

Nota de Investigación/Research Note

Preliminary estimation of optimal sample size for assessing the recruitment of *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) on beaches of central-north Chile: Application of the power analysis

Estimación preliminar del número óptimo de muestras para la evaluación del reclutamiento en *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) en playas del centro-norte de Chile:
Aplicación del análisis de poder

Marco A. Ortiz^{1*}

Wolfgang B. Stotz²

¹ Instituto de Investigaciones Oceanológicas

Facultad de Recursos del Mar

Universidad de Antofagasta

Casilla 170, Antofagasta, Chile

*E-mail: mortiz@uantof.cl

² Universidad Católica del Norte

Grupo de Ecología y Manejo de Recursos

Larrondo 1281

Casilla 117, Coquimbo, Chile

Recibido en febrero de 2002; aceptado en marzo de 2003

Abstract

This work presents a preliminary study to estimate the optimal sample size for the assessment of recruitment of *Mesodesma donacium*, an important bivalve that supports an intensive fishery in the most important bays of northern Chile. The specific objective was to assess the influence of the cusps (bays and horns) on the abundance of early recruits (< 15 mm shell length) of *M. donacium* and to include this effect on the sampling program. The bays and horns produced a difference (noise) of ca 20% in the density estimation, which was supported by the low statistical power calculated (0.20, 0.25 and 0.30 for November, December and March, respectively). Based on these results, we suggest that the assessment of the recruitment of *M. donacium* requires a sampling which comprises both bays and horns in intermediate beaches of northern Chile. Based on the effect size estimated of ca 0.41 for the three study periods, 80 corers must be taken from bays as well as from horns as a preliminary sample size strategy. The *a priori* statistical power analysis is one of the most useful strategies for the estimation of optimum sample size when the goal is to assess any working hypothesis.

Key words: *Mesodesma*, recruitment, intermediate beaches, statistical power analysis, effect size.

Resumen

El presente trabajo es un estudio preliminar dirigido hacia la estimación del tamaño óptimo del número de muestras para la evaluación de la magnitud del reclutamiento del bivalvo *Mesodesma donacium*, un importante recurso pesquero en las más importantes bahías del norte de Chile. El objetivo específico fue evaluar el efecto que ejercen los valles y cúspides (típicos de playas tipo intermedias) en la abundancia de reclutas (< 15 mm de longitud anteroposterior de concha) de *M. donacium* y, consecuentemente, incluir este efecto en la definición de un programa óptimo de muestreo para estimar la abundancia del reclutamiento en esta especie. Los valles y cúspides produjeron una diferencia (ruido) de 20% en la estimación de densidad, lo cual es apoyado por el bajo poder estadístico calculado (0.20, 0.25 y 0.30 para noviembre, diciembre y marzo, respectivamente). Basados en estos resultados, se sugiere que la evaluación de la abundancia en el reclutamiento de *M. donacium* requiere un programa de muestreo que incluya los valles y cúspides típicos de las playas intermedias del norte de Chile. Basados en el tamaño de efecto calculado (0.41 aproximadamente) para los tres períodos de estudio, en una estrategia preliminar de muestreo deberían ser consideradas 80 muestras, tomadas tanto en valles como en cúspides (160 en total). El análisis de poder estadístico *a priori* es una de las estrategias más útiles para la estimación del número óptimo de muestras cuando el objetivo es evaluar alguna hipótesis de trabajo con la mayor rebusteza.

Palabras clave: *Mesodesma*, reclutamiento, playas intermedias, análisis de poder estadístico, tamaño del efecto.

Introduction

The variability and intensity of settlement and recruitment, both spatially and temporally, is important information for developing fishery strategies on exploited invertebrate species in intertidal and subtidal marine ecosystems (Hughes and Bourne, 1981; Underwood and Fairweather, 1989; Stotz *et al.*, 1991). Moreover, recruitment is the most important factor for increasing adult abundance (Young *et al.*, 1996). Thus, many studies have aimed to assess the impact of variation in both settlement and recruitment upon the population size and how the community structure is affected (e.g., Underwood and Denley, 1984; Connell, 1985; Menge and Sutherland, 1987; Raimondi, 1990; Robles, 1997; Comtet and Desbruyères, 1998; Smith and Witman, 1999).

The increase during the last decades in Chilean shellfish landings from intertidal and subtidal ecosystems has resulted in the overexploitation of many species (Bustamante and Castilla, 1987). The surf clam *Mesodesma donacium* (macha), which inhabits many sandy beaches of northern, central and southern Chile (Jaramillo, 1987), is an example of intense exploitation (Anonymous, 1980, 1997). This situation represents not only an ecological problem but also an important social one, because many artisanal fisheries of northern Chile are highly dependent on this species. In an intensive study of latitudinal and bathymetrical distribution of early settled juveniles of *M. donacium* (recruits < 15 mm maximum shell length) in the most important bays of the Region of Coquimbo (northern Chile), Ortiz and Stotz (1996) found that the density of recruits showed a periodic fluctuation along the beaches in Coquimbo, Guanaqueros and Tongoy Bay. Therefore, the objective of the present study is to estimate the optimal sample size (sampling program) for the assessment of recruitment in *M. donacium*, including the putative dependence of the periodic fluctuation of the juveniles on bays and horns along the beaches. These places may provide a continuous food supply for the recruits by the concentration of surf diatoms (Donn *et al.*, 1986; Brown and McLachlan, 1990). In this work we define "recruits" as recently settled individuals that have survived to 15 mm length.

Materials and methods

The study was carried out in Tongoy Bay ($30^{\circ}15' S$, $71^{\circ}31' W$), Region of Coquimbo (Chile). Tongoy Bay is protected from prevailing southwest winds by the Lengua de Vaca peninsula (Berrios *et al.*, 1985). Ortiz and Stotz (1996) classified all beaches of the bay as intermediate morphodynamic types, characterized by fine to medium sands and surf zones with rip currents, bars, troughs and cusps (Brown and McLachlan, 1990). Cusps are undulations along the beach that break the beach face into a series of bays and horns (McLachlan and Hesp, 1984). Three samplings were carried out on 17 November and 18 December 1995, and 20 March 1996, to evaluate the effect of the beach topography (bays vs

Introducción

La variabilidad e intensidad del asentamiento y reclutamiento, espacial y temporal, constituyen una importante información en el desarrollo de estrategias de explotación en especies de invertebrados habitantes en ecosistemas inter y submareales (Hughes y Bourne, 1981; Underwood y Fairweather, 1989; Stotz *et al.*, 1991). Además, el reclutamiento es uno de los factores más relevantes relacionados con el incremento de la abundancia de los individuos adultos (Young *et al.*, 1996). Por tales razones, numerosos trabajos han evaluado el impacto del asentamiento y reclutamiento en el tamaño de las poblaciones y sus efectos sobre la estructura comunitaria (e.g., Underwood y Denley, 1984; Connell, 1985; Menge y Sutherland, 1987; Raimondi, 1990; Robles, 1997; Comtet y Desbruyères, 1998; Smith y Witman, 1999).

El notable incremento de los desembarques pesqueros de especies de invertebrados, registrado a lo largo de la costa chilena en las últimas décadas, han terminado en la sobre-explotación de muchas de estas especies (Bustamante y Castilla, 1987). El molusco bivalvo *Mesodesma donacium* (macha) habitante de playas arenosas del norte, centro y sur de Chile (Jaramillo, 1987), es un típico ejemplo de sobreexplotación (Anónimo, 1980, 1997). Esta situación involucra no sólo aspectos ecológicos, sino que también se transforma en un importante problema socioeconómico, pues numerosas asociaciones de pescadores artesanales del norte de Chile dependen casi exclusivamente de esta especie. En un estudio intensivo que describió la distribución latitudinal y longitudinal de los juveniles recientemente asentados de *M. donacium* (reclutas < 15 mm de longitud anteroposterior de concha) en las bahías más importantes de la Región de Coquimbo (Chile), Ortiz y Stotz (1996) encontraron que la densidad de reclutas mostró una fluctuación espacial a lo largo de las playas en las Bahías de Coquimbo, Guanaqueros y Tongoy. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio es estimar el número óptimo de muestras (diseño de muestreo) para la evaluación del reclutamiento de *M. donacium*, incluyendo la eventual dependencia de tal fluctuación a los numerosos valles y cúspides que caracterizan la superficie de las playas. Estos lugares podrían proveer de un continuo aporte de alimentos a los reclutas mediante la concentración de las diatomeas (Donn *et al.*, 1986; Brown y McLachlan, 1990). En el presente trabajo se considera como reclutas a individuos recientemente asentados en el bentos que han alcanzado hasta 15 mm de longitud.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en Bahía Tongoy ($30^{\circ}15' S$, $71^{\circ}31' W$), Región de Coquimbo (Chile). La Bahía Tongoy está protegida de los vientos predominantes del suroeste mediante la península Lengua de Vaca (Berrios *et al.*, 1985). Ortiz y Stotz (1996) clasificaron a todas las playas de la bahía del tipo intermedias, que se caracterizan por arenas de finas a medias y la zona de rompientes con corrientes transversales,

horns) upon the abundance of recently settled recruits (< 15 mm) of *M. donacium*. Nine, twelve and sixteen bays and horns sites were randomly chosen in November, December and March, respectively. One sample per site was taken at low tide from the mid-littoral zone between 0 and 1.0 m depth, using a 2.4-dm³ corer (buried *ca* 10 cm). That depth was reported to have the highest abundance of recruits (Ortiz and Stotz, 1996). The spawning period of *M. donacium* occurs between October and April (Pereido *et al.*, 1987; Fuentes, 1988).

The Bartlett and Hartley tests were used to evaluate the normality of data. The *F*-ratio and Cochran tests were used to evaluate the heterogeneity of variances (Underwood, 1981, 1997). When non-normality and heterogeneity were significant ($\alpha < 0.005$), the logarithmic transformation (\log_{10}) was applied (Sokal and Rohlf, 1995; Underwood, 1981, 1997). The low type I error (α) was considered because the parametric tests are robust with non-normality of data and non-severe heterogeneity of variance (Box, 1953; Tiku *et al.*, 1986; Underwood, 1997). Non-paired Student's *t*-tests ($\alpha < 0.05$) were used to assess the significance between average recruit densities in bays and horns in each study period (Underwood, 1981, 1997). The statistical power analysis of the *t*-test was also estimated with $\alpha = 0.05$ (Cohen, 1988). Through the power analysis and based on our results it was possible to estimate the optimal sample size to assess the recruitment of *M. donacium* in intermediate beaches.

Results and discussion

No significant differences were detected between the mean abundance of recruits in bays and horns during each study period (*t*-test, $P = 0.41$, $P = 0.33$ and $P = 0.29$); nevertheless, both produce a relevant difference (noise) of *ca* 20% in the estimations of recruit density (fig. 1). This noise is supported by the lower statistical power calculated of 0.20, 0.25 and 0.30 for November, December and March, respectively (fig. 1). Even though the *t*-tests applied were unable to reject H_0 (no difference in abundance of recruits in bays and horns), the higher level of type II error calculated for each period suggests that the bays and horns could have an effect on the abundance of recruitment of *M. donacium*. The similarity of the effect size values (~0.41) in the three study periods, despite the increase in the total number of samples from 9 to 16, suggests that in nature a real effect would exist (bays and horns affecting the density of recruits). Considering an effect size of *ca* 0.41 as realistic, an $\alpha = 0.05$ and a power of 0.80, which is usually defined as minimally acceptable (Cohen, 1988; Peterman, 1990; Peterman and M'Gonigle, 1992; Underwood, 1981, 1997), the optimal sample size would be 80 corers taken from bays as well as from horns (160 in total). Even though the sample size for the period of time used in this work could be considered limited to assess any ecological hypothesis, it was sufficient for a preliminary study whose goal was to estimate the optimum sample size based on the power analysis. This strategy corresponds to the typical *a priori* case of power

barras, canales y ondulaciones (Brown y McLachlan, 1990). Las ondulaciones son conformadas por una serie de valles y cúspides (McLachlan y Hesp, 1984). El 17 de noviembre y 18 de diciembre de 1995, y el 20 de marzo de 1996, se evaluó el efecto de los valles y cúspides en la abundancia de los reclutas de *M. donacium* recientemente asentados (< 15 mm). En noviembre, diciembre y marzo se eligieron azarosamente 9, 12 y 16 valles y cúspides. Se tomó una muestra por cada valle y cúspide desde la zona medio-litoral entre 0 y 1.0 m de profundidad. Esto, debido a que en tal profundidad se detectó la mayor densidad de reclutas (Ortiz y Stotz, 1996). La muestra consistió en un nucleador de 2.4 dm³ (enterrado ~10 cm en el sedimento). El estudio fue realizado durante el periodo de desove de la especie, el cual comprende anualmente a los meses de octubre y abril (Pereido *et al.*, 1987; Fuentes, 1988).

Las pruebas de Bartlett y Hartley se aplicaron para estimar la normalidad de los datos. Las pruebas de *F* y Cochran fueron usadas para estimar la heterogeneidad de las varianzas (Underwood, 1981, 1997). En el caso de detectar no normalidad y heterogeneidad de las varianzas ($\alpha < 0.005$), los datos fueron transformados mediante el log 10 (Sokal y Rohlf, 1995; Underwood, 1981, 1997). El bajo nivel del error tipo I (α) considerado se debe a que las pruebas paramétricas son robustas aún cuando los datos se distribuyan no normalmente y las varianzas no sean homogéneas (Box, 1953; Tiku *et al.*, 1986; Underwood, 1997). La prueba *t* de Student (no pareada) se aplicó para evaluar la significancia estadística entre las densidades medias de reclutas, obtenidas en valles y cúspides (Underwood, 1981, 1997). El poder estadístico para la prueba *t* de Student fue estimado con un $\alpha = 0.05$ (Cohen, 1988). Basados en la metodología utilizada (*sensu* Ortiz y Stotz, 1996) y en el análisis de poder, en el presente trabajo fue posible estimar el número óptimo de muestras para evaluar la magnitud en el reclutamiento de *M. donacium* en playas del tipo intermedias.

Resultados y discusión

No se detectaron diferencias significativas entre las densidades de reclutas obtenidas en valles y cúspides, en cada uno de los períodos de estudio (*t* de Student, $P = 0.41$, $P = 0.33$ y $P = 0.29$); sin embargo, valles y cúspides produjeron una diferencia relevante (ruido) de ~20% en las estimaciones de densidad de reclutas (fig. 1). Este ruido es apoyado por el bajo poder estadístico estimado para la prueba *t* de Student, cuyos niveles alcanzaron 0.20, 0.25 y 0.30 para noviembre, diciembre y marzo, respectivamente (fig. 1). Si bien las pruebas *t* de Student fueron incapaces de rechazar la hipótesis nula H_0 (ninguna diferencia entre las densidades de reclutas obtenidas en valles y cúspides), el alto nivel calculado para el error estadístico tipo II, sin embargo, sugiere que los valles y cúspides podrían afectar la estimación de abundancia del reclutamiento en *M. donacium*. La similitud del tamaño del efecto (~0.41) para los tres períodos de estudio (a pesar de que hubo un incremento en el número total de muestras de 9 a 16, sugiere la existencia de una influencia natural de valles y cúspides sobre

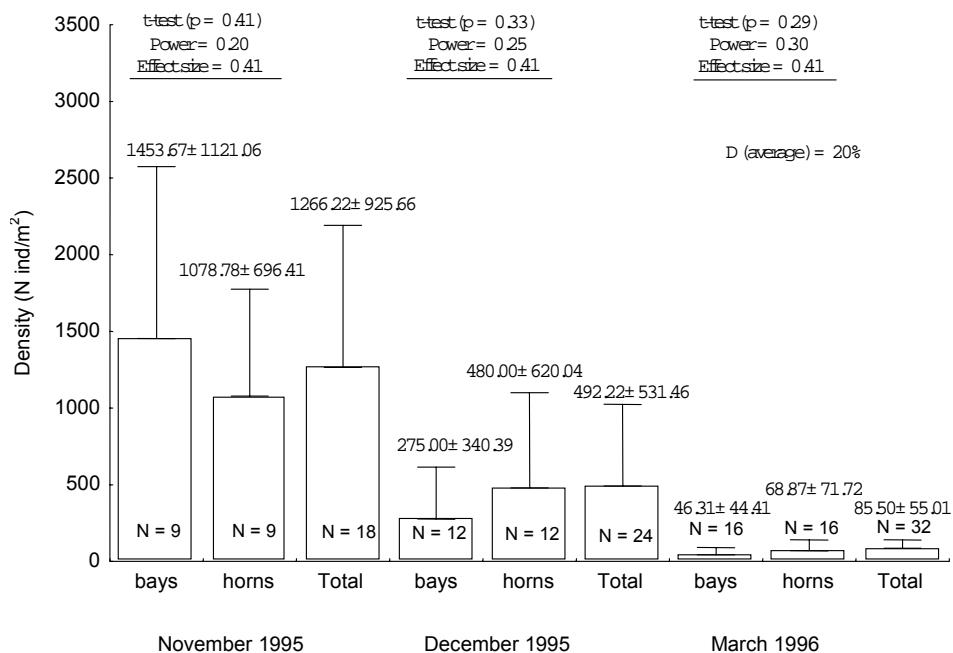


Figure 1. Density (mean \pm standard deviation) of recruits of *Mesodesma donacium* in bays and horns for each study period. D = difference of abundance of bays and horns, N = sample size, solid bar = no statistical significance (t-test, $P < 0.05$), P = probability of type I error, and power = statistical power.

Figura 1. Densidad (promedio \pm desviación estándar) de reclutas de *Mesodesma donacium* en valles y cúspides durante cada época de estudio. D = diferencia porcentual entre la abundancia obtenida en valles y cúspide total, N = número de muestras, barra sólida = sin significancia estadística (prueba t de Student, $P < 0.05$), P = probabilidad de error estadístico tipo I, Power = poder estadístico y effect size = magnitud del efecto.

analysis (see Cohen, 1988; Peterman, 1990; Underwood, 1997; Ortiz, 2002). Eighty corers per bays and per horns (160 in total) undoubtedly would improve the accuracy, precision and variability of the estimates. Even though this number of samples is not excessively large, further field experiments must be conducted taking into account the aggregated distribution of recruits in the sampling design, before establishing a definite methodology to assess the recruitment of *M. donacium*. The estimation of optimum sample size through the statistical power analysis is one of the most robust strategies for that, because it relates the working hypothesis to the statistical test and reliability of the sampling design (Cohen, 1988; Peterman, 1990; Underwood, 1997; Ortiz, 2002).

Acknowledgements

This study was supported by funds from WWF (project director Wolfgang Stotz). We thank Eduardo Jaramillo, Carlos Jiménez and Sandra Jesse for their valuable comments and suggestions.

References

Anonymous (1980, 1997). Servicio Nacional de Pesca. Anuario estadístico de pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 190 pp.

la abundancia de reclutas. Si consideramos un efecto natural de valles y cúspides en la abundancia de reclutas de ~ 0.41 , un $\alpha = 0.05$ (error tipo I), y un poder deseado de 0.80, el cual es definido frecuentemente como el mínimo aceptable (Cohen, 1988; Peterman, 1990; Peterman y M'Gonigle, 1992; Underwood, 1981, 1997); para estimar la magnitud del reclutamiento en *M. donacium* sería necesario un número óptimo de 80 muestras tomadas tanto desde valles como desde cúspides (160 en total). Si bien el número de muestras tomadas en el presente trabajo podría ser considerado limitado para la evaluación de alguna hipótesis ecológica, éstas muestras fueron suficientes para estimar el número óptimo de muestras apoyado en el poder estadístico (caso *a posteriori*). Esta estrategia corresponde al típico caso *a priori* del análisis de poder (ver Cohen, 1988; Peterman, 1990; Underwood, 1997; Ortiz, 2002). Indudablemente, 80 muestras tomadas tanto de valles como de cúspides (160 en total) mejorarían notablemente la exactitud, precisión y la variabilidad de las estimaciones. Aunque este número de muestras no parece ser excesivo, deberían ser conducidas nuevas experiencias que incluyan el efecto que pudiese tener la distribución agregada de los reclutas antes de establecer un diseño de muestreo definitivo para evaluar el reclutamiento en *M. donacium*. La estimación del número óptimo de muestras mediante el análisis de poder *a priori* corresponde a una de las estrategias estadísticas más robustas para ello pues relaciona la hipótesis de trabajo con el poder

- Berrios, M., Pacheco, A. y Olivares, J. (1985). Análisis de refracción de olas en sistema de bahías de la IV Región de Coquimbo, Chile. Informe Final Depto. Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Sede Coquimbo, 76 pp.
- Box, G. (1953). Non-normality and test on variances. *Biometrika*, 40: 318–335.
- Brown, A. and McLachlan, A. (1990). *Ecology of Sandy Shores*. Elsevier, Amsterdam, 433 pp.
- Bustamante, R.H. and Castilla, J.C. (1987). The shellfishery in Chile: An analysis of 26 years of landings (1960–1985). *Biol. Pesquera (Chile)*, 16: 79–97.
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for Behavioral Sciences*. 2nd ed. L. Erlbaum Assoc., Hillsdale, New York, 567 pp.
- Comtet, T. and Desbruyères, D. (1998). Population structure and recruitment in mytilid bivalves from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent fields (37°17'N and 37°50'N on the Mid-Atlantic Ridge). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 163: 165–177.
- Connell, J.H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 11–45.
- Donn, T., Clarke, Des J., McLachlan, A. and du Toit, P. (1986). Distribution and abundance of *Donax serra* (Bivalvia: Donacidae) as related to beach morphology. I. Semilunar migrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102: 121–131.
- Fuentes, I. (1988). Desarrollo y morfología externa comparada de larvas y post-larvas de *Mesodesma donacium* y *Mulinea* sp. (Bivalvia: Mactracea) cultivadas en laboratorio. Tesis de Pregrado y Título de Biólogo Marino. Univ. Católica del Norte, Coquimbo, Chile.
- Hughes, S.E. and Bourne, N. (1981). Stock assessment and life history of a newly discovered Alaska surf clam (*Spisula polynyma*) resource in the southeastern Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1173–1181.
- Jaramillo, E. (1987). Sandy beach macrofauna from the Chilean coast: Zonation patterns and zoogeography. *Vie et Milieu*, 37: 165–174.
- McLachlan, A. and Hesp, P. (1984). Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 133–144.
- Menge, B. and Sutherland, J. (1987). Community regulation: Variation in disturbance, competition and recruitment. *Am. Nat.*, 130: 730–757.
- Ortiz, M. (2002). Optimum sample size to detect perturbation effects: The importance of statistical power analysis – A critique. *PSZN: Mar. Ecol.*, 23(1): 1–9.
- Ortiz, M. y Stotz, W. (1996). Distribución de juveniles recientemente asentados de *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Bivalvia: Mesodesmidae) en tres bahías de la cuarta región: Variables físicas y químicas que le caracterizan. *Biol. Pesquera (Chile)*, 25: 27–40.
- Peredo, C., Parada, E. and Valdebenito, I. (1987). Gametogenesis and reproductive cycle of the surf clam *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Mollusca: Mesodesmidae) at Queule Beach, southern Chile. *The Veliger*, 30(1): 55–68.
- estadístico, la prueba estadística y la calidad del diseño muestreal (ver Cohen, 1988; Peterman, 1990; Underwood, 1997; Ortiz, 2002).
- ### Agradecimientos
- Este estudio fue financiado por WWF (director de proyecto Wolfgang Stotz). Se agradece a Eduardo Jaramillo, Carlos Jiménez y Sandra Jesse sus valiosos comentarios y sugerencias.
- Traducido al español por los autores.
-
- Peterman, R. (1990). Statistical power analysis can improve fisheries research and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 2–15.
- Peterman, R. and M'Gonigle, M. (1992). Statistical power analysis and the precautionary principle. *Mar. Poll. Bull.*, 24: 231–234.
- Raimondi, P. (1990). Patterns, mechanisms, consequences of variability of an intertidal barnacle. *Ecol. Monogr.*, 60(3): 283–309.
- Robles, C.D. (1997). Changing recruitment in constant species assemblages: Implications for predation theory in intertidal communities. *Ecology*, 78(5): 1400–1414.
- Smith, F. and Witman, J. (1999). Species diversity in subtidal landscapes: maintenance by physical processes and larval recruitment. *Ecology*, 80: 51–69.
- Sokal, R. and Rohlf, F. (1995). *Biometry*. 3rd ed. W.H. Freeman, San Francisco, 878 pp.
- Stotz, W., de Amesti, P., Martínez, D. y Pérez, E. (1991). Lugares de asentamiento y desarrollo de juveniles tempranos de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) en ambientes inter y submareales de la IV Región, Coquimbo. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso (Chile)*, 26(2): 339–350.
- Tiku, M., Tan, W. and Balakrishnan, N. (1986). *Robust Inference*. Marcel Dekker, 321 pp.
- Underwood, A. (1981). Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 513–605.
- Underwood, A. (1997). Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge Univ. Press, 504 pp.
- Underwood, A. and Denley, E. (1984). Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: D. Strong, D. Simberloff, L. Abele and A. Thistle (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp 151–180.
- Underwood, A. and Fairweather, P. (1989). Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *TREE*, 4: 16–20.
- Young, E., Bigg, G. and Grant, A. (1996). A statistical study of environmental influences on bivalves in the Wash, England. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 143: 121–129.