presente investigación utilizó como modelo de estudio al grupo zoológico de los poliquetos, por ser un grupo conspicuo y diverso en la costa del PSA a nivel de abundancia y diversidad en los ensambles bentónicos. Específicamente, los poliquetos son gusanos celomados metaméricos ectotérmicos que se distribuyen a nivel mundial en todos los océanos y profundidades desde las regiones polares hasta los trópicos y son un componente importante en las comunidades bentónicas del mundo (Knox, 1977; Hutchings, 1998). Se encuentran desde la franja intermareal hasta las grandes fosas abisales (Trinchera de Tonga) cerca de los 10.687 m de profundidad (Paterson et al. 2009) y han invadido zonas estuariales y de agua dulce, describiéndose un total de 83 familias y más de 10.000 especies a nivel mundial (Rouse & Pleijel, 2001). Es un grupo de metazoos muy antiguo que presenta un escaso registro fósil (principalmente formas tubícolas), provenientes de la cantera de Burgess-Shale (Periodo Ediacárico), Pre-Cámbrico, hace aprox. 600 myr (Conway Morris, 1979; McHugh, 2000).

A nivel zoogeográfico, los patrones latitudinales de riqueza de especies de poliquetos a nivel mundial aún permanecen desconocidos. Sólo existen escasas propuestas sobre gradientes latitudinales de la riqueza de especies que señalan que los poliquetos bentónicos de la costa del PSA frente a Chile (18°S-56°S) en el área de la plataforma continental muestran un patrón de aumento de la riqueza hacia altas latitudes (Lancellotti & Vásquez, 1999; Hernández et al. 2005), contrario al patrón clásico propuesto sobre el aumento de la riqueza de especies hacia los trópicos. En el estudio de Hernández et al. (2005) se propone que no hay apoyo para la Regla de Rapoport latitudinal y que las restricciones geométricas, la geomorfología y las características históricas de la costa de

Chile explicarían el patrón biogeográfico de poliquetos bentónicos. También se reconoce la existencia de sólo dos unidades espaciales explícitas para los poliquetos bentónicos de las tres unidades espaciales propuestas por Camus (2001), a saber, la Provincia Biogeográfica Peruana (18°S-41°S) y la Provincia Magallánica (41°S-56°S). En este sentido, Moreno et al. (2006) apoyan explícitamente sobre la base de un análisis cladístico (Análisis de Parsimonia de Endemismo), la existencia de las dos unidades biogeográficas, previamente reconocidas por Hernández et al. (2005). Además, este estudio sugiere que la zona entre los 37°S y 41°S, correspondería a un paleorefugio glacial donde los taxa de poliquetos bentónicos no estarían bajo presiones selectivas ambientales considerables, y estarían aportando permanentemente propágulos hacia zonas más empobrecidas en riqueza de especies, tanto para el norte como el sur de esta zona del PSA, conformando un área 'hotspot' de alta importancia para la conservación biológica (Moreno et al. 2006).

En efecto, hacia el norte de los 37°S, operan los forzantes ambientales como el ENOS y la influencia de la ZMO presentes a lo largo de la Provincia Peruana, en tanto que al sur de los 41°S (Isla de Chiloé), el efecto de las glaciaciones cuaternarias, controlarían la riqueza de especies y la abundancia de los ensambles de poliquetos bentónicos en la Provincia Magallánica. Además, este estudio, enfatiza la importancia de las forzantes ambientales en la generación de los patrones latitudinales modernos de los poliquetos bentónicos y de sus dinámicas evolutivas.

Adicionalmente, Moreno et al. (2008) indican la existencia de la regla de Rapoport batimétrica para poliquetos bentónicos y un patrón de decaimiento exponencial de la riqueza a medida que aumenta la profundidad, desde los 0 a los 4700 m, frente a la costa de Chile, contrario al patrón parabólico propuesto en la literatura donde se observa un máximo de riqueza de especies a niveles intermedios de profundidad, declinando hacia áreas

someras y profundas para poliquetos del Océano Atlántico, postulándose que factores ecológicos como productividad, interacciones depredador-presa, tasas de especiación diferenciales, disponibilidad de alimento, heterogeneidad de hábitats y restricciones geométricas, serían los determinantes de los patrones observados (Rex, 1981; Pineda & Caswell, 1998).

Los estudios de Hernández et al. (2005) y Moreno et al. (2006, 2008) que evaluaron explícitamente los gradientes latitudinales y batimétricos de poliquetos bentónicos en la costa de Chile, representan un avance significativo para el entendimiento de los patrones y mecanismos que subyacen a la generación de la riqueza de especies observada y constituyen referentes para estudios posteriores a nivel de biogeografía cuantitativa, permitiendo abandonar la visión clásica biogeográfica descriptiva realizada en estudios anteriores debido a la incorporación de métodos estadísticos basados en la evaluación de hipótesis mediante el uso de modelos nulos.

Estos estudios proponen que los determinantes de los patrones de diversidad serían las restricciones geométricas y los eventos históricos ocurridos principalmente desde el Neógeno (23 myr) en la costa del PSA a nivel latitudinal (Hernández et al. 2005; Moreno et al. 2006). A nivel batimétrico, la regla de Rapoport batimétrica y la dinámica fuente-sumidero, caracterizada principalmente por dinámicas de extinción-colonización entre ambientes costeros y abisales, donde estos últimos se comportarían como sumidero al recibir propágulos de las zonas someras para mantener la viabilidad poblacional, serían los principales determinantes observados a lo largo de la costa chilena del PSA (Moreno et al. 2008). Sin embargo, ambos estudios sólo consideraron en el análisis los límites geopolíticos debido a restricciones de las bases de datos disponibles en el momento, lo que podría truncar los resultados e interpretaciones obtenidas en esos años, debido a la falta de

evaluación explícita de los límites biogeográficos duros, ya que el análisis de la Provincia Peruana consideró como límite norte a los 18°S (Arica), y no evaluó el área restante de la costa Pacífica hasta el límite tropical ecuatorial en el PSA, por lo tanto, el análisis de las restricciones geométricas del estudio, considero límites truncados, lo que potencialmente generaría resultados espurios, producto de restricciones metodológicas. Además, se debe señalar que el análisis de límites geopolíticos de los países, impone restricciones a las interpretaciones que deben ser subsanadas con una visión a escala de límites biogeográficos para evitar la generación de patrones artefactuales de diversidad.

La presente investigación, se encarga de evaluar explícitamente la base de datos de poliquetos bentónicos de la costa del PSA con un criterio de límites biogeográficos duros que consideran y abordan los problemas de los trabajos anteriores mencionados. En este sentido, se pretende evaluar las predicciones de las hipótesis específicas propuestas y re-evaluar los resultados obtenidos en los estudios anteriores sobre el gradiente latitudinal y batimétrico de la riqueza de especies de poliquetos de la costa del PSA, con la finalidad de establecer la existencia, forma y los determinantes de los patrones observados.

1.5. Objetivo general

- Determinar los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA y evaluar las hipótesis propuestas para los gradientes.

Objetivos específicos

- Evaluar la existencia y forma de los patrones latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA.
- Evaluar si las hipótesis propuestas las que incluyen especie-energía, especie-área, la regla de Rapoport, restricciones geométricas, conservatismo biogeográfico y teoría metabólica explican los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA.
- Evaluar los efectos de procesos históricos/evolutivos y los gradientes ambientales contemporáneos sobre los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA.



Hipótesis general

- Los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo del PSA son el resultado de los efectos de procesos históricos/evolutivos como el conservatismo de nicho o la inercia filogenética del rango de distribución por sobre los efectos de procesos ecológicos contemporáneos como son la productividad primaria o el efecto de la temperatura sobre las tasas biológicas.

Predicción 1: Se espera observar un gradiente latitudinal inverso con aumento de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos hacia altas latitudes.

Predicción 2: Se espera observar un gradiente batimétrico monótono con disminución de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos hacia zonas profundas.

Referencias

- Algar, A.C., J.T. Kerr & D. Currie. 2007. A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology and Biogeography* 16: 170-178.
- Allen, A.P., J.H. Brown & J.F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Allen, A.P., J.F. Gillooly & J.H. Brown. 2007. Recasting the species-energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. 283-299. In: *Scaling Biodiversity*. D. Storch, P.A. Marquet & J.H. Brown (Eds). Cambridge University Press, New York.
- Anderson, K.J., A.P. Allen, J.F. Gillooly & J.H. Brown. 2006. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession. *Ecology Letters* 9: 673-682.
- Arita, H.T. & E. Vásquez-Domínguez. 2008. The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecology Letters* 11: 653-663.
- Armesto, J.J. 1985. Prueba de hipótesis en ecología: una crítica al método científico formal. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 107-108.
- Arntz, W.E., J. Gutt & M. Klages. 1997. Antarctic marine biodiversity: an overview. pp.3-14. In: Battaglia, B., Valencia, J. & D.W.H. Walton (Eds.). *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Arntz, W.E. & E. Fahrbach. 1996. *El Niño: experimento climático de la naturaleza*. Fondo de Cultura Económica. 312 pp.

- Astorga, A., M. Fernández, E.E. Boschi & N. Lagos. 2003. Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecology Letters* 6: 420-427.
- Barton, A.D., S. Dutkiewics, G. Flierl, J. Bragg & M.J. Follows. 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327: 1509-1511.
- Brault, S., C.T. Stuart, M.C. Wagstaff & M.A. Rex. 2012. Geographic evidence for source-sink dynamics in deep-sea neogastropods of the eastern North Atlantic: an approach using nested analysis. *Global Ecology and Biogeography* DOI: 10.1111/geb.12005.
- Brey, T., M. Klages, C. Dahm, M. Gorny, J. Gutt, S. Hain, M. Stiller, W.E. Arntz, J-W. Wägele & A. Zimmermann. 1994. Antarctic benthic diversity. *Nature* 368: 297.
- Brown, J.H. & M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2nd edn. Sinauer, Sunderland, MA.
- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Camus, P.A. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 587-617.
- Castilla, J.C., S.A. Navarrete & J. Lubchenco. 1993. Southeastern Pacific coastal environments: main futures, large-scale perturbations, and global climate change. pp. 167-188. In: Mooney, H. A., Fuentes, E. R. and Kronberg, B. I. (Eds.). *Earth system responses to global change. Contrast between North and South America*. Academic Press.
- Chown, S.L. & K.J. Gaston. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 311-315.

- Clapperton, C.M. 1994. The quaternary glaciations of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 369-383.
- Clarke, A. 1992. Is there a latitudinal diversity cline in the sea? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 286-287.
- Colwell, R.K. & G.C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144: 570-595.
- Colwell, R.K. & D.C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70-76.
- Colwell, R.K., C. Rahbek & N.J. Gotelli. 2004. The Mid-Domain Effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163: E1-E23.
- Colwell, R.K., N. Gotelli, C. Rahbek, G.L. Enstlinger, C. Farrel & G.R. Graves. 2009. Peaks, plateaus, canyons, and craters: the complex geometry of simple mid-domain effect models. *Evolutionary Ecology Research* 11: 355-370.
- Conway Morris, S. 1979. Middle Cambrian polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B, Biological Sciences* 285: 227-274.
- Crame, J.A. 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distribution* 7:175-189.
- Currie, D.J., P. Francis & J.T. Kerr. 1999. Some general propositions about the study of spatial patterns of species richness. *Ecoscience* 6(3): 392-399.
- Currie, D.J., G.C. Mittelbach, H.V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B.A. Hawkins, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien & J.R.G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.

- Currie, D.J. & J.T. Kerr. 2008. Test of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs* 78: 3-18.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. London: John Murray.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Enquist, B.J., J.H. Brown & G.B. West. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163-165.
- Escribano, R. M. Fernández & A. Aranís. 2003. Physical-chemical processes and patterns of diversity of the Chilean boundary pelagic and benthic marine ecosystems: an overview. *Gayana* 67(2): 190-205.
- Escribano, R., G. Daneri, L. Fariñas, V.A. Gallardo, H.E. González, D. Gutiérrez, C. Lange, C.E. Morales, O. Pizarro, O. Ulloa & M. Braun. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coast upwelling system: a synthesis. *Deep-Sea Research II* 51: 2389–2411.
- Etter, R.J., M.A. Rex, M.R. Chase & J.M. Quattro. 2005. Population differentiation decreases with depth in deep-sea bivalves. *Evolution* 59(7): 1479-1491.
- Evans, K.L., P.H. Warren & K.J. Gaston. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1-25.
- Fariña, J.M., P. Ossa & J.C. Castilla. 2008. Ecosistemas marinos. pp. 96-104. En: P. Saball, M.T.K. Arroyo, J.C. Castilla, C. Estades, S. Larraín, C.A. Moreno, L. Sierralta, J. Rovira, J.M. Guevara & F. Rivas (Eds.). *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos*. Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA), Chile. Ocho Libros Editores, Santiago, Chile. 637 pp.

- Fernández, M., A. Astorga, S.A. Navarrete, C. Valdovinos & P.A. Marquet. 2009. Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters* 12: 601-611.
- Fisher, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- Forster, J.R. 1778. Observations made during a Voyage round the world, on physical geography, natural history, and ethic philosophy. G. Robinson, London.
- Gaston, K.J. & S.L. Chown. 1999. Why Rapoport's rule does not generalize. *Oikos* 84: 309-311.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Scientific, Oxford.
- Gillooly, J.F., J.H. Brown, G.B. West, V.M. Savage & E.L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- Gillooly, J.F. & A.P. Allen. 2007. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology* 88: 1890-1894.
- Gray, J.S. 2001. Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. *Scientia Marina* 65 (Suppl. 2): 41-56.
- Griffiths, H.J., D.K.A. Barnes & K. Linse. 2009. Towards a generalized biogeography of the southern ocean benthos. *Journal of Biogeography* 36: 162-177.
- Griffiths, H.H. 2010. Antarctic marine biodiversity – what do we know about the distribution of life in the southern ocean? *PLOS One* 5: e11683
- Grytnes, J.A. 2003. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters* 6: 883-888.

- Hawkins, B.A., R. Field, H.V. Cornell, D.J. Currie, J.-F. Guégan, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, G.G. Mittelbach, T. Oberdorff, E.M. O'Brien, E. Porter & J.R. Turner. 2003. Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Hawkins, B.A., F.S. Albuquerque, M.B. Araújo, J. Beck, L.M. Bini, F.J. Cabrero-Sañudo, I. Castro-Parga, J.A.F. Diniz-Filho, D. Ferrer-Catalán, R. Field, J.F. Gómez, J. Hortal, J.T. Kerr, I.J. Kitching, J.L. León-Cortés, J.M. Lobo, D. Montoya, J.C. Moreno, M. Olalla-Tárraga, J.G. Pausas, H. Qian, C. Rahbek, M.A. Rodríguez, N. Sanders & P. Williams. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88: 1877-1888.
- Helly, J.J. & L.A. Levin. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research I* 51: 1159-1168.
- Hernández, C.E., R.A. Moreno & N. Rozbaczylo. 2005. Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography* 28: 363-373.
- Hillebrand, H. 2004a. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163:192-211.
- Hillebrand, H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273: 251-267.
- Hunt, G., T.M. Cronin & K. Roy. 2005. Species-energy relationship in the deep-sea: a test using Quaternary fossil record. *Ecology Letters* 8: 739-747.
- Hutchings, P. 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation* 7: 1133-1145.

- Ibáñez, C., P.A. Camus & F. Rocha. 2009. Diversity and distribution of cephalopod species off the coast of Chile. *Marine Biology Research* 5: 374-384.
- Jablonski, D., K. Roy & J.W. Valentine. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102-106.
- Kiel, S. & S.N. Nielsen. 2010. Quaternary origin of the inverse latitudinal diversity gradient among southern Chilean mollusks. *Geology* 38: 955-958.
- Knox, G.A. 1977. The antarctic polychaete fauna: its characteristics, distribution patterns, and evolution. pp. 1111-1127. In: *Adaptations within Antarctic Ecosystems. Proceedings of the third SCAR Symposium on Antarctic Biology*. G.A. Llano (Ed.) Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Krug, A., D. Jablonski & J.V. Valentine. 2009. Signature of the End-Cretaceous mass extinction in the modern biota. *Science* 323: 767-771.
- Lancellotti, D. & J.A. Vásquez. 1999. Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the southern Pacific littoral. *Journal of Biogeography* 26: 1001-1006.
- Lancellotti, D. & J.A. Vásquez. 2000. Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 99-129.
- Latimer, A.M. 2007. Geography and resource limitation complicate metabolism-based predictions of species richness. *Ecology* 88: 1895-1898.
- Lee, M.R. & M. Riveros. 2012. Latitudinal trends in the species richness of free-living marine nematode assemblages from exposed sandy beaches along the coast of Chile (18-42°S). *Marine Ecology* 33: 317-325.

- Levin, L.A., R.J. Etter, M.A. Rex, A.J. Gooday, C.R. Smith, J. Pineda, C.T. Stuart, R.R. Hessler & D. Pawson. 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 32: 51-93.
- Levin, L.A. 2003. Oxygen Minimum Zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 1-45.
- Levin, L.A., D. Gutiérrez, A. Rathburn, C. Neira, J. Sellanes, P. Muñoz, V.A. Gallardo & M. Salamanca. 2002. Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography*, 53: 1-27.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- MacArthur, R. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of The Linnean Society* 1: 19-31.
- Martínez-Pardo, R. 1990. Major Neogene events of the Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77: 263-278.
- McCain, C. & N. Sanders. 2010. Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology* 91: 601-609.
- McClain, C.R. 2005. Bathymetric patterns of morphological disparity in deep-sea gastropods from the western North Atlantic basin. *Evolution* 59(7): 1492-1499.
- McHugh, D. 2000 Molecular phylogeny of the Annelida. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1873-1884.
- Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernández, C.E. Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P.E., Neill, P.E., Carranza, A., Retana, M.V., Díaz de Astarloa, J.M., Lewis, M., Yorio, P., Piriz, M.L., Rodríguez, D., Yoneshigue-

- Valentin, Y., Gamboa, L. & Martín, A. 2011. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS ONE* 6(1): e14631.
- Mittelbach, G.G., D.W. Schemske, H.V. Cornell, A.P. Allen, J.M. Brown, M.B. Bush, S.P. Harrison, A.H. Hurlbert, N. Knowlton, H.A. Lessios, C. McCain, A.R. McCune, L.A. McDade, M.A. McPeck, T.J. Near, T.D. Price, R. Ricklefs, K. Roy, D.F. Sax, D. Schluter, J.M. Sobel & M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- Morales, C., S. Hormazábal & J. Blanco. 1999. Interannual variability in the mesoscale distribution of the depth of the upper boundary of the oxygen minimum layer off northern Chile (18°–24°S): implication for the pelagic system and biogeochemical cycling. *Journal of Marine Research* 57: 909–932.
- Moreno, R.A., C.E. Hernández, M.M. Rivadeneira, M.A. Vidal & N. Rozbaczylo. 2006. Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33: 750-759.
- Moreno, R.A., M.M. Rivadeneira, C.E. Hernández, S. Sampértegui & N. Rozbaczylo. 2008. Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography* 17: 415-423.
- Mori, S., K. Yamaji, A. Ishida, S.G. Prokushkin, O.V. Masyagina, A. Hagiharad, A.T.M. Rafiqul, R. Suwad, A. Osawae, T. Nishizonoa, T. Uedaf, M. Kinjog, T. Miyagig, T. Kajimotoa, T. Koikeh, Y. Matsuuraa, T. Tomaa, O.A. Zyryanovad, A.P. Abaimovd, Y. Awayaa, M.G. Arakia, T. Kawasakia, Y. Chibaa & M Umari. 2010. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS) 107: 1447-1451.
- Moy, C.M., S.O. Geltzer, D.T. Rodbell & D.M. Anderson. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420: 162-165.
- Moyano, H.I. 1982. Briozoa marinos de Centro y Sudamérica: evaluación preliminar. *Cahiers de Biologie Marine* 23: 365-380.
- Moyano, H.I. 1991. Bryozoa marinos chilenos VIII: una síntesis zoogeográfica con consideraciones sistemáticas y la descripción de diez especies y dos géneros nuevos. *Gayana Zoología* 55: 305-389.
- Ojeda, F.P., F.A. Labra & A.A. Muñoz. 2000. Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 625-641.
- Paterson, G.L.J. & P.J.D. Lamshead. 1995. Bathymetric patterns of polychaete diversity in the Rockall Trough, northeast Atlantic. *Deep-Sea Research I*: 1199-1214.
- Paterson, G.L.J., A. Glover, C.R.S. Barrio Froján, A. Whitaker, N. Budaeva, J. Chimonides & S. Doner. 2009. A census of abyssal polychaetes. *Deep-Sea Research II* 56: 1739-1746.
- Pianka, E. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pineda, J. 1993. Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research I* 40: 2179-2192.
- Pineda, J. & H. Caswell. 1998. Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research II*: 83-101.
- Popper, K.R. 1959. *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London.

- Powell, M.G., V.P. Beresford & B.A. Colaianne. 2012. The latitudinal position of peak marine diversity in living and fossil biotas. *Journal of Biogeography* 39: 1687-1694.
- Price, C.A., Weitz, J.S., Savage, V.M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D.A., Dodds, P.S., Etienne, R.S., Kerkhoff, A.J., McCulloh, K., Niklas, K.J., Olf, H. & Swenson, N.S. 2012. Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters* 15: 1465-1474.
- Pyron, R.A. & F. Burbrink. 2009. Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography* 18: 406-415.
- Quiroga, E., J. Sellanes, W.E. Arntz, D. Gerdes, V.A. Gallardo & D. Hebbeln. 2009. Benthic megafaunal and demersal fish assemblages on the Chilean continental margin: The influence of the oxygen minimum zone on bathymetric distribution. *Deep-Sea Research II* 56:1112-1123.
- Rex, M.A. 1973. Deep-sea species diversity: decreased gastropod diversity at abyssal depths. *Science* 181: 1051-1053.
- Rex, M.A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 331-353.
- Rex, M.A., C.R. McClain, N.A. Johnson, R.J. Etter, J.A. Allen, P. Bouchet & A. Warén. 2005. A source-sink hypothesis for abyssal biodiversity. *American Naturalist* 165: 163-178.
- Rex, M.A., R.J. Etter, J.S. Morris, J. Crouse, C.R. McClain, N.A. Johnson, C.T. Stuart, J.W. Deming, R. Thies & R. Avery 2006. Global bathymetric patterns of standing

- stock and body size in the deep-sea benthos. *Marine Ecology Progress Series* 317: 1-8.
- Ricklefs, R.E. 2007. History and diversity: explorations at the intersection of ecology and evolution. *American Naturalist* 170: S56-S70.
- Rivadeneira, M.M. & P.A. Marquet. 2007. Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 33: 455-468.
- Rivadeneira, M.M., M. Thiel, E.R. González & P. Haye. 2011. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography* 20: 437-448.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rohde, K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3: 10-13.
- Rombouts, I., G. Beaugrand, F. Ibanez, S. Chiba & L. Legendre. 2011. Marine copepod diversity patterns and the metabolic theory of ecology. *Oecologia* 166: 349-355.
- Rosa, R., H.M. Dierssen, L. González & B. Seibel. 2008. Large-scale diversity patterns of cephalopods in the atlantic open ocean and deep sea. *Ecology* 89: 3449-3461.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- Rouse, G.W. & F. Pleijel. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press. Oxford. 354 pp.
- Ruggiero, A. 1999. Búsqueda de patrones en macroecología: la regla de Rapoport. *Ecología Austral* 9: 45-63.
- Santelices, B. & P.A. Marquet. 1998. Seaweeds, latitudinal diversity, and Rapoport's rule. *Diversity and Distribution* 4: 71-75.

- Santelices, B & I. Meneses. 2000. A reassessment of the phytogeographic characterization of temperate Pacific South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 605-614.
- Scheiner, S.M. & M.R. Willig. 2005. Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients. *American Naturalist* 166: 458-469.
- Schrödl, M., J.M. Bohn, N. Brenke, E. Rolán & E. Schwabe. 2011. Abundance, diversity, and latitudinal gradients of southeastern Atlantic and Antarctic abyssal gastropods. *Deep-Sea Research II* 58: 49-57.
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Stegens, J.C., B.J. Enquist & R. Ferrieri. 2009. Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology Letters* 12: 1001-1015.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- Stevens, G.C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography* 23: 149-154.
- Storch, D. 2012. Biodiversity and its energetic and thermal controls. *Metabolic ecology: a scaling approach* (eds. by R.M. Sibly, J.H. Brown and A. Kodric-Brown), pp. 120-130. John Wiley & Sons, Blackwell, Oxford.
- Thiel, M., E.C. Macaya, E. Acuña, W.E. Arntz, H. Bastias, K. Brokordt, P.A. Camus, J.C. Castilla, L.R. Castro, M. Cortés, C.P. Dumont, R. Escribano, M. Fernández, J.A. Gajardo, C.F. Gaymer, I. Gómez, A.E. González, H.E. González, P.A. Haye, J.E. Illanes, J.L. Iriarte, D.A. Lancellotti, G. Luna-Jorquera, C. Luxoro, P.A. Manríquez, V. Marín, P. Muñoz, S.A. Navarrete, E. Pérez, E. Poulin, J. Sellanes,

- H.H. Sepúlveda, W. Stotz, F. Tala, A. Thomas, C.A. Vargas, J.A. Vásquez & A. Vega (2007) The Humboldt current system of northern-central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 45: 195-344.
- Tittensor, D.P., M.A. Rex, C.T. Stuart, C. McClain & C.R. Smith. 2011. Species-energy relationships in deep-sea molluscs. *Biology Letters* 7: 718-722.
- Tsuchi, R. 2002. Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19: 260-270.
- Valdovinos, C., S.A. Navarrete & P.A. Marquet. 2003. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* 26: 139-144.
- Vinogradova, N.G. 1959. The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean. *Deep-Sea Research* 5: 205-208.
- Vinogradova, N.G. 1962. Vertical zonation in the distribution of deep-sea benthic fauna in the ocean. *Deep-Sea Research* 8: 245-250.
- Vinogradova, N.G. 1979. The geographical distribution of the abyssal and hadal (ultra-abyssal) fauna in relation to the vertical zonation of the ocean. *Sarsia* 64: 41-50.
- Von Humboldt, A. 1808. *Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen*. J.G. Cotta, Tübingen, Germany.
- Wallace, A.R. 1878. *Tropical nature and other essays*. London: Macmillan.
- White, E. 1997. Spatiotemporal scaling of species richness: patterns, processes, and implications. In: *Scaling Biodiversity*. D. Storch, P.A. Marquet & J.H. Brown (Eds). Cambridge University Press, New York.

- Wiens, J.J. & M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.
- Wiens, J.J. & C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519–539.
- Wiens, J.J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170: S87-S106.
- Wiens, J.J. 2011. The niche, large-scale biogeography, and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 366: 2336-2350.
- Willig, M.R., D.M. Kaufman & R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 273-309.
- Willig, M.R. & C. Bloch. 2006. Latitudinal gradients of species richness: a test of the geographic area hypothesis at two ecological scales. *Oikos* 112: 163-173.
- Wright, D.H. 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- Yasuhara, M., G. Hunt, H.J. Dowsett, M.M. Robinson & D.K. Stoll. 2012. Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecology Letters* 15: 1174-1179.

CAPÍTULO II

Artículo enviado a Revista Chilena de Historia Natural

Research Article

An inverse latitudinal gradient of benthic polychaetes richness along the Pacific Coast of South America

Gradiente latitudinal inverso de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica

AN INVERSE LATITUDINAL GRADIENT OF POLYCHAETES RICHNESS

RODRIGO A. MORENO^{1,2,*}, PATRICIO A. CAMUS³, SERGIO A. ALVARADO^{4,5,6},
DIMITRI GUTIÉRREZ⁷, NICOLÁS ROZBACZYLO⁸, ELIE POULIN¹ & MARCELO M.
RIVADENEIRA⁹

¹Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Ñuñoa, Santiago, Chile.

²Facultad de Ciencias & Centro de Investigación en Ciencias Ambientales (CIENCIA-UST), Universidad Santo Tomás, Ejército 146, Santiago, Chile.

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

⁴Laboratorio de Ecología de Vida Silvestre, Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile, Av. Santa Rosa 11315, La Pintana, Santiago, Chile.

⁵Grups de Recerca d'Amèrica i Àfrica Llatines (GRAAL), Unitat de Bioestadística, Facultat de Medicina, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Espanya.

⁶Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad de Tarapacá, Arica, Chile.

⁷Dirección de Investigaciones Oceanográficas, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), P.O. Box 22, Callao, Perú.

⁸Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

⁹Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) & Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Casilla 117, Coquimbo, Chile.

* Corresponding Author: ramoreno@gmail.com

ABSTRACT

In this study, we analyzed the latitudinal gradient of richness (LGR) in benthic polychaete species found along the Pacific coast of South America (PSA), between 3° S and 56° S latitude. Five hypotheses were tested: species-energy, species-area, Rapoport's rule, geometric constraints (mid-domain effect), and biogeographic conservatism, as underlying explanations for the observed LGR. The database used in this study consisted of 542 species collected from samples obtained from the intertidal zone to the continental shelf (< 200 m depth), using latitudinal bands with a spatial resolution of 0.5°. We determined that polychaete species show an inverse LGR pattern, with species richness increasing toward higher latitudes. We also found that species richness shows a significant mid-domain effect.

However, no significant relationships were observed between species richness and the sea surface temperature, primary productivity, shelf area and the (\log_{10}) mean latitudinal range. Taxonomic distinctness (Δ^+) significantly increased toward higher latitudes, and differed from the null model expectation at 53° S-54° S latitude. Significant signals of biogeographic conservatism were observed, corresponding to the midpoint of latitudinal extent, latitudinal range extent, and the northernmost latitude, across all of the examined taxonomic levels. In contrast, no signal was detected in the southern limits of polychaete geographic ranges along the PSA. Finally, in the present study we show that both mid-domain effects and biogeographic conservatism account for the observed inverse LGR pattern along the PSA.

Key words: Annelida, biogeography, diversity, macroecology, macroevolution.

RESUMEN

En este estudio, analizamos el gradiente latitudinal de riqueza de especies (GLR) inverso de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica (PSA), entre los 3° S y 56° S. Evaluamos las hipótesis especies-energía, especies-área, regla de Rapoport, restricciones geométricas (efecto de dominio medio) y conservatismo biogeográfico, como potenciales explicaciones en la formación de los GLR inversos en la costa del PSA. La base de datos usada en este estudio consistió de 542 especies provenientes de muestreos realizados desde la zona intermareal hasta el límite de la plataforma continental (< 200 m

de profundidad), utilizando una resolución espacial de bandas latitudinales de 0.5°. Se determinó que la diversidad de poliquetos muestra un patrón de GLR inverso, con un incremento de la riqueza hacia altas latitudes, y se encontró una relación positiva significativa entre la riqueza y el efecto de dominio medio. No se detectaron relaciones significativas entre la riqueza y la temperatura superficial del mar, productividad primaria, área de la plataforma continental y el promedio del rango latitudinal (\log_{10}). La distinción taxonómica ($\Delta+$) mostró un aumento significativo hacia altas latitudes, difiriendo de la predicción del modelo nulo en las latitudes 53° S-54° S. El conservatismo biogeográfico registró señales significativas con el punto medio de la distribución latitudinal, el rango latitudinal y el límite norte para los diferentes niveles taxonómicos analizados, pero no detectó señal en el límite sur del PSA. Finalmente, en este estudio validamos la hipótesis del efecto de dominio medio en conjunto con el conservatismo biogeográfico como explicaciones a la formación del GLR inverso de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA.

Palabras clave: Annelida, biogeografía, diversidad, macroecología, macroevolución.

INTRODUCTION

Latitudinal gradients of species richness (LGR) and their underlying factors are one of the most studied topics in macroecology and biogeography, providing a critical context for contemporary studies in ecology, evolution and conservation (Pianka, 1966, Willig et al. 2003, Mittelbach et al. 2007, Tittensor et al. 2010). Various meta-analyses have shown the persistence of a monotonic, unimodal pattern of increase in species richness from high latitudes towards the tropics (Crame, 2001, Willig et al. 2003, Hillebrand 2004a,b). However, there is considerable debate regarding the underlying factors that determine LGRs (Rohde, 1992, 1999, Willig et al. 2003, Mittelbach et al. 2007). Nevertheless, during the last decades researchers have recognized that the species richness of a region is determined by the balance between the rates of extinction, migration and originations of species (Wiens & Donoghue 2004, Jablonski et al. 2006, Mittelbach et al. 2007, Wiens 2007, 2011). This balance can be generated by different mechanisms, which can be classified into three types of hypotheses: ecological, historical and evolutionary (Mittelbach et al. 2007). In brief, ecological hypotheses suggest that tropical areas maintain higher species richness due to environmental effects which allow for an increase in productivity, carrying capacity or niche breadth (Currie, 1991, Rosenzweig, 1995, Evans et al. 2005). Historical explanations invoke the tropics as sources of evolutionary novelties, where clades originate in the tropics, but diversification rates do not vary with latitude, making LGR the result of dispersal limitation towards subtropical zones (Wiens & Donoghue, 2004, Wiens & Graham, 2005, Jablonski et al. 2006). Finally, the evolutionary hypotheses suggest that LGRs are generated by latitudinal variation in diversification rates, with greater speciation and/or lower extinction rates in the tropics (Evans et al. 2005, Weir &

Schluter 2007). In this respect, and despite existing differences between the explanations of the historical and evolutionary hypotheses, both highlight the importance of long-term dynamics in explaining the underlying factors of LGRs, for which, in this study, they will be referred to as historical/evolutionary hypotheses.

Despite its global generality, the canonical pattern presents numerous exceptions on the Pacific coast of South America (hereafter PSA). A large number of taxa on the PSA show inverse species richness gradients, such as algae (Santelices 1982, Santelices & Marquet 1998, Santelices et al. 2009), sponges (Desqueyroux & Moyano 1987), anthozoans (Häussermann & Försterra 2005), bryozoans (Moyano 1991), mollusks (Valdovinos et al. 2003), polychaetes (Lancellotti & Vásquez 1999, 2000, Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006), crustaceans with direct development (Fernández et al. 2009) and peracarid crustaceans (Rivadeneira et al. 2011). Consequently, Rivadeneira et al. (2011) indicated that the observed patterns of inverse LGRs along the PSA, which covers over 50° of latitude, are not the product of statistical artifacts due to a reduced spatial scale, given that there is strong evidence that this pattern is robust to sampling artifacts in various taxa (e.g. mollusks, polychaetes and peracarid crustaceans; see Valdovinos et al. 2003, Moreno et al. 2008, Rivadeneira et al. 2011).

The diverse explanations that have been proposed for inverse LGRs include the species-energy hypothesis, the species-area hypothesis, and niche width, as well as geometric constraints and Rapoport's Rule (Santelices & Marquet 1998, Astorga et al. 2003, Valdovinos et al. 2003, Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006, Santelices et al. 2009, Rivadeneira et al. 2011, Lee & Riveros 2012). Nevertheless, other explanations which invoke historical/evolutionary forcing (e.g., Wiens & Donoghue 2004, Jablonski et al. 2006) have also begun to be evaluated (e.g., Rivadeneira et al. 2011).

In this context, the biogeography of benthic polychaetes from the PSA has historically received little attention, and available studies have been mainly descriptive (see Lancellotti & Vásquez 1999, 2000). However, recently Hernández et al. (2005) and Moreno et al. (2006) explicitly evaluated the LGR in benthic polychaetes from the coast of Chile (18°-56° S), reporting the existence of an inverse latitudinal pattern with a maximum peak in richness towards the area of Chiloé. These authors proposed that the underlying determinants of richness patterns were geometric constraints and historical events (e.g., eustatic movements, cyclic effects of El Niño-Southern Oscillation, shallowing of the Oxygen Minimum Zone, and glacial advance and retreat), which have mainly occurred since the Neogene (i.e. during the last 23 My). Although both studies represent a significant advance in understanding the patterns and mechanisms that underlie the generation of the observed species richness, their analyses used low spatial resolution bands (3° of latitude) to register occurrences and only considered the geopolitical limits of Chile, restricting the northern limit of the Peruvian Province to 18°S (Arica) (an arbitrary decision shared by the vast majority of studies in other taxa; e.g., Desqueyroux & Moyano 1987, Moyano 1991, Fernández et al. 2009, Rivadeneira et al. 2011, Lee & Riveros 2012). In both studies, therefore, the explicit exclusion of the tropical equatorial limit of the Peruvian Province, as well as a wide portion of it, could generate spurious results given that the real biogeographic limits of the species were cut off, particularly affecting the evaluation of hypotheses regarding geometric constraints and Rapoport's rule.

Consequently, in this study we evaluate the possible causes and underlying processes of the LGR patterns reported for benthic polychaetes, including the entire PSA, and using high spatial resolution (0.5° latitude). Our specific goals are: (1) to reevaluate the existence of an inverse LGR using a database that covers the Peruvian (up to the tropical

equatorial limit) and Magellanic biogeographic provinces along the entire PSA, in order to rule out possible sampling and statistical artifacts; and (2) to evaluate different hypotheses (species-energy, species-area, Rapoport's rule, geometric constraints and biogeographic conservatism of the tropical niche), which could potentially explain the formation of inverse LGRs.

METHODS

Database

The database used in this study includes 542 species of benthic polychaetes present on the PSA from 3° S (tropical equatorial limit) to 56° S (Cape Horn, Chile), and was constructed using georeferenced data from geographic information systems (Datum WGS 84), instead of the presence/absence records used by Hernández et al. (2005) and Moreno et al. (2006, 2008). This database summarizes information obtained over 162 years from the PSA, through an exhaustive literature review (ca. 1000 bibliographic references analyzed) and review of museum collections and field expeditions, and currently constitutes the most complete database of benthic polychaetes in this region of the world. For each species, we recorded maximum and minimum latitude of the geographic distribution obtained from samples made from the intertidal zone to the edge of the continental shelf (< 200 depth). For this, we used a spatial resolution of 0.5° of latitude, where species richness was calculated as the sum of all of the species present within each latitudinal band along the PSA, assuming a continuous geographic distribution between the minimum and maximum

range limits (e.g., Santelices & Marquet 1998, Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006, Rivadeneira et al. 2011).

Evaluation of hypotheses

To evaluate the proposed hypotheses explaining the LGR of benthic polychaetes, we used an approximation based on correlates. In order to evaluate the possibility that sampling artifacts generate the LGR, we estimated the temporal accumulation curve of species within each latitudinal band. To this end, we fitted a three-parameter logistic sigmoidal function to the cumulative number of species in time. The logistic function fitted was

$$S(t) = \frac{S_{max}}{(1 + e^{-\frac{t-t_0}{b}})},$$

has three parameters S_{max} , t_0 and b . Parameter S_{max} corresponds to the

asymptotic value of species richness, while t_0 and b correspond to the time of maximum accumulation and a curvature coefficient, respectively (Verhulst, 1838). We evaluated the species-energy hypothesis (Wright 1983, Currie 1991, Evans et al. 2005) using average sea surface temperature and primary productivity as surrogates of environmental energy (Rivadeneira et al. 2011), obtaining both measures from the AQUAMAPS database (Kaschner et al. 2008). The species-area hypothesis (Rosenzweig, 1995) was evaluated using the area of the continental shelf (< 200 m depth, obtained from AQUAMAPS) as a surrogate of habitat availability. The Rapoport's rule hypothesis (Stevens, 1989) was evaluated using the average latitudinal range (after \log_{10} transformation) of all of the species that co-occur within the same latitudinal band. The geometric constraints or the mid-domain effect hypothesis (Pineda 1993, Colwell & Hurtt 1994, Colwell & Lees 2000) was evaluated using an analysis of Monte Carlo simulations in the program module Mid-

Domain Null (McCain 2004), utilizing the median number of expected species based on a mid-domain null model, with 50000 runs (Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006, 2008). The associations between species richness and ecological and oceanographic variables were analyzed using ordinary least squares regression (OLS) and simultaneous autoregressive models (SAR_{err}) (Dormann et al. 2007, Kissling & Carl 2008). The analyses were conducted using the freeware program Spatial Analysis in Macroecology (SAM) (Rangel et al. 2006). The best models were selected based on the weighted Akaike information criterion (AIC_w).

To evaluate the importance of historical/evolutionary processes on the PSA, we utilized two complementary methods which can shed light on the role of evolutionary dynamics in the generation of the LGR: (1) taxonomic distinctness and (2) taxonomic conservatism of the mid-point of the latitudinal range. The taxonomic distinctness index, $\Delta+$ (Clarke & Warwick 1998), measures the degree of taxonomic relatedness (distance) between species, and was used as a surrogate of phylogenetic diversity. Assuming that the phylogenetic relationships are mapped on the hierarchical structure of a Linnaean classification tree, the taxonomic distance was estimated as the average length between species pairs connected on the tree, considering the taxonomic levels of species, genus and family, and assuming a branch length = 1 between levels. Values below $\Delta+$ indicate little taxonomic differentiation (e.g., species that belong to only one or a few genera), and high values imply taxonomically diverse assemblages. The observed values of $\Delta+$ were compared with the predictions of a null model constructed by resampling the same number of species in each latitudinal band, with the values of $\Delta+$ recalculated 50000 times. The diversity of lineages was considered statistically significant when the observed values were

above or below the 97.5 and 2.5 percentiles, respectively. The values of Δ^+ that did not depart from the null model predictions along the latitudinal gradient may imply that the inverse LGR is not directly related with biogeographic history or evolutionary processes. In contrast, high values of Δ^+ (above the null model prediction) may be interpreted as the existence of more evolutionary novelties, supporting the hypothesis of historical biogeography. Alternatively, this could imply greater speciation rates and/or lower extinction rates, according to the hypothesis of diversification rates.

The taxonomic conservatism of the midpoint of latitudinal range (the median between the northern and southern distribution limits of each taxon) was evaluated using the taxonomic structure (species, genera and families) as a coarse surrogate of relatedness among species. For simplicity, we have used the midpoint of latitudinal range instead of the predictions of niche models based on climatic variables (Pyron & Burbrink 2009, Wiens et al. 2009). Taxonomic conservatism was evaluated using an autocorrelogram analysis (Moran's I) computed across different taxonomic levels. Values of Moran's I close to 1 indicate taxonomic conservatism in the mid-point of latitudinal range (i.e. the average of the species' ranges within a genus are more similar than expected by random distribution), which could suggest a limit to geographic expansion towards poorer regions. Values of $I = 0$ indicate that there is no taxonomic signal, and values of $I = -1$ indicate taxonomic repulsion (i.e. the average of species' ranges within a genus significantly differs from a random distribution). Calculations were made using the function `correlogram.formula` in the library `ape` in R (R Development Core Team 2012).

RESULTS

The species richness showed an inverse LGR, with an increase towards higher latitudes (Figs. 1 and 2). This relationship was significant (OLS, $r^2 = 0.69$, $P < 0.05$) (Fig. 2). The minimum and maximum values of richness recorded on the PSA were found in the latitudinal bands at 3° S (29 species) and 41° S (199 species), respectively. The greatest changes in richness were observed from the 11° S latitudinal band, on the coast of Perú, reaching a peak at 41° S (Chiloé area) (Fig. 2).

The OLS regression analyses and simultaneous autoregressive models (SAR_{err}) indicated positive, significant relationships between species richness and the mid-domain effect, explaining 84.7 % of the variation along the LGR (Table 1, Fig. 2). This relationship represents the best model (weighted Akaike Information Criterion; $AIC_w = 1$), and indicates that the residual analyses are robust to spatial autocorrelation (Table 1). On the other hand, the analyses did not indicate significant relationships between polychaete richness and the sea surface temperature, primary productivity, shelf area and the (\log_{10}) mean latitudinal range (Table 1, Fig. 3). Although there was a statistically significant relationship between richness and species-energy (OLS, $r^2 = 0.549$, $P < 0.05$) utilizing average sea surface temperature as the surrogate, the sign of the coefficient was negative, against the predictions of the species-energy hypothesis (Fig. 3a).

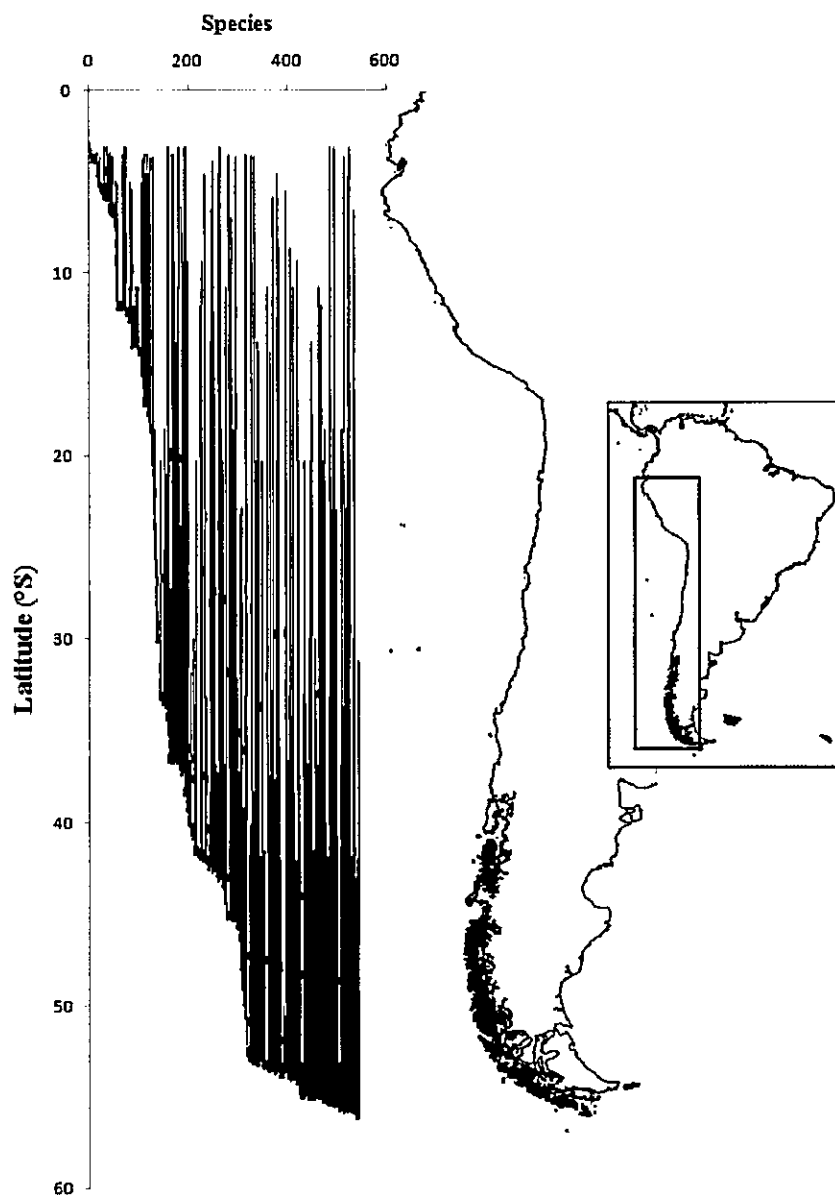


Fig. 1. Latitudinal extent of 542 benthic polychaete species' distributions along the Pacific coast of South America.

On the other hand, the relationship between richness and average latitudinal range (\log_{10}) was positive and significant (OLS, $r^2 = 0.003$, $P < 0.05$, Fig. 3b), nevertheless, the

sign was modified by the SAR_{err} model (Table 1), indicating significant spatial autocorrelation of the residuals, against the prediction of Rapoport's rule. Neither the species-area hypothesis nor the species-energy hypothesis based on the surrogate of primary productivity showed relationships with species richness (Table 1, Fig. 3c, 3d).

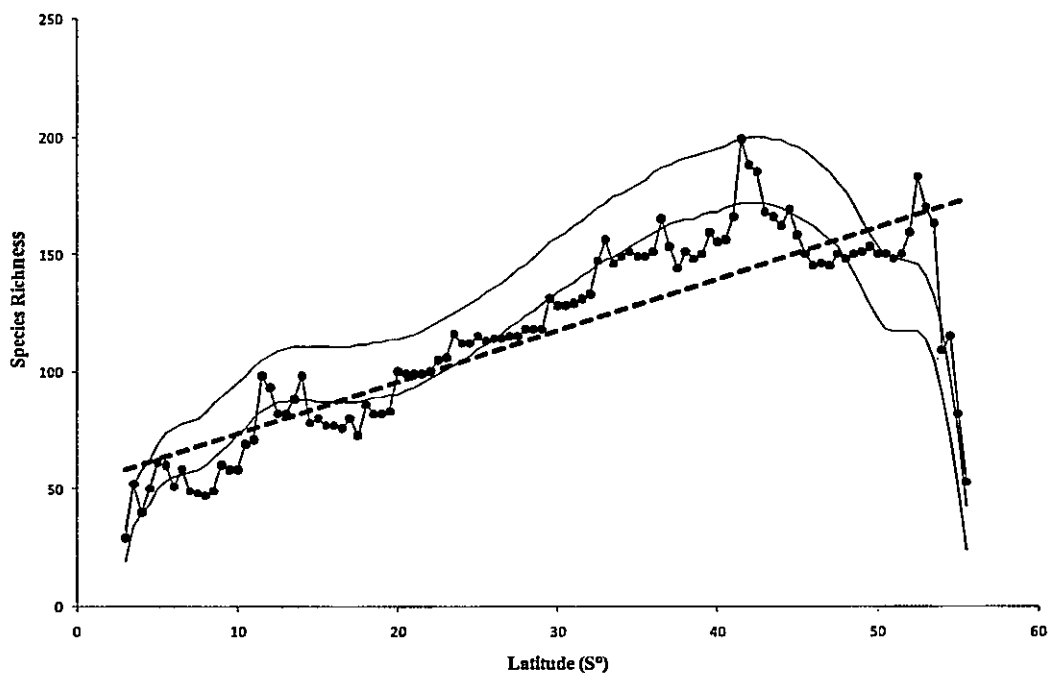


Fig. 2. Total number of benthic polychaetes species found along the Pacific coast of South America within each 0.5° band of latitude (black lines with data points). The solid lines show the 95 % prediction curves sampled without replacement using the program "Mid-Domain Null" (50000 runs). The dotted black line shows the standard linear regression fit to the data.

The evaluation of potential sampling artifacts showed that the bands of the predictions estimated at 95 % oscillated between 750 and 609 species, with a total of 679 species expected by the model. Thus, the 542 analyzed species represent more than 72 % of

the expected richness based on the historical descriptions of benthic polychaete species along the PSA (Fig. 4).

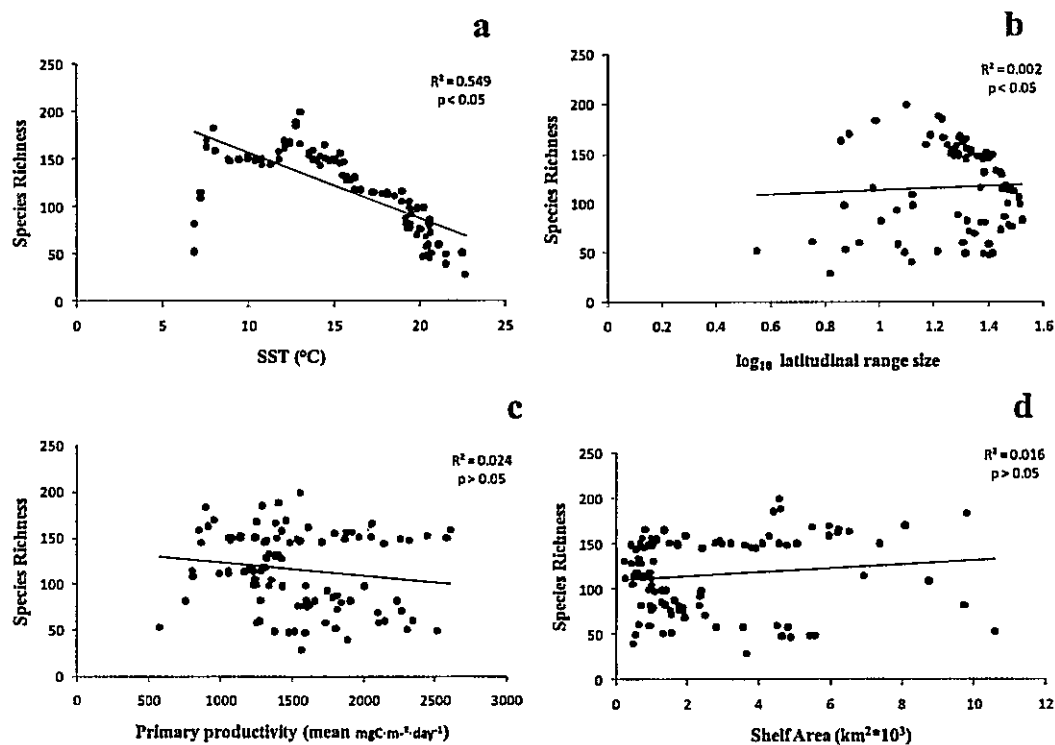


Fig. 3. Relationship between benthic polychaete species richness and (a) sea surface temperature (SST), (b) primary productivity, (c) shelf area, and (d) \log_{10} of mean latitudinal range.

The taxonomic distinctness index increased towards high latitudes, where observed values of Δ^+ in the latitudinal bands of 53° - 54° S significantly differed from the null model prediction (Fig. 5).

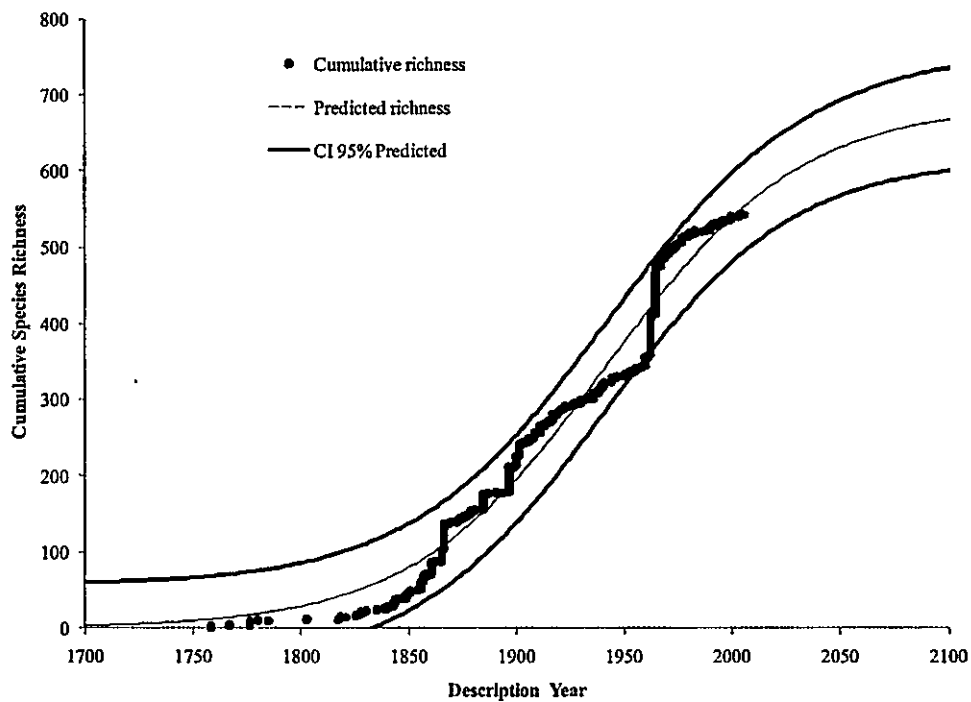


Fig. 4. Evaluation of sampling artifacts introduced by temporal changes in the year of species description of benthic polychaetes along the Pacific coast of South America.

The rescaled Moran's I index showed that the midpoint of the latitudinal distribution, latitudinal range and northern limit, were positively autocorrelated with the different taxonomic levels analyzed (species, genera and families) (Table 2). In contrast, the southern limit did not show a significant pattern between species/genera and genera/families (Table 2).

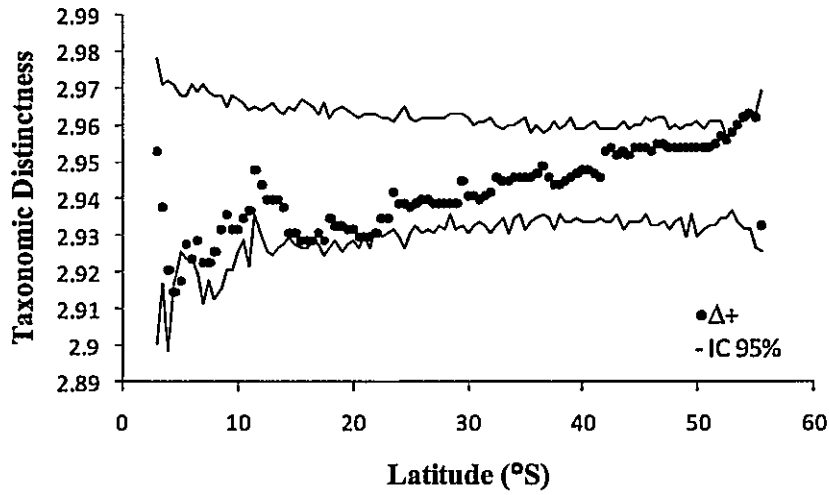


Fig. 5. Latitudinal variation of taxonomic distinctness in benthic polychaete species along the Pacific coast of South America (PSA). The black points show the taxonomic distinctness ($\Delta+$) variation along PSA. The solid lines show the low and upper 95% confidence intervals, respectively.

TABLE 1. Summary of the ordinary least squares (OLS) and simultaneous autoregressive model (SAR_{err}) regressions between benthic polychaete species richness and different variables used to test hypotheses that potentially explain the inverse latitudinal gradient of richness (LGR). AIC = Akaike information criterion. AIC_w = Weighted Akaike information criterion. Asterisks indicate statistically significant values ($P < 0.05$).

| Hypothesis | Explanatory variable | OLS regression | | | | SAR _{err} regression | | | | |
|----------------------|---------------------------------------------|----------------|----------------|----------|---------|-------------------------------|------------|---------|------------------|----------|
| | | Slope | R ² | AICc | ΔAIC | AIC _w | ΔAIC | Slope | AIC _w | ΔAIC |
| Species-energy | Sea surface temperature | -6.909 | 0.549 | 1010.624 | 114.793 | 0.00321589 | -4.894(*) | 745.725 | 3.334 | 0.846454 |
| Species-energy | Primary productivity | -0.014 | 0.024 | 1092.443 | 196.612 | 5.378E-05 | <0.001 | 915.626 | 173.235 | 0.000173 |
| Species-area | Shelf area | 0.002 | 0.016 | 1093.322 | 197.491 | 5.1468E-05 | 0.001 | 889.21 | 146.819 | 0.000648 |
| Geometric constraint | Mid-domain effect | 0.9(*) | 0.847 | 895.831 | 0 | 1 | 0.902(*) | 895.306 | 152.915 | 0.000478 |
| Rapoport's rule | (log ₁₀) Mean latitudinal range | 10.93 | 0.003 | 1094.758 | 198.927 | 4.7902E-05 | -55.708(*) | 742.391 | 0 | 1 |

TABLE 2. Results of the autocorrelogram analysis based on Moran's I index, used to evaluate the existence of taxonomic conservatism in the midpoint of latitudinal distribution for benthic polychaete species along the Pacific coast of South America.

| Taxonomic level | Northern limit | | Southern limit | | Latitudinal range | | Latitudinal midpoint | |
|-----------------|--------------------|---------|--------------------|---------|--------------------|---------|----------------------|---------|
| | Rescaled Moran's I | P-value | Rescaled Moran's I | P-value | Rescaled Moran's I | P-value | Rescaled Moran's I | P-value |
| Species/genera | 0.220 | <0.001 | 0.044 | 0.044 | 0.367 | 0.087 | 0.077 | 0.131 |
| Genera/families | 0.094 | <0.001 | 0.012 | 0.012 | 0.516 | 0.058 | 0.004 | 0.050 |

DISCUSSION

The results of this study show the existence of a marked inverse LGR for benthic polychaetes along the PSA, questioning the persistence of the canonical pattern of species richness increase towards the tropics (Willig et al. 2003, Hillebrand 2004a,b). Nevertheless, there are already several exceptions to this pattern (Willig et al. 2003, Kindlmann et al. 2007), mainly from the PSA (Moyano 1991, Valdovinos et al. 2003, Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006, Santelices et al. 2009, Rivadeneira et al. 2011).

Even though the inventory of analyzed species in the PSA constitutes only a small fraction of the total diversity of benthic polychaetes described globally (~10000 nominal species), our results indicate that it is unlikely that the observed inverse LGR is affected by new additions of species, latitudinal range extensions of previously described species, or an increase in sampling effort in the southern region of the PSA. Indeed, the analysis supports that this inverse LGR is not severely biased by an increase in the number of species in the inventory, since the shape of the gradient is largely independent of the inclusion of new species reported during the last century. This suggests that the asymptotic tendencies are not a consequence of a lack of taxonomic information, and that taxonomic effort has at least been sufficient to describe new species at a constant rate. Therefore, the recorded pattern in this study reflects the true biogeographic pattern for benthic polychaetes in the PSA, and validates previous results obtained by Hernández et al. (2005) and Moreno et al. (2006), despite the fact that these studies used different datasets of more restricted scale and lower spatial resolution (ca. 3° of latitude).

On the other hand, there is an extensive and long-lasting debate (ca. 200 years) regarding the primary causes that generate and explain LGRs at a global scale (Rohde

1992, Hawkins 2001), and several different hypotheses have been evaluated, including ecological hypotheses (Marquet et al. 2004, Kindlmann et al. 2007, Fernández et al. 2009, Rivadeneira et al. 2011, Lee & Riveros 2012) as well as historical/evolutionary hypotheses (Wiens & Donoghue 2004, Jablonski et al. 2006, Wiens 2007, Pyron & Burbrink 2009, Rivadeneira et al. 2011). Our results strongly support the hypothesis of a mid-domain effect (Colwell & Lees 2000, Colwell et al. 2004, 2009), as was previously proposed for benthic polychaetes on the coast of Chile by Hernández et al. (2005) and Moreno et al. (2006). However, the hypotheses regarding species-area, species-energy and Rapoport's rule, which have been proposed as an explanation for LGRs in other groups of invertebrates from the PSA (Astorga et al. 2003, Valdovinos et al. 2003, Fernández et al. 2009, Rivadeneira et al. 2011, Lee & Riveros 2012), were not supported by the analyses of our study.

Our results indicate that historical/evolutionary processes are very important in the formation of the inverse LGR on the PSA. On one hand, the values of taxonomic distinctness showed a tendency to increase towards high latitudes, and were significantly different from the null model expectation around 53°-54° S. This pattern is consistent with results obtained for peracarid crustaceans on the PSA (Rivadeneira et al. 2011), and potentially indicate that the subantarctic and polar zones of the Southern Ocean are areas that harbor a greater species richness as a product of higher rates of diversification of some taxa (Brandt 2005, Brandt et al. 2007). In fact, Moreno et al. (2006) proposed that the area of Chiloé is a hotspot of diversity and endemism for benthic polychaetes, behaving like a glacial refuge for these species by acting as a source of dispersal towards low and high latitudes. In contrast, the low taxonomic distinctness at low latitudes on the PSA, in comparison with subantarctic zones, is consistent with proposals by Hernández et al. (2005)

and Moreno et al. (2006). These authors indicate that, since the Neogene, benthic polychaete assemblages of the Peruvian Biogeographic Province are mainly controlled by climatic and oceanographic forcings that strongly affect areas north of 36° S, where the Minimum Oxygen Zone and El Niño-Southern Oscillation events impose strong restrictions on the distribution and diversity of species by generating high rates of extinction and low rates of speciation in benthic assemblages, as a product of the low differentiation of niches observed in this area, compared with the Magellanic Province (Hernández et al. 2005, Moreno et al. 2006, Rivadeneira & Marquet 2007). On the other hand, the analysis of latitudinal conservatism of the species suggests a strong evolutionary inertia on the midpoint of latitudinal distribution, latitudinal range, and the northern limit for the different taxonomic levels analyzed. This evidence supports the hypothesis of biogeographic conservatism of the tropical niche (Wiens & Donoghue 2004), suggesting that the lower species richness at low latitudes is associated with evolutionary restrictions on the dispersal of taxa from the hotspot in Chiloé (41° S).

In this context, we propose that the mid-domain effect recorded along the PSA is due to biological restrictions of the fundamental niche operating over wide spatial-temporal scales, more than geometric constraints on dispersal, as has usually been interpreted (Pineda, 1993, Colwell & Lees 2000). This is fundamentally due to the geological history of the PSA since the Neogene, which has generated an ecological-evolutionary scenario conducive to generating a mid-domain effect. This hypothesis is supported by the strong signal of historical/evolutionary processes found in this study, based in the increase of phylogenetic diversity ($\Delta+$) towards high latitudes and the evidence of a taxonomic structure between species/genera, and genera/families, supporting the biogeographic

conservatism hypothesis along the PSA, which sheds light on the diversification processes occurring along the analyzed LGR. In the future, this hypothesis could be exhaustively re-evaluated using phylogenetic and phylogeographic analysis, in order to establish the determinants of diversity of the inverse LGR in benthic polychaetes along the PSA.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Luis Quipúzcoa, Edgardo Enríquez and Robert Marquina from the Laboratorio de Bentos Marino of the Instituto del Mar del Perú (IMARPE), for logistical help given to the first author in order to consolidate the construction of the benthic polychaetes database from the coast of Perú. Rodrigo A. Moreno acknowledges partial funding for this study from CONICYT D-21070030 and CONICYT AT-24091021 fellowships, Beca de Subsidio a la Investigación for Doctoral Thesis projects from the Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), and a research grant from the Programa de Estadías Cortas de Investigación of the Vicerrectoría de Asuntos Académicos, Universidad de Chile and FONDECYT grant N° 1110582 to Marcelo M. Rivadeneira. Elie Poulin is grateful for financial support from BASAL Grant PFB 023, CONICYT-CHILE and the Iniciativa Científica Milenio Grant ICM P05-002.

LITERATURE CITED

ASTORGA A, M FERNANDEZ, EE BOSCHI & N LAGOS (2003) Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecology Letters* 6: 420-427.

- BRANDT A (2005) Evolution of Antarctic biodiversity in the context of the past: the importance of the Southern ocean deep sea. *Antarctic Science* 17: 509-521.
- BRANDT A, AJ GOODAY, SN BRANDAO, S BRIX, W BROKELAND et al. (2007) First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern ocean deep sea. *Nature* 447: 307-311.
- CLARKE KR & RM WARWICK (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35: 523-531.
- COLWELL RK & GC HURTT (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144: 570-595.
- COLWELL RK & DC LEES (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70-76.
- COLWELL RK, C RAHBK & NJ GOTELLI (2004). The Mid-Domain Effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163: E1-E23.
- COLWELL RK, N GOTELLI, C RAHBK, GL ENSTMINGER, C FARREL & GR GRAVES (2009) Peaks, plateaus, canyons, and craters: the complex geometry of simple mid-domain effect models. *Evolutionary Ecology Research* 11: 355-370.
- CRAME JA (2001) Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions* 7: 175-189.
- CURRIE DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal species and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27-49.
- DESQUEYROUX R & HI MOYANO (1987) Zoogeografía de demospongias chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 58: 39-66.

- DORMANN CF, JM MCPHERSON, MB ARAÚJO, R BIVAND, J BOLLIGER et al. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609-628.
- EVANS KL, PH WARREN & KJ GASTON (2005) Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1-25.
- FERNÁNDEZ M, A ASTORGA, SA NAVARRETE, C VALDOVINOS & PA MARQUET (2009) Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters* 12: 601-611.
- HAWKINS BA (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 470.
- HÄUSSERMANN V & G FÖRSTERRA (2005) Distribution patterns of Chilean shallow-water sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia), with a discussion of the taxonomic and zoogeographic relationships between the actinofauna of the South East Pacific, the South West Atlantic and the Antarctic. *Scientia Marina* 69: 91-102.
- HERNÁNDEZ CE, RA MORENO & N ROZBACZYŁO (2005) Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography* 28: 363-373.
- HILLEBRAND H (2004a) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163: 192-211.
- HILLEBRAND H (2004b) Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273: 251-267.
- JABLONSKI D, K ROY & JW VALENTINE (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102-106.
- KASCHNER K, JS READY, E AGBAYANI, J RIUS, K KESNER-REYES, PD EASTWOOD, AB SOUTH, SO KULLANDER, T REES, CH CLOSE, R WATSON, D

PAULY & R FROESE (2008) AquaMaps Environmental Dataset: Half-Degree Cells Authority File (HCAF). World Wide Web electronic publication, www.aquamaps.org/data, Version 07/2010.

KINDLMANN P, I SCHÖDELBAUEROVÁ & AF DIXON (2007) Inverse latitudinal gradients in species diversity. In: Storch D, PA Marquet & JH Brown (eds) *Scaling biodiversity*: 246-257. Cambridge University Press, Cambridge.

KISSLING WD & G CARL (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 59-71.

LANCELLOTTI D & JA VÁSQUEZ (1999) Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the southern Pacific littoral. *Journal of Biogeography* 26: 1001-1006.

LANCELLOTTI D & JA VÁSQUEZ (2000) Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 99-129.

LEE MR & M RIVEROS (2012) Latitudinal trends in the species richness of free-living marine nematode assemblages from exposed sandy beaches along the coast of Chile (18-42°S). *Marine Ecology* 33: 317-325.

MARQUET PA, M FERNÁNDEZ, SA NAVARRETE & C VALDOVINOS (2004) Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In: Lomolino M & L Heaney (eds) *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*: 191-209. Cambridge University Press, Cambridge.

MCCAIN CM (2004) Mid-domain null. User's guide and application. URL: <http://spot.colorado.edu/~mccainc/MidDomainNull.htm> (accessed 5 August 2012).

- MITTELBACH GG, DW SCHEMSKE, HV CORNELL, AP ALLEN, JM BROWN et al. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- MORENO RA, CE HERNÁNDEZ, MM RIVADENEIRA, MA VIDAL & N ROZBACZYLO (2006) Patterns of endemism in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33: 750-759.
- MORENO RA, MM RIVADENEIRA, CE HERNÁNDEZ, S SAMPÉRTEGUI & N ROZBACZYLO (2008) Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography* 17: 415-423.
- MOYANO H (1991) Bryozoa marinos chilenos VIII: una síntesis zoogeográfica con consideraciones sistemáticas y la descripción de diez especies y dos géneros nuevos. *Gayana Zoología (Chile)* 55: 305-389.
- PIANKA ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- PINEDA J (1993) Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research I* 40: 2179-2192.
- PYRON RA & FT BURBRINK (2009) Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography* 18: 406-415.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

- RANGEL TFVB, JAF DINIZ-FILHO LM BINI (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- RIVADENEIRA MM & PA MARQUET (2007) Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 33: 455-468.
- RIVADENEIRA MM, M THIEL, ER GONZÁLEZ & P HAYE (2011) An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography* 20: 437-448.
- ROHDE K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- ROHDE K (1999) Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography* 22: 593-613.
- ROSENZWEIG ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.
- SANTELICES B (1982) Caracterización fitogeográfica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Verificación de hipótesis y consecuencias ecológicas. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 15: 513-524.
- SANTELICES B & PA MARQUET (1998) Seaweeds, latitudinal diversity patterns, and Rapoport's rule. *Diversity and Distributions* 4: 71-75.
- SANTELICES B, JJ BOLTON & I MENESES (2009) Marine algal communities. In: Whitman JD & K Roy (eds) *Marine macroecology*: 153-192. Chicago University Press, Chicago, IL.

- STEVENS GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range – how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- TITTENSOR DP, C MORA, W JETZ, H LOTZE, D RICARD, E VANDEN BERGHE & B WORM (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466: 1098-1101.
- VALDOVINOS C, SA NAVARRETE & PA MARQUET (2003) Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* 26: 139-144.
- VERHULST PF (1838) A note on population growth. *Correspondence Mathematiques et Physiques* 10: 113-121.
- WEIR JT & D SCHLUTER (2007) The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* 315: 1574-1576.
- WIENS JJ (2007) Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170: S87-S106.
- WIENS JJ (2011) The niche, large-scale biogeography, and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 366: 2336-2350.
- WIENS JJ & MJ DONOGHUE (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- WIENS JJ & CH GRAHAM (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.
- WIENS JJ, J SUKUMARAN, RA PYRON & RM BROWN (2009) Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae). *Evolution* 63: 1217-1231.

WILLIG MR, DM KAUFMAN & RD STEVENS (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 273-309.

WRIGHT DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.

CAPÍTULO III

Artículo enviado a *Global Ecology and Biogeography*

Testing the metabolic theory of ecology in marine polychaetes

Rodrigo A. Moreno^{1,2,*}, Patricio A. Camus³, Sergio A. Alvarado^{4,5,6}, Dimitri Gutiérrez⁷,
Nicolás Rozbaczylo⁸, Elie Poulin¹ & Marcelo M. Rivadeneira⁹

¹Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile

²Facultad de Ciencias & Centro de Investigación en Ciencias Ambientales (CIENCIA-UST), Universidad Santo Tomás, Ejército 146, Santiago, Chile

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

⁴Laboratorio de Ecología de Vida Silvestre, Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile, Av. Santa Rosa 11315, La Pintana, Santiago, Chile.

⁵Grups de Recerca d'Amèrica i Àfrica latines (GRAAL), Unitat de Bioestadística, Facultat de Medicina, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, España

⁶Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad de Tarapacá, Arica, Chile

⁷Dirección de Investigaciones Oceanográficas, Instituto del Mar del Perú, P.O. Box 22, Callao, Perú

⁸Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

⁹Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) & Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, CP 1781421, Coquimbo, Chile

* Correspondence: Rodrigo A. Moreno, Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Ñuñoa, Santiago CP 7800024, Chile. E-mail: ramoreno@gmail.com

ABSTRACT

Aim To evaluate predictions of the metabolic theory of ecology (MTE) on spatial patterns of species richness using the bathymetric distribution of marine polychaetes.

Location Pacific coast of South America, between 3°S to 56°S.

Methods The database used in this study consists of 542 species collected from samples obtained from the intertidal zone to the abyssal zone (5500 m depth) at the PSA. In order to determine the validity of the MTE versus other potential explanations of polychaete species richness, we evaluate a total of 14 competing models, taking in consideration the mean annual temperature of the sea surface (SST) and bottom temperature (temperature at minimum and maximum depth) as well as six causal models considering MTE, quadratic temperature dependence, productivity, and the joint temperature-productivity effect.

Results The observed values of the linear and quadratic regression slopes of the three variables of temperature measurements differed significantly from the range predicted by metabolic scaling law for species richness (i.e., -0.60 to -0.70). The assessment of the 14 competing models (including the MTE) showed that benthic marine polychaetes do not provide empirical support for the MTE. Instead, quadratic models explained a greater percentage of the observed variation than linear models. The slope of the $\ln(S)$ and $1/kT$ relationship, analyzed at different one degree latitudinal bins over the bathymetric gradient of polychaete richness, did not agree with the value of -0.65 predicted by the MTE, and moreover the observed slopes were steeper towards the southern area of the PSA.

Main conclusions Polychaete species richness and bottom sea temperature both exhibit a strong monotonic decay with depth, following an exponential function, in agreement with previously proposed for this taxa along PSA. Our results further question the applicability of the MTE for explaining diversity patterns of marine polychaetes from the PSA, but also of other taxa that show an inverse latitudinal gradient in species richness.

Keywords Diversity gradients, ectotherms, macroecology, primary productivity, South America, species richness, temperature gradients.

INTRODUCTION

One major goal of modern ecology is to understand macroecological patterns based on their mechanistic underpinnings (Brown, 1999; Record *et al.* 2012). In this sense, identifying and explaining biogeographic gradients in species richness based on mechanistic explanations is central to both ecology and evolution. Over the last decade, the metabolic theory of ecology (MTE hereafter) has been proposed as a mechanistic explanation for the geographic variation in species numbers (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004; McCain & Sanders, 2010; McClain *et al.* 2012; Price *et al.* 2012), based on the biochemical kinetics of organismic metabolic processes (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004; Wang *et al.* 2009; Fang *et al.* 2012). According to the MTE, geographic variation in a macroscopic variable such as species richness may be explained by its dependence on temperature. For ectotherms, the MTE predicts that species richness will change with temperature following the same exponential Boltzmann form $e^{-E/kT}$ as individual metabolic rates, where $E = 0.65$ eV is the mean activation energy of metabolic reactions (Gillooly & Allen, 2007). Hence, the MTE makes two predictions about diversity: (1) the reciprocal of absolute temperature ($1/kT$, where k is the Boltzmann's constant, T is temperature in Kelvin degrees) should be linearly related with diversity ($\ln(S)$, where S is species richness) and (2) the slope of that relationship should not differ significantly from -0.65 (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004).

Such predictions have generated a growing interest among ecologists (Price *et al.* 2012), and the monotonic increase of biodiversity of ectothermic organisms with temperature has been documented for several taxa, providing support for the MTE as a valid explanation for regional-scale species richness gradients (Allen *et al.* 2002; Brown *et*

al. 2004). However, analyses of other temperature-diversity large datasets have failed to support the predicted linear relationship (Hawkins *et al.* 2007; McCain & Sanders, 2010; Rombouts *et al.* 2011). These studies have reported positive and negative slopes, as well as nonlinear (i.e. curvilinear) relationships between $\ln(S)$ and $1/kT$ (see Algar *et al.* 2007; Hawkins *et al.* 2007; Sanders *et al.* 2007; McCain & Sanders, 2010; Rombouts *et al.* 2011). Hence, the generality and scope of MTE are still under discussion, and there still remains the need for further testing considering different kinds of organisms as well as different environments and scales (Latimer, 2007; Rombouts *et al.* 2011).

Even though the MTE remains a current topic of much debate (see Storch 2003, 2012; Price *et al.* 2012), it has been argued that the theory provides a set of clear, falsifiable quantitative predictions of ectotherm species richness, allowing for particularly rigorous tests of its proposed mechanisms (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004). On the other hand, while the predictions of MTE for terrestrial biogeographic gradients are well documented, its application to the marine realm remains scarce (but see Rombouts *et al.* 2009, 2011; McClain *et al.* 2012; Record *et al.* 2012).

Interestingly, most of the datasets used to test the validity of the MTE correspond to taxa that show a monotonic increase in diversity towards the tropics. However, the Pacific coast of South America (PSA hereafter) has been characterized by the existence of several taxa showing an inverse latitudinal gradient of species richness, such as macroalgae (Santelices, 1982; Santelices & Marquet, 1998; Santelices *et al.* 2009), sponges (Desqueyroux & Moyano, 1987), anthozoans (Häussermann & Försterra, 2005), bryozoans (Moyano, 1991), mollusks (Valdovinos *et al.* 2003), polychaetes (Lancellotti & Vásquez, 1999, 2000; Hernández *et al.* 2005; Moreno *et al.* 2006), crustaceans with direct development (Fernández *et al.* 2009) and peracarid crustaceans (Rivadeneira *et al.* 2011).

In such cases, where species richness shows an inverse latitudinal gradient, the MTE should not be able to account for the observed variation in species richness.

However, the latitudinal gradient abstraction alone cannot completely capture the complexities of the spatial patterns of species richness. For instance, for some taxa the bathymetric gradients of species richness is characterized by drastic decline towards deeper areas of the sea bottom (Moreno *et al.* 2008; Probert *et al.* 2009; but see Rex, 1981; Paterson & Lamshead, 1995; Pineda & Caswell, 1998), much steeper than latitudinal gradient, for which the MTE may still provide a plausible explanation. Hence, depending on the strength of both latitudinal and bathymetric gradient of richness, MTE may be valid and/or spatially variable. Indeed, studies of geographic gradients in species richness of North American woody trees have shown that the degree of fit to the expected slope varies across the continent (Algar *et al.* 2007). This strongly suggests that the relative importance of temperature vs. other environmental variable may change. In addition, studies of woody tree species richness across East Asia and North America have shown that the spatial scale of analysis may affect the outcome of the analysis (Wang *et al.* 2009).

Herein, we focus on marine polychaete species, which are an essential component of benthic marine food webs and play key roles in the transfer of energy to larger organisms (Hutchings, 1998; Rouse & Pleijel, 2001). Additionally, their relatively short life span and high dispersal ability make these ectotherms sensitive indicators of changes in the physical environment (Rouse & Pleijel, 2001) and hence, that they are expected to show strong causal associations with temperature patterns. In recent years, the spatial patterns of richness of the group along PSA have been well characterized, exhibiting both an inverse latitudinal gradient of richness (Hernández *et al.* 2005; Moreno *et al.* in review) and exponential decline bathymetric gradient of richness (Moreno *et al.* 2008). The PSA has a

marked isothermal variation in sea temperature from 3°S to 56°S, and it shows marked latitudinal and bathymetric thermal gradients from warm temperate waters in Perú and central Chile to cold temperate waters in southern Chile (Thiel *et al.* 2007). Consequently, this well studied gradient of environmental variation and the inverse latitudinal gradient of polychaete faunal diversity along the PSA, provide an extraordinary natural scenario for evaluating the MTE. The goals of our study were: (1) to evaluate predictions from the MTE on spatial patterns of polychaetes richness at PSA, (2) testing a suite of statistical models intended to account for the bathymetric gradients of polychaete richness along PSA, and (3) assessing the relative importance of environmental gradients of temperature and primary productivity along the PSA as alternative explanations of polychaete species richness.

MATERIALS AND METHODS

Database

The database used in this study consists of 542 species collected from samples obtained from the intertidal zone to the abyssal zone (5500 m depth) on the coast of PSA from 3°S to 56°S (Cape Horn, Chile). This database summarizes information obtained over 162 years from the PSA, through an exhaustive literature review (ca. 1000 bibliographic references analyzed) and review of museum collections and field expeditions, and currently constitutes the most complete database of benthic polychaetes in this region of the world. For each species, we recorded its northernmost and southernmost limits of distribution and its minimum and maximum bathymetric distribution. This distribution was projected onto a spatial grid with a 0.25° resolution, assuming a range-through latitudinal and bathymetric distribution. Then, species richness was calculated as the sum of all species present within each 0.25° cell. The maximum depth, total area of the sea bottom, and surface primary productivity of each cell was obtained from AQUAMAPS (Kaschner *et al.* 2008). In order to assess the temperature dependence of species richness we obtained the mean annual temperature of the sea surface (SST) and bottom temperature (temperature at minimum and maximum depth, hereafter TminD and TmaxD, respectively), were interpolated from the World Ocean Atlas 2005 (Locarnini *et al.* 2006). All geographic data manipulation was carried out using MATLAB (c) mapping toolbox.

Testing bathymetric distribution patterns for polychaete species richness along the PSA

In order to determine the generality of described bathymetric patterns of species

richness, we examined the relationship between depth and minimum and maximum temperatures per cell as well as with species richness. Given that the central causal factor in the mechanistic formulation of the MTE is temperature, it is expected that along the PSA, bottom temperature as well as species richness decay in a similar monotonic fashion with depth, as previously suggested for the Chilean coast (Moreno et al. 2008). If so, this pattern may balance or even eliminate any potential deviations from the MTE prediction along latitudinal gradient. To assess this possibility, we examine the relationship between depth, latitude and temperature and species richness. To test the existing hypotheses, we fitted exponential functions of the form $f(\text{depth}) = a \times e^{-b \times \text{depth}}$ to observed data, examining whether the fitted regression models were significant and how well they account for observed variation, despite not considering latitude in this model.

Testing alternative models to account for polychaete species richness

In order to determine the validity of the MTE versus other potential explanations of polychaete species richness, we followed a model selection approach. As discussed by Algar *et al.* (2007), the MTE makes two specific predictions. First, log-transformed species richness ($\ln(S)$) should be linearly associated with the reciprocal of absolute temperature $1/(kT)$. Second, and more specifically, the slope of the relationship between ln-transformed richness and $1/(kT)$, where k is the Boltzmann's constant (0.0000862 eV/K) and T is temperature in degrees Kelvin, should fall between -0.60 and -0.70 (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004; Rombouts *et al.* 2011). As pointed out by Algar *et al.* (2007), this prediction cannot be tested appropriately by performing linear regression to determine if the slope is equal to -0.78. This would base the test on the assumption that linearity, the other

prediction, holds true. Hence, in order to examine whether these predictions hold for polychaete fauna in the PSA, we used two regression models:

$$\ln(S) = b_0 + b_1(kT)^{-1} + b_2 \ln(A) \quad (1)$$

$$\ln(S) = b_0 + b_1(kT)^{-1} + b_2(kT)^{-2} + b_3 \ln(A) \quad (2)$$

where S is species richness, T is mean annual temperature ($^{\circ}\text{K}$), k is Boltzmann's constant, $8.62 \times 10^{-5} \text{eVK}^{-1}$ and A is sea bottom area (km^2) encompassed by each quadrat. We follow earlier studies and used the natural logarithm of quadrat area, as required by Metabolic Theory (Allen *et al.* 2002; Algar *et al.* 2007). Equation 1 corresponds to the MTE prediction, tested using a linear regression model as in previous studies testing the MTE (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004; Hawkins *et al.* 2007). On the other hand, equation 2 is a quadratic model, allowing for a curvilinear relationship between species richness and temperature, thus providing alternative prediction for the shape of the relationship between species richness and temperature. Given that polychaetes are benthic species, the usual estimate of temperature, SST, may not be a valid measure of temperature. Rather, sea bottom temperature should be used. In order to assess the potential bias that may be introduced by using SST, the comparison of these two alternative models were carried out using three different estimates for mean annual temperature, SST, TminD and TmaxD.

In order to examine the importance of productivity as an alternative explanation of polychaete species richness along the PSA, we also fitted linear and quadratic models to the species richness data, using the following regression models:

$$\ln(S) = b_0 + b_1 \ln(P) + b_2 \ln(A) \quad (3)$$

$$\ln(S) = b_0 + b_1 \ln(P) + b_2 \ln(P)^2 + b_3 \ln(A) \quad (4)$$

where S is species richness, P is mean annual primary productivity ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), and A is quadrat area (km^2). Given that species richness likely responds to more than one single environmental factor, we also examined models that represent the potential synergy and/or interaction of temperature and productivity. To this end, we used the following models:

$$\ln(S) = b_0 + b_1 (kT)^{-1} + b_2 \ln(P) + b_3 \ln(A) \quad (5)$$

$$\ln(S) = b_0 + b_1 (kT)^{-1} + b_2 \ln(P) + b_3 \ln\left(\frac{P}{kT}\right) + b_4 \ln(A) \quad (6)$$

where S is species richness, T is mean annual temperature ($^{\circ}\text{K}$), k is Boltzmann's constant, $8.62 \times 10^{-5} \text{ eVK}^{-1}$, P is mean annual primary productivity ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), and A is quadrat area (km^2). Equation 5 corresponds to a first-order model in T and P without interaction terms. On the other hand, equation 6 corresponds to a first-order model in T and P which includes the interaction term. As in equations 1 and 2, comparison of these two alternative models were carried out using three different estimates for mean annual temperature, SST, TminD and TmaxD. All these six regression models, taking in consideration the different temperature estimates provide a total of 14 competing models. A generalized least squares approach (GLS) was used in order to account for spatial autocorrelation (Beguería & Pueyo, 2009), using an exponential error structure. Best models were selected using a model selection approach (Burnham & Anderson, 2002)

based on the Akaike Information Criterion (AIC, AIC_w), and the Bayesian information criterion (BIC, BIC_w). A pseudo-R² value was obtained using Nagelkerke's (1991) formulation. The analyses were conducted using the library *nlme* in R (R Development Core Team 2012).

Finally, we tested the prediction of the MTE on the bathymetric gradient of richness per se, after accounting for effect of the latitudinal variation. To this end, separate regressions were carried out using one latitude degree bins, according the following model:

$$\ln(S) = b_0 + b_1 \ln(kT)^{-1} \quad (7)$$

Where T is the TminD. Given that the variation in area of 0.25° cells within a latitudinal bin is not large, we have not included the area term. The estimated slope of the relationship was corrected for spatial autocorrelation using a GLS, as explained above.

RESULTS

When we examined the latitudinal gradient in bathymetric distribution of polychaete species richness, along with estimated temperature values, fig. 1 shows that for both minimum depth and maximum depth temperature estimates present a similar pattern, with exponential decay being apparent across all latitudes examined (Fig. 1a and 1b). On the other hand, for species richness, a differential pattern is evident for the more southern bins studied (Fig. 1c). This suggests that the greatest effect of temperature on species richness is associated with its exponential decay with depth, while latitude is of secondary importance. This does not seem to be the case upon visual inspection of Fig. 1c. In order to test whether depth is indeed the factor with greater importance in determining minimum and maximum depth temperatures, as well as for species richness, we then examined the effect of the bathymetric gradient on these variables. In agreement with conventional wisdom, we observed that an exponential decay accounts for most of the observed variation (Fig. 2). Although the figures suggest that the exponential function fails to capture the observed values for shallow depths, a power law regression did not perform better than the exponential models, presenting the same R^2 values than those obtained in the exponential models.

The qualitative similarity in the bathymetric decay of both temperature and species richness provides some indication that species richness along the bathymetric gradient may be associated with temperature, suggesting that, despite the observed inverse latitudinal gradient, MTE may account for observed variation. To examine the role of latitudinal variation on polychaete species richness, $\ln(S)$ was plotted as a function of temperature ($1/kT$) (Fig. 3 illustrates the linear and quadratic regressions lines). Remarkably, while the

observed pattern for SST was very weak, in the case of TminD and TmaxD the negative linear relationships between $\ln(S)$ and $1/kT$ were strong and highly significant ($P < 0.0001$). Also, we observed that the linear regression slopes of $\ln(S)$ over $1/kT$ were higher for SST vs TminD and TmaxD (observed slopes values are -1.98, -0.98 and -1.95, respectively), being highly significantly different between SST and TminD and TmaxD ($P < 0.001$). Interestingly, for all three variables, the observed slopes differed from the range predicted by metabolic scaling law for species richness (i.e., -0.60 to -0.70).

Of all 14 models analyzed, the Arrhenius quadratic log model had the largest support (AIC_w and $BIC_w > 0.96$) and a pseudo- R^2 (Table 1), with minimum support for the predictions of the MTE (Table 1 and Fig. 4a,b). Finally, estimated slope of the relationship between richness and TminD ($1/kT$) across the bathymetric gradient at each one degree latitudinal bin, showed strong latitudinal gradient, decreasing towards higher latitudes (Fig. 5); the slope reached values close to -1 between 3°S to 23°S, but only in two bins the confidence interval included the value -0.65 predicted by the MTE.

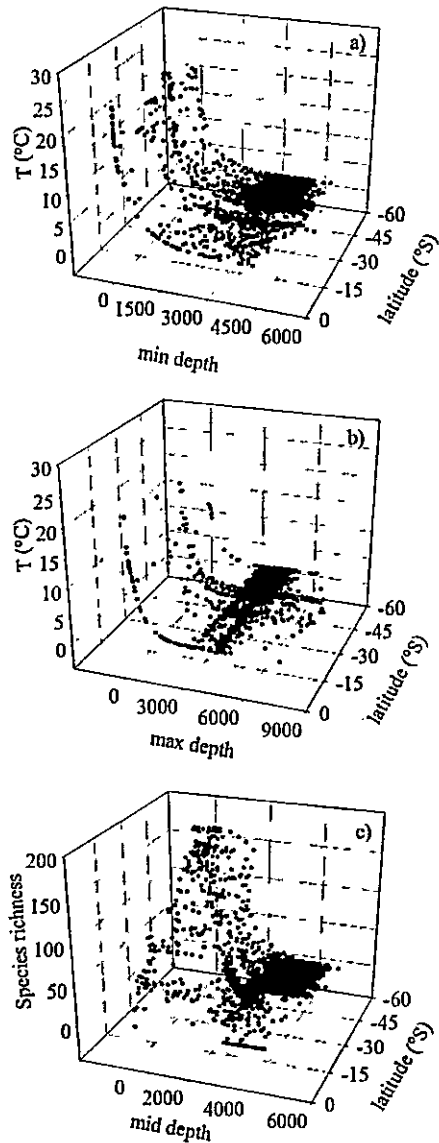


Figure 1. Geographic variation in bathymetric patterns in temperature and species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Filled circles show the observed values for a) minimum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$), b) maximum depth temperature ($^{\circ}\text{C}$) and c) species richness as a function of depth and latitude along the PSA.

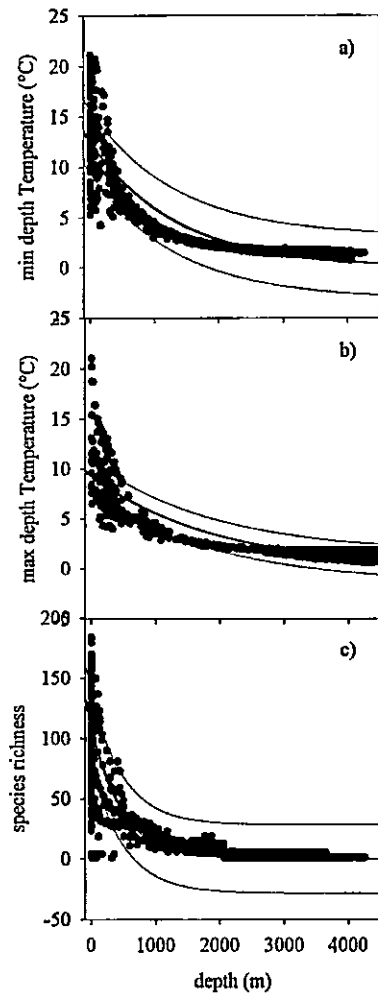


Figure 2. Bathymetric patterns in temperature and species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Filled circles show the observed values for a) minimum depth temperature (°C), b) maximum depth temperature (°C) and c) species richness. Black curves show fitted exponential functions $f(\text{depth}) = a \times e^{-b \times \text{depth}}$. Gray curves show the 95% confidence intervals for fitted curves. All three exponential fits are significant ($P < 0.001$ in all three cases, and explain a high percent of observed variation (observed R^2 values are 0.817, 0.821 and 0.818 for figures a, b and c, respectively).

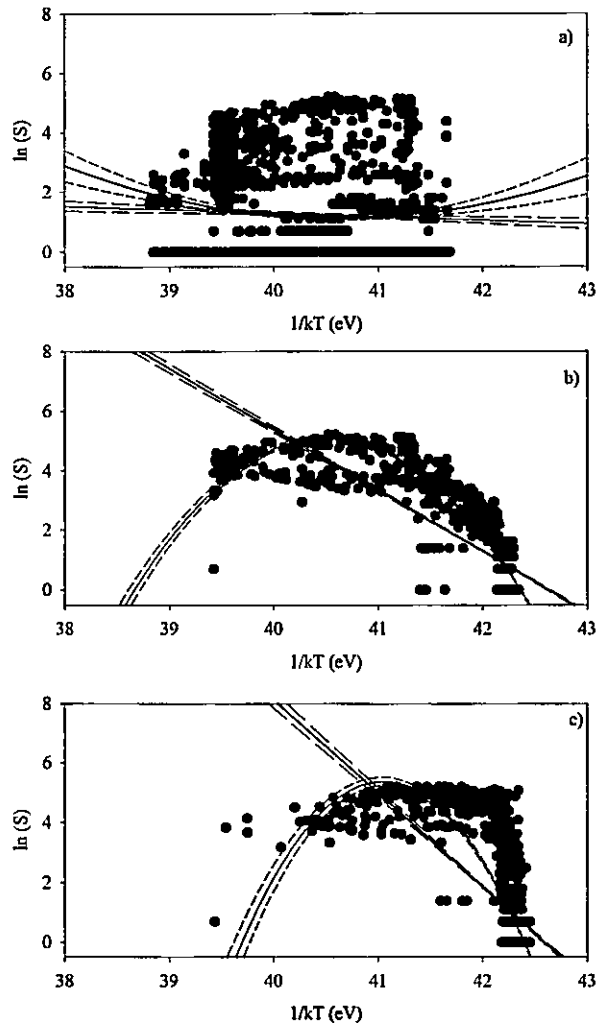


Figure 3. Temperature-species richness relationships for marine polychaetes from PSA. Dashed lines are quadratic regressions a) mean annual temperature of the sea surface (SST), b) is bottom temperature at minimum depth, (T_{minD}), and c) is bottom temperature at maximum depth (T_{maxD}). Linear fits and 95% confidence intervals are shown with solid straight lines and medium-dashed lines respectively. Quadratic fits and 95% confidence intervals are shown with solid curved lines and dashed curves respectively. The observed slopes values are -1.85, -0.92 and -1.23 for figures a, b and c, respectively.

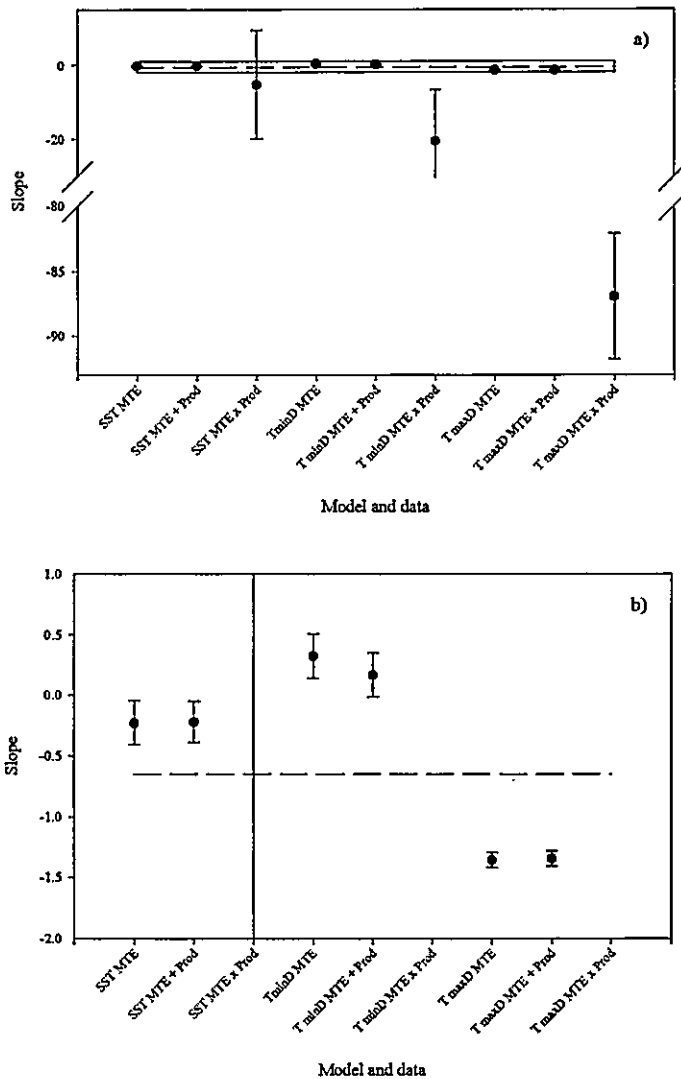


Figure 4. Metabolic theory of ecology slope predictions a) the figure shows scatterplot of six regression models evaluated that provide a total of 14 competing models, taking in consideration the mean annual temperature of the sea surface (SST), bottom temperature at minimum depth (T_{min}D), and bottom temperature at maximum depth (T_{max}D). The continuous line shows the section of the figure that is presented in figure b, omitting values below -2.0. Dashed horizontal black lines represent the MTE prediction value of -0.65.

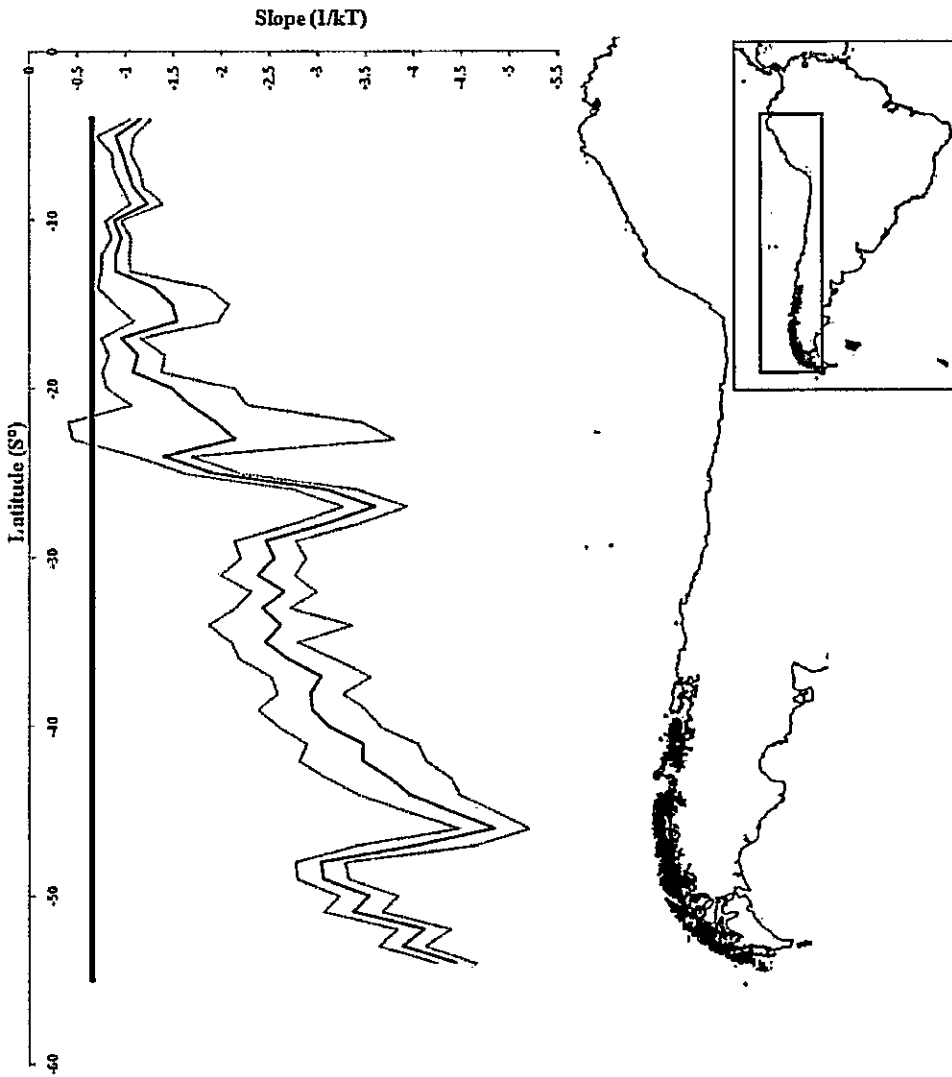


Figure 5. The slope predictions of MTE ($1/kT$) at different one degree latitudinal bins of bathymetric gradient of polychaete richness along PSA. The bold vertical black line represents the prediction value of -0.65 of MTE. The solid lines show the slope variation along PSA. The dashed lines show the low and upper 95% confidence intervals, respectively.

Table 1. Summary of six regression models evaluated that provide a total of 14 competing models, taking in consideration the mean annual temperature of the sea surface (SST), bottom temperature at minimum depth, (TminD), and bottom temperature at maximum depth (TmaxD) for benthic polychaetes species richness along PSA. All models accounted for spatial autocorrelation using a GLS. AIC = Akaike information criterion. BIC=Bayesian information criterion. ΔAIC = Delta Akaike information criterion. ΔBIC =Delta Bayesian information criterion. AIC_w = Weighted Akaike information criterion. BIC_w = Weighted Bayesian information criterion. Pseudo R^2 .

| Statistical models | Model | Temperature estimate | AIC | BIC | ΔAIC | ΔBIC | AIC _w | BIC _w | Pseudo-R ² | F _i | p-value |
|--------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|----------------------|----------|----------|--------------|--------------|------------------|------------------|-----------------------|----------------|---------|
| Ave Corrected Arithmetic factor model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(A)$ | TminD | 6211.657 | 6243.405 | 1045.532 | 1056.98 | 0.06 | 0.00 | 0.88 | 0.64 | 0.001 |
| Arithmetic quadratic log model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 (1/(KT))^2 + b_3 \ln(A)$ | TminD | 5166.305 | 5204.425 | 0 | 0 | 0.96 | 1.00 | 0.90 | 0.80 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity without interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(A)$ | TminD | 6214.427 | 6252.547 | 1048.122 | 1048.122 | 0.00 | 0.00 | 0.88 | 0.35 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity with interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(Prod)/(KT) + b_4 \ln(A)$ | TminD | 5172.552 | 5217.023 | 6.247 | 12.598 | 0.04 | 0.00 | 0.90 | 0.35 | 0.001 |
| Linear model (log) of productivity | $\ln(S) = b_0 + b_1 \ln(Prod) + b_2 \ln(A)$ | - | 7615.757 | 7647.524 | 2449.452 | 2443.099 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.64 | 0.001 |
| Quadratic (log) model of productivity | $\ln(S) = b_0 + b_1 \ln(Prod) + b_2 \ln(Prod)^2 + b_3 \ln(A)$ | - | 7617.34 | 7655.459 | 2451.035 | 2451.034 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.64 | 0.001 |
| Ave Corrected Arithmetic factor model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(A)$ | TmaxD | 7667.808 | 7699.575 | 2501.503 | 2495.15 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.36 | 0.001 |
| Arithmetic quadratic log model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 (1/(KT))^2 + b_3 \ln(A)$ | TmaxD | 7668.532 | 7704.652 | 2502.277 | 2502.277 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.49 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity without interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(A)$ | TmaxD | 7617.542 | 7655.662 | 2451.237 | 2451.237 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.43 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity with interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(Prod)/(KT) + b_4 \ln(A)$ | TmaxD | 7595.205 | 7642.674 | 2431.898 | 2438.249 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.43 | 0.001 |
| Ave Corrected Arithmetic factor model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(A)$ | SST | 7672.144 | 7703.911 | 2505.839 | 2499.486 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.63 | 0.001 |
| Arithmetic quadratic log model | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 (1/(KT))^2 + b_3 \ln(A)$ | SST | 7676.368 | 7714.888 | 2510.063 | 2510.063 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.63 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity without interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(A)$ | SST | 7614.424 | 7652.543 | 2448.119 | 2448.118 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.37 | 0.001 |
| Sinergic model of temperature and productivity with interaction | $\ln(S) = b_0 + b_1/(KT) + b_2 \ln(Prod) + b_3 \ln(Prod)/(KT) + b_4 \ln(A)$ | SST | 7602.683 | 7647.156 | 2436.38 | 2442.731 | 0.00 | 0.00 | 0.83 | 0.41 | 0.001 |



DISCUSSION

Polychaetes at PSA exhibit a marked bathymetric gradient of diversity, with strong monotonic decay with depth confirming preliminary assessments (Moreno *et al.* 2008). This was evident both when considering the effect of latitude, and when only depth was included (Figs. 1 and 2). The qualitative similarity in the bathymetric decay of both temperature and species richness suggested to us that variation in species richness along the bathymetric gradient may be associated with temperature. If so, this could point to the possibility that, despite the observed inverse latitudinal gradient, MTE may still account for observed bathymetric variation in polychaete species richness. Under examination of the patterns of latitudinal and bathymetric variation, we did not find empirical support that the MTE applied to benthic marine polychaetes from PSA. Indeed, the best relationship between species richness and $1/kT$ were curvilinear rather than linearly related to temperature (Fig. 3, Table 1).

The results did not support a linear relationship, and the observed slopes were significantly higher than expected under the MTE for all temperature estimates used (SST, T_{minD} and T_{maxD}). Also, the observed slopes and goodness of fit of the relationship varied in SST, T_{minD} and T_{maxD}, suggesting that the best fit was obtained with T_{minD}. Overall, these results contradict the purported generality of the effects of temperature-dependent kinetics on latitudinal and bathymetric spatial variation in biodiversity (McCain & Sanders, 2010; Rombouts *et al.* 2011). Another interesting result we observed was the fact that SST was a poorer predictor of species richness than other temperature estimates. These points to the need for climatic estimates to have relevance for the habitats that species actually inhabit. Often, macroecological tests have relied on SST as a proxy for

ocean productivity (Astorga *et al.* 2003; Valdovinos *et al.* 2003; Fernández *et al.* 2009). Our results indicate that this is not valid in the case of benthic polychaete species along the PSA.

The results obtained in the present study are consistent with those found in marine systems over larger spatial scales, such as those found for marine copepods (see Rombouts *et al.* 2009, 2011; Record *et al.* 2012). These studies have also shown curvilinear relationships between $1/kT$ and diversity, while linear slopes differed significantly from the predicted values. Interestingly, a similar pattern was observed for terrestrial ectotherms such as trees, where species richness is better explained by nonlinear relationships (Algar *et al.* 2007; Hawkins *et al.* 2007). The relative support for a linear or non-linear relationship between $\ln(S)$ and $1/kT$ has been a matter of debate in the literature (Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004; Currie, 2007; Allen & Gillooly, 2006; Algar *et al.* 2007; Hawkins *et al.* 2007). In this regard, our data do provide some support for a linear relationship, and the relative gain in explanatory power when fitting a nonlinear relationship may be called into question if the goodness of fit is adjusted by the increased number of parameters. However, the linear slopes that we document here differ by far from the range of predicted values (-0.60 to -0.70, see Allen *et al.* 2002). In its original formulation, the proponents of the MTE have argued that this range of values would be expected for aquatic taxa because they share similar activation energy for metabolism when compared with terrestrial taxa (Gillooly *et al.* 2001; Allen *et al.* 2002; Brown *et al.* 2004). However, the original assessments of this crucial assumption were carried out in zooplankton and fish species (Gillooly *et al.* 2001).

Although the MTE's main strength lies in its ability to provide clear quantitative predictions, we found that it may not account for variation in polychaete species richness along latitudinal and bathymetric gradients because other environmental such as the

Oxygen Minimum Zone and stochastic effect (i.e. Geometric constraints) and historical/evolutionary processes (i.e. glaciations) that affecting the entire PSA, principally, from Neogene (23 mya) influence diversity more strongly, than do temperature-dependent kinetics alone for marine polychaetes (see Hernández *et al.* 2005; Moreno *et al.* 2006, 2008). Moreover, the latitudinal trend in the estimated slope of the richness and TminD suggests that different processes may operate across the latitudinal gradient (see Moreno *et al.* in review). In the other hand, the alternative explanations evaluated in this study that were based on primary productivity models were not the best model predictions to explain the bathymetric gradient of species richness. Finally, is interestingly to note that the best model was the Arrhenius quadratic log model using a TminD followed by the models of productivity and area (Sinergic models with TminD). This evidence points to ocean bottom temperature as the variable with largest explanatory power. As more sampling efforts are added, this relationship may be assessing using the TminD along with productivity and area across sampling transects, in order to establish the relative importance of the determinants of diversity in marine systems.

ACKNOWLEDGMENTS

Rodrigo A. Moreno acknowledges partial funding for this study from CONICYT D-21070030 and CONICYT AT-24091021 fellowships, Beca de Subsidio a la Investigación for Doctoral Thesis projects from the Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), and a research grant from the Programa de Estadías Cortas de Investigación of the Vicerrectoría de Asuntos Académicos, Universidad de Chile and FONDECYT grant N° 1110582 to Marcelo M. Rivadeneira. Elie Poulin is grateful for financial support from BASAL Grant PFB 023, CONICYT-CHILE and the Iniciativa Científica Milenio Grant ICM P05-002.

REFERENCES

- Algar, A.C., Kerr, J.T. & Currie, D.J. (2007) A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 170–178.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545-1548.
- Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2006) Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, **9**, 947-954.
- Astorga, A., Fernández, M., Boschi, E.E. & Lagos, N. (2003) Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecology Letters*, **6**, 420-427.
- Beguería, S. & Pueyo, Y. (2009) A comparison of simultaneous autoregressive and generalized least squares models for dealing with spatial autocorrelation. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 273–279.

- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Brown, J.H. (1999). Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, **87**, 3-14.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771-1789.
- Currie, D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal species and plant-species richness. *The American Naturalist*, **137**, 27-49.
- Currie, D.J. (2007) Regional to global patterns of biodiversity, and what they have to say about mechanisms. *Scaling biodiversity* (ed. by D. Storch, P.A. Marquet & J.H. Brown), pp. 258-282. Cambridge University Press, Cambridge.
- Desqueyroux, R. & Moyano, H.I. (1987) Zoogeografía de demospongias chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile), **58**, 39-66.
- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston K.J. (2005) Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, **80**, 1-25.
- Fang, J., Wang, Z, Tang, Z. & Brown, J. H. (2012) Large-scale patterns of tree species richness and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 508-512.
- Fernández, M., Astorga, A., Navarrete, S.A., Valdovinos, C. & Marquet, P.A. (2009) Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters*, **12**, 601-611.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248-2251
- Gillooly, J.F. & Allen, A.P. (2007) Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, **88**, 1890-1894.

- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Araújo, M.B., Field, R., Hortal, J., Kerr, J.T., Rahbek, C., Rodríguez, M.Á. & Sanders, N.J. (2007) Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? *Ecology*, **88**, 1898-1902.
- Häussermann, V. & Försterra, G. (2005) Distribution patterns of Chilean shallow-water sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia), with a discussion of the taxonomic and zoogeographic relationships between the actinofauna of the South East Pacific, the South West Atlantic and the Antarctic. *Scientia Marina*, **69**, 91-102.
- Hernández, C.E., Moreno, R.A. & Rozbaczylo, N. (2005) Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography*, **28**, 363-373.
- Hutchings, P. (1998) Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1133-1145.
- Kaschner, K., Ready, J.S., Agbayani, E., Rius, J., Kesner-Reyes, K., Eastwood, P.D., South, A.B., Kullander, S.O., Rees, T., Close, C.H., Watson, R., Pauly, D. & Froese, R. (2008) AquaMaps Environmental Dataset: Half-Degree Cells Authority File (HCAF). World Wide Web electronic publication, available at: <http://www.aquamaps.org/data> (Version 07/2010).
- Lancellotti, D. & Vásquez, J.A. (1999) Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the southern Pacific littoral. *Journal of Biogeography*, **26**, 1001-1006.
- Lancellotti, D. & Vásquez, J.A. (2000) Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural*, **73**, 99-129.

- Latimer, A.M. (2007) Geography and resource limitation complicate metabolism-based predictions of species richness. *Ecology*, **85**, 1800-1802.
- Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Antonov, J.I., Boyer, T.P. & García, H.E. (2006) World Ocean Atlas 2005, Volume 1: Temperature. NOAA Atlas NESDIS 61, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- McCain, C.M. & Sanders, N.J. (2010) Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology*, **91**, 601-609.
- McClain, C.R., Allen, A.P., Tittensor, D.P. & Rex, M. (2012) Energetics of life on the deep seafloor. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **109**, 15366-15731.
- Moreno, R.A., Hernández, C.E., Rivadeneira, M.M., Vidal, M.A. & Rozbaczylo, N. (2006) Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography*, **33**, 750-759.
- Moreno, R.A., Rivadeneira, M.M., Hernández, C.E., Sampértegui, S. & Rozbaczylo, N. (2008) Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 415-423.
- Moreno, R.A., Labra, F.A., Camus, P.A., Alvarado, S.A., Gutiérrez, D., Rozbaczylo, N., Poulin, E. & Rivadeneira, M.M. An inverse latitudinal gradient of benthic polychaetes richness along the Pacific coast of South America. *Revista Chilena de Historia Natural* (in review).
- Moyano, H.I. (1991) Bryozoa marinos chilenos VIII: una síntesis zoogeográfica con consideraciones sistemáticas y la descripción de diez especies y dos géneros nuevos. *Gayana Zoología* (Chile), **55**, 305-389.

- Nagelkerke, N.J.D. (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, **78**, 691-692.
- Paterson, G.L.J. & Lambshead, P.J.D. (1995) Bathymetric patterns of polychaete diversity in the Rockall Trough, northeast Atlantic. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **42**, 1199-1214.
- Pineda, J. & Caswell, H. (1998) Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research Part II*, **45**, 83-101.
- Price, C.A., Weitz, J.S., Savage, V.M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D.A., Dodds, P.S., Etienne, R.S., Kerkhoff, A.J., McCulloh, K., Niklas, K.J., Olf, H. & Swenson, N.S. (2012) Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters*, **15**, 1465-1474.
- Probert, P.K., Glasby, C.J., Grove, S.L. & Paavo, B.L. (2009) Bathyal polychaete assemblages in the region of the Subtropical Front, Chatham Rise, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **43**, 1121-1135.
- R Development Core Team (2012) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Record, N.R., Pershing, A.J. & Maps, F. (2012) First principles of copepod development help explain global marine diversity patterns. *Oecologia*, doi: 10.1007/s00442-012-2323-0
- Rex, M.A. (1981) Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 331-353.
- Rivadeneira, M.M., Thiel, M., González, E.R. & Haye, P. (2011) An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 437-448.

- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S. & Legendre, L. (2009) Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society Series B*, **276**, 3053-3062.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Chiba, S. & Legendre, L. (2011) Marine copepod diversity patterns and the metabolic theory of ecology. *Oecologia*, **166**, 349-355.
- Rouse, G.W. & Pleijel, F.(2001) *Polychaetes*. Oxford University Press.
- Rosenzweig, M.L.(1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sanders, N., Lessard, J-P., Fitzpatrick, M.C. & Dunn, R. (2007) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640-649.
- Santelices, B. (1982) Caracterización fitogeográfica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Verificación de hipótesis y consecuencias ecológicas. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)*, **15**, 513-524.
- Santelices, B. & Marquet, P.A. (1998) Seaweeds, latitudinal diversity patterns, and Rapoport's rule. *Diversity and Distributions*, **4**, 71-75.
- Santelices, B., Bolton, J.J. & Meneses, I. (2009) Marine algal communities. *Marine macroecology* (ed. by J.D. Whitman and K. Roy), pp. 153-192. Chicago University Press, Chicago.
- Storch, D. (2003) Comment on 'Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule'. *Science*, **299**, 346.
- Storch, D. (2012) Biodiversity and its energetic and thermal controls. *Metabolic ecology: a scaling approach* (eds. by R.M. Sibly, J.H. Brown and A. Kodric-Brown), pp. 120-130. John Wiley & Sons, Blackwell, Oxford.

- Thiel, M., Macaya, E.C., Acuña, E., Arntz, W.E, Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P.A., Castilla, J.C., Castro, L.R., Cortés, M., Dumont, C.P., Escribano, R., Fernández, M., Gajardo, J.A., Gaymer C.F., Gómez, I., González, A.E., González, H.E., Haye, P.A., Illanes, J.E., Iriarte, J.L., Lancellotti, D.A., Luna-Jorquera, G., Luxoro, C., Manríquez, P.A., Marín, V., Muñoz, P., Navarrete, S.A., Pérez, E., Poulin, E., Sellanes, J., Sepúlveda, H.H., Stotz, W., Tala, F., Thomas, A., Vargas, C.A., Vásquez, J.A & Vega, A. (2007) The Humboldt current system of northern-central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, **45**, 195-344.
- Valdovinos, C., Navarrete, S.A. & Marquet, P.A. (2003) Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography*, **26**, 139-144.
- Wang, Z., Brown, J.H., Tang, Z. & Fang, J. (2009) Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, **106**, 13388-13392.

BIOSKETCHES

The authors are interested in understanding the processes that shape marine biodiversity. They have used the Pacific coast of South America (PSA) as model system. Using a range of approaches, including biogeography, palaeontology, phylogeography, population genetics, ecology, and traditional taxonomy, they explore historical and current processes. Their studies incorporate a wide diversity of taxa in the quest to uncover the factors influencing the distribution of these organisms along the PSA.

Author contributions: R.A.M., M.M.R. and E.P. conceived the idea; R.A.M., M.M.R., S.A.A., D.G. and N.R. assembled the database; R.A.M., M.M.R. and S.A.A. analysed the data; R.A.M., M.M.R, E.P. and P.A.C. wrote the paper.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

Con referente a la hipótesis general propuesta en la presente tesis, en este capítulo se discuten los resultados de las predicciones puestas a prueba, las que son presentadas a continuación.

Hipótesis general

Los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo del PSA son el resultado de los efectos de procesos históricos/evolutivos como el conservatismo de nicho o la inercia filogenética del rango de distribución por sobre los efectos de procesos ecológicos contemporáneos como son la productividad primaria o el efecto de la temperatura sobre las tasas biológicas.

Predicción 1: Se espera observar un gradiente latitudinal inverso con aumento de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos hacia altas latitudes.

Predicción 2: Se espera observar un gradiente batimétrico monótono con disminución de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos hacia zonas profundas.

En base a los resultados obtenidos y expuestos en los capítulos 2 y 3, no existe evidencia para refutar la hipótesis general, ya que los resultados de la evaluación de las predicciones apoyan que los gradientes latitudinales y batimétricos de la riqueza de especies de poliquetos bentónicos a lo largo del PSA son el resultado de los efectos de

procesos históricos/evolutivos por sobre los procesos ecológicos contemporáneos. En este sentido, se determinó en el capítulo 2 que la diversidad de poliquetos bentónicos muestra un gradiente latitudinal inverso, con un incremento de la riqueza hacia altas latitudes. En este sentido, cabe mencionar que los menores valores registrados de riqueza de especies entre las latitudes 53°S y 56°S, no afectan la tendencia anterior, ya que los análisis para detectar posibles artefactos de muestreos realizados previamente para este grupo (Hernández et al. 2005; Moreno et al. 2006, 2008), son robustos estadísticamente a la adición de nuevas especies y nuevos registros para esta área geográfica. Eso sí, se debe considerar que las expediciones oceanográficas realizados en estas áreas subantárticas del PSA, históricamente se han sido focalizados en las zonas interiores de los fiordos magallánicos (Arntz 1999, 2005; Mutschke, 2006; Silva & Palma, 2006), por lo tanto, aún existe una extensa área hacia el océano abierto (*offshore*) que se mantiene submuestreada. Por otra parte, el análisis de los inventarios taxonómicos de poliquetos bentónicos para estas zonas geográficas del PSA, no se verían afectados por la dispersión que podría existir en el Estrecho de Magallanes, con intrusiones de especies entre el Océano Atlántico y el PSA. Esto debido a que los inventarios de ambas zonas muestran una alta afinidad taxonómica con especies descritas anteriormente para la costa subantártica del PSA (Thatje & Brown, 2009; Montiel et al. 2005, 2007, 2011).

Los resultados indican una relación positiva y estadísticamente significativa entre la riqueza y el efecto de dominio medio, previamente propuesta por Hernández et al. (2005) y Moreno et al. (2006). Por otro lado, no se detectaron relaciones estadísticamente significativas entre la riqueza y la temperatura superficial del mar, productividad primaria, área de la plataforma continental y el promedio del rango latitudinal (\log_{10}). Con respecto a la evidencia macroevolutiva, la distinción taxonómica ($\Delta+$) mostró un aumento

significativo no autocorrelacionado hacia altas latitudes y el conservatismo biogeográfico registró señales significativas con el punto medio de la distribución latitudinal, el rango latitudinal y el límite norte para los diferentes niveles taxonómicos analizados, pero no detectó señal en el límite sur del PSA.

Este patrón es consistente con los resultados obtenidos para otros grupos de invertebrados en el PSA (Rivadeneira et al. 2011), y potencialmente indicarían que las zonas subantárticas y polares del Océano Austral son áreas que albergan una mayor riqueza de especies producto de las altas tasas de diversificación de algunos grupos (Brandt 2005; Brandt et al. 2007). Esta evidencia es concordante con lo señalado por Moreno et al. (2006), quiénes propusieron que el área de Chiloé es un hotspot de diversidad y endemismo para poliquetos bentónicos, comportándose como un refugio glacial para las especies al actuar como fuente de dispersión hacia latitudes bajas y altas. En contraste, la baja distinción taxonómica en latitudes bajas del PSA en comparación a zonas subantárticas fue concordante con las propuestas de Hernández et al. (2005) y Moreno et al. (2006). Estos autores señalan que, desde el Neógeno, los ensamblajes de poliquetos bentónicos de la Provincia Biogeográfica Peruana se encuentran controlados principalmente por forzantes climáticas y oceanográficas que actúan fuertemente al norte de los 36° S, donde la Zona Mínima de Oxígeno y eventos El Niño/Oscilación del Sur imponen fuertes restricciones selectivas sobre la distribución y diversidad de especies, al generar altas tasas de extinción y bajas tasas de especiación de los ensamblajes bentónicos, producto de la baja diferenciación de nichos observados en esta área en comparación con la provincia Magallánica (Hernández et al. 2005; Moreno et al. 2006; Rivadeneira & Marquet, 2007). Por otro lado, el análisis de conservatismo latitudinal de las especies sugiere una marcada inercia evolutiva en el punto medio de la distribución latitudinal, el rango latitudinal y el límite

norte para los diferentes niveles taxonómicos analizados. Esta evidencia apoyaría la hipótesis del conservatismo biogeográfico de nicho tropical (Wiens & Donoghue 2004), sugiriendo que la menor riqueza de especies en bajas latitudes estaría asociada a restricciones evolutivas a la dispersión de taxa desde el hotspot de Chiloé (41° S). En este contexto, se propone que el efecto de dominio medio registrado a lo largo del PSA se formaría debido a restricciones biológicas del nicho fundamental que operan a grandes escalas espacio-temporales, más que a restricciones geométricas a la dispersión como se ha interpretado usualmente (Pineda, 1993; Colwell & Lees 2000). Esto se debería fundamentalmente a la historia geológica que ha sufrido la costa del PSA desde Neógeno que ha proporcionado un escenario ecológico-evolutivo propicio para que se genere el efecto de dominio medio. Esta hipótesis es respaldada por la fuerte señal de los procesos históricos/evolutivos evidenciada en este estudio, en base al aumento de la diversidad filogenética ($\Delta+$) hacia altas latitudes y la evidencia de una estructura taxonómica entre especies/géneros y géneros/familias, que apoya el conservatismo biogeográfico latitudinal en el PSA, y que da luces sobre el rol de las dinámicas evolutivas y los procesos de diversificación a lo largo del gradiente latitudinal analizado. Finalmente, se valida la hipótesis del efecto de dominio medio en conjunto con el conservatismo biogeográfico como explicaciones a la formación del gradiente latitudinal inverso de poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA.

Por otro lado, la evaluación de la puesta a prueba de las predicciones de la teoría metabólica de la ecología (Capítulo 3) como una explicación mecanicista de variación geográfica en número de especies que puede explicarse por la temperatura dependencia de esta variable macroscópica (Allen et al. 2002; Brown et al. 2004), apoya la predicción 2

propuesta, sin embargo, en el presente estudio en base a un análisis de la riqueza de especies de poliquetos marinos del PSA y la temperatura dependencia en términos de la cinética bioquímica de procesos metabólicos orgánicos, medida través de las variables de temperatura media anual superficial del mar y la temperatura de fondo (temperatura a la profundidad mínima y máxima), muestra que los valores observados de las pendientes de las regresiones lineales y cuadráticas de las tres variables de temperatura medidas difieren significativamente del rango predicho por la teoría (entre -0,60 a -0,70) para la riqueza de especies. En efecto, a pesar de que los modelos cuadráticos explicaron un mayor porcentaje de la variación observada que los modelos lineales, los resultados cuestionan la aplicabilidad de la teoría para explicar los patrones de diversidad de poliquetos marinos a lo largo del PSA.

Finalmente, la puesta a prueba de las seis hipótesis permitió evaluar en forma exhaustiva y explícita los determinantes de diversidad que potencialmente explicarían el origen y forma de los gradientes biogeográficos latitudinales y batimétricos para poliquetos bentónicos en el PSA. Sin embargo, se debe tener presente que las aproximaciones realizadas mediante correlatos (Capítulo 2) y explicaciones mecanicistas (Capítulo 3), nos enseña que aún falta desarrollar un marco teórico y metodológico integrativo multidisciplinario para dar explicaciones plausibles que permitan satisfacer la búsqueda de los determinantes de diversidad a escala global. Si bien, la falta de una teoría unificada sobre gradientes de diversidad y la complejidad inherente de indagar sobre la naturaleza de lo abstracto e inobservable (e.g. patrón latitudinal y batimétrico), dificultan la puesta a prueba de hipótesis, la presente investigación basada desde una aproximación biogeográfica y macroecológica, nos permite aportar al avance del conocimiento sobre los determinantes de diversidad en poliquetos bentónicos a lo largo de la costa del PSA. Para lograr una

visión integrativa de los patrones de diversidad, se deben incorporar a futuro, nuevos cuerpos teóricos y metodológicos que permitan la posibilidad de evaluar hipótesis sobre patrones y procesos a través de un enfoque multidisciplinario, así las hipótesis analizadas en este estudio deberían ser reforzadas exhaustivamente mediante el apoyo de análisis filogenéticos y filogeográficos, con la finalidad de establecer los determinantes de la diversidad de poliquetos bentónicos a lo largo del PSA.

REFERENCIAS

- Allen, A.P., J.H. Brown & J.F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Arntz, W.E. 1999. Magellan-Antarctic: Ecosystems that drifted apart: Summary Review. *Scientia Marina* 63: 503-511.
- Arntz, W.E. 2005. The Magellan-Antarctic connection: links and frontiers at southern high latitudes. *Scientia Marina* 69: 359-365.
- Brandt, A. 2005. Evolution of Antarctic biodiversity in the context of the past: the importance of the Southern ocean deep sea. *Antarctic Science* 17: 509-521.
- Brandt, A., A.J. Gooday, S.N. Brandao, S. Brix, W. Brokeland et al. (2007) First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern ocean deep sea. *Nature* 447: 307-311.
- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Colwell, R.K. & D.C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70-76.
- Montiel, A., D. Gerdes & W.E. Arntz. 2005. Distributional patterns of shallow-water polychaetes in the Magellan region: a zoogeographical and ecological synopsis. *Scientia Marina* 69(Suppl. 2): 123-133.
- Montiel, A., C. Ríos & E. Mutschke. 2007. Biodiversidad de los poliquetos sublitorales de las costas noroccidental y sur de la Isla de Tierra del Fuego (Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia* 35(2): 41-52.

- Montiel, A., E. Quiroga & D. Gerdes. 2011. Diversity and spatial distribution patterns of polychaete assemblages in the Paso Ancho, Straits of Magellan, Chile. *Continental Shelf Research* 31: 304-314.
- Moreno, R.A., C.E. Hernández, M.M. Rivadeneira, M.A. Vidal & N. Rozbaczylo. 2006. Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33: 750-759.
- Moreno, R.A., M.M. Rivadeneira, C.E. Hernández, S. Sampértegui & N. Rozbaczylo. 2008. Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography* 17: 415-423.
- Mutschke, E. 2006. Biodiversidad y estructura de la comunidad macrobentónica en canales y fiordos australes. pp. 133-141. *Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a Cabo de Hornos*. Comité Oceanográfico Nacional y P. Universidad Católica de Valparaíso.
- Pineda, J. 1993. Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research I* 40: 2179-2192.
- Rivadeneira, M.M. & P.A. Marquet. 2007. Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 33: 455-468.
- Rivadeneira, M.M., M. Thiel, E.R. González & P. Haye. 2011. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography* 20: 437-448.

- Silva, N. & S. Palma. 2006. El Programa CIMAR en los canales y fiordos australes. pp. 11-15. Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a Cabo de Hornos. Comité Oceanográfico Nacional y P. Universidad Católica de Valparaíso.
- Thatje, S. & A. Brown. 2009. The macrobenthic ecology of the Straits of Magellan and the Beagle channel. *Anales del Instituto de la Patagonia* 37(2): 17-27.
- Wiens, J.J. & M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.