

VCH-FC
DOC-B
V335

ESTRUCTURA Y ORGANIZACION DE HUIRALES
SUBMAREALES DE LESSONIA TRABECULATA

Tesis entregada a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de Doctor en Ciencias
con mención en Biología.

FACULTAD DE CIENCIAS

Por

JULIO ALBERTO VASQUEZ CASTRO

Marzo, 1989

02792

Profesor Guía: Dr. Bernabé Santelices
Profesor Patrocinante: Prof. Nivaldo Bahamonde



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N

TESIS DE DOCTORADO

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

JULIO ALBERTO VASQUEZ CASTRO

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para el grado de Doctor en Ciencias, con mención en Biología.

Profesor Guía Dr. Bernabé Santelices _____

Profesor Patrocinante Prof. Nibaldo Bahamonde _____

Comisión Informante de Tesis

Dr. Javier Simonetti _____

Dr. Fabian Jaksic _____

Dr. Juan Armesto _____

A IRIS Y ALBERTO

AGRADECIMIENTOS

Numerosas personas contribuyeron a la realización de este trabajo. En primer lugar deseo agradecer la guía, el consejo y la amistad del Dr. Bernábé Santelices. Su apoyo, confianza y estímulo han sido fundamentales en mi formación científica y personal. Al Prof. Nibaldo Bahamonde por la confianza en momentos cruciales de mi formación. A mi comisión revisora por sus comentarios que sin duda ayudaron y mejoraron esta tesis. A Tania y Pablo, mis hijos, que demasiadas veces fueron postergados y desatendidos por este trabajo. A numerosos colegas y amigos que gentilmente dedicaron algunas horas a la discusión de mis ideas. A Leonardo Nuñez y Francisco Carrasco por su valiosa ayuda en agotadoras jornadas de buceo.

Deseo expresar mis agradecimientos a la Universidad del Norte y en especial a la Facultad de Ciencias del Mar de la Sede Coquimbo, por las facilidades otorgadas en la realización de este trabajo de tesis. Este estudio fue financiado por dos proyectos (D.G.I. 1987-1988) de la Dirección General de Investigación de la Universidad del Norte.

INDICE DE MATERIAS

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
LISTA DE FIGURAS	7
LISTA DE TABLAS	13
INTRODUCCION GENERAL	15
Estructura de comunidades submareales de macroalgas	16
Organización de comunidades submareales de macroalgas ...	18
AREA DE ESTUDIO	24
DEFINICION DE HUIRAL	31
CAPITULO 1: PATRONES DE DISTRIBUCION DE HUIRALES SUBMAREALES SUBSUPERFICIALES DE <u>LESSONIA TRABECULATA</u>	33
Introducción	34
Materiales y Métodos	38
1. Huirales submareales de <u>L. trabeculata</u> : Variabilidad temporal en una localidad	38
2. Huirales submareales de <u>L. trabeculata</u> : Variabilidad entre localidades	40

Resultados	42
1. Varición temporal de los patrones de distribución de <u>L. trabeculata</u> en Playa El Francés	42
2. Patrones de distribución de <u>L. trabeculata</u> :	
Variabilidad entre localidades	54
2.1 Los Molles	54
2.2 Puerto Oscuro	56
2.3 Punta Lagunillas	58
2.4 Caleta Chungungo	60
2.5 Carrizal Bajo	61
3. Análisis de la variabilidad morfológica y de los patrones de distribución batimétrica de <u>L. trabeculata</u>	65
 Discusión	 68

CAPITULO 2: EFECTOS DEL MOVIMIENTO DE AGUA, DEL ESPACIAMIENTO DE PLANTAS, DE LA HERBIVORIA Y DE POSTURAS REPRODUCTIVAS DE PECES, EN LA PERSISTENCIA DE UN HUIRAL SUBMAREAL DE <u>L. TRABECULATA</u>	78
--	----

Introducción	79
---------------------------	----

Materiales y Métodos	83
1. Morfología de plantas de <u>L. trabeculata</u> en presencia y en ausencia de erizos	83
2. Morfología de plantas varadas de <u>L. trabeculata</u> por movimiento de agua	84
3. Modificación experimental de la distancia entre plantas de <u>L. trabeculata</u>	85
4. Efecto de la conducta reproductiva de peces en la morfología y en la persistencia de <u>L. trabeculata</u>	87

Resultados	89
1. Morfología de plantas <u>L. trabeculata</u> en presencia y en ausencia de erizos	89
2. Modificación experimental de la distancia entre plantas de <u>L. trabeculata</u>	99
3. Morfología de plantas varadas de <u>L. trabeculata</u> por movimiento de agua	101
4. Efecto de la conducta reproductiva de peces en la morfología y en la persistencia de un huiral de <u>L. trabeculata</u>	106
 Discusión	 111
De <u>Lessonia</u> a fondos dominados por algas crustosas calcáreas	 120
 CAPITULO 3: ESTABILIDAD Y PERSISTENCIA DE ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE <u>LESSONIA</u> <u>TRABECULATA</u>	 124
 Introducción	 125
 Materiales y Métodos	 130
1. Cuantificación de estados estables alternativos en un huiral submareal de <u>L. trabeculata</u>	130
2. Manipulación experimental de los estados estables alternativos en un huiral de <u>L. trabeculata</u>	132
2.1 Sustratos dominados por algas crustosas calcáreas	133
2.2 Sustratos dominados por <u>G. kunthi</u>	134
2.3 Sustratos dominados por <u>P. moerchi</u> y por <u>P. moerchi</u> - <u>L. trabeculata</u>	135

Resultados	138
1. Cuantificación de los estados estables alternativos en un huiral submareal de <u>L. trabeculata</u>	138
2. Sustrato dominado por algas crustosas calcáreas ...	140
3. Sustrato dominado por <u>G. kunthi</u>	140
4. Sustrato dominado por <u>P. moerchi</u> y por <u>P. moerchi</u> - <u>L. trabeculata</u>	144
4.1 Efecto de <u>P. moerchi</u> en el reclutamiento algal	146
4.2 Efecto del dosel de <u>L. trabeculata</u> en la persistencia de colonias de <u>P. moerchi</u>	149
Discusión	151

**CAPITULO 4: MECANISMOS DE REGULACION POBLACIONAL DE HERBIVOROS
ASOCIADOS A UN HUIRAL SUBMAREAL DE L. TRABECULATA .. 157**

Introducción	158
Materiales y Métodos	164
1. Abundancia y distribución espacial	164
2. Movimiento de agua	165
3. Espectro trófico de herbívoros pastoreadores y de peces carnívoros asociados a <u>L. trabeculata</u>	167
Resultados	169
1. Abundancia, distribución espacial y espectro trófico de <u>T. niger</u>	169
2. Abundancia, distribución espacial y espectro trófico de <u>T. tridentata</u>	175

3. Abundancia, distribución espacial y espectro trófico de <u>M. gelatinosus</u>	182
4. Abundancia, distribución espacial y espectro trófico de peces carnívoros asociados a <u>L. trabeculata</u>	188
Discusión	198
CAPITULO 5. EFECTO DE <u>A. PUNCTATUS</u> EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE <u>L. TRABECULATA</u>	204
Introducción	205
Materiales y Métodos	207
1. Abundancia y distribución espacial de <u>A. punctatus</u>	207
2. Estimación de la biomasa de <u>L. trabeculata</u>	208
3. Espectro trófico de <u>A. punctatus</u>	208
4. Evaluación del consumo de <u>A. punctatus</u> en condiciones de laboratorio	209
Resultados	210
1. Abundancia y distribución espacial de <u>A. punctatus</u>	210
2. Estimación de la biomasa de <u>L. trabeculata</u>	210
3. Espectro trófico de <u>A. punctatus</u>	213
4. Evaluación de la tasa de consumo de <u>A. punctatus</u>	216
Discusión	219

DISCUSION GENERAL	222
1. Diferencias entre huirales submareales de ambos hemisferios	223
2. Comparación entre huirales superficiales y huirales subsuperficiales	230
 BIBLIOGRAFIA	 237

RESUMEN

En ambientes submareales someros de fondos duros, entre Arica y Chiloé, Lessonia trabeculata es el alga más importante en cobertura y biomasa. Este trabajo estudia la estructura de poblaciones locales y algunos mecanismos relevantes en la organización de una comunidad dominada por esta macroalga. Los muestreos y manipulaciones experimentales se realizaron entre agosto de 1986 y diciembre de 1987, mediante buceo autónomo, en 6 localidades costeras entre Los Molles ($32^{\circ} 14'S-71^{\circ} 33'O$) y Carrizal Bajo ($28^{\circ} 04'S-71^{\circ} 09'O$).

Evaluaciones de la densidad, estado reproductivo y de variables morfológicas, muestran que L. trabeculata tiene patrones irregulares de distribución tanto temporal como espacialmente. El movimiento de agua y la abundancia de pastoreadores determinan la morfología de los individuos y la densidad de las poblaciones locales de esta especie.

La abundancia de herbívoros bénticos, la morfología del alga, el espaciamiento entre plantas, el movimiento de agua (corrientes de fondo) y las posturas reproductivas de Elasmobranquios, constituyen eventos ecológicos determinantes en la persistencia y la estabilidad de un huiral de L. trabeculata. El pastoreo de los erizos

modifica la morfología algal, produciendo dos morfos que son afectados diferencialmente por movimiento de agua. Estas modificaciones morfológicas, tienen consecuencias relevantes en la persistencia de poblaciones locales. El menor espaciamiento (altas densidades) entre los individuos de L. trabeculata, constituye un mecanismo que impide el acceso de los pastoreadores a la base de fijación de las plantas. El efecto "látigo" de frondas y estipes (propiedad aditiva en función de la densidad), que genera el movimiento de agua, mantiene a distancia a los herbívoros benthicos. Estacionalmente, ovoposiciones de cápsulas reproductivas de Elasmobranquios sobre L. trabeculata, producen pérdida de biomasa algal. Las cápsulas "amarran" los estipes de las plantas, disminuyen el efecto de "látigo" y favorecen el pastoreo de los erizos. Al mismo tiempo, el aumento de peso y la reducción de la flexibilidad de las plantas afectadas, maximiza la remoción por las corrientes de fondo.

La comunidad submareal dominada por L. trabeculata, presenta múltiples estados estables alternativos, generando un mosaico de parches submareales. La manipulación experimental de la diversidad y densidad de herbívoros benthicos en estos parches, mostró que estos estados corresponden a secuencias de cambio entre sí. Los resultados de los experimentos de manipulación, sugieren que la progresión de fondos dominados por algas crustosas

calcáreas a fondos dominados por Lessonia y viceversa, no se produce a través de una vía ecológica directa. Por otro lado, los cambios de uno a otro estado alternativo son un proceso natural, predecible y sin consecuencias catastróficas para la comunidad.

Movimiento de agua (corrientes de fondo) y depredación, parecen ser los mecanismos más importantes en la regulación poblacional de los pastoreadores asociados a L. trabeculata. Tres especies de peces y un asteroideo, constituyen un gremio de carnívoros que incluyen en su espectro trófico a T. niger y a T. tridentata, los herbívoros más abundantes en el área de estudio. Por otro lado, corrientes de fondo favorecen la concentración local de erizos negros, aumentando en estas áreas la presión de pastoreo y generando sustratos dominados por algas crustosas calcáreas.

Los resultados, demuestran la importancia del estudio de la interacción entre factores biológicos y físicos para entender la estructura y organización de comunidades submareales de macroalgas.

ABSTRACT

Lessonia trabeculata, is the most important alga in terms of biomass and cover in shallow subtidal hard bottoms, between Arica and Chiloé. The present study examines the structure of some of local populations of L. trabeculata, as well as some of the mechanisms relating to the organization of communities dominated by this seaweed. Sampling and field experiments were carried out between August 1986 and December 1987 by SCUBA diving in six localities between Los Molles ($32^{\circ} 14'S-71^{\circ} 33'W$) and Carrizal Bajo ($28^{\circ} 04'S-71^{\circ} 09'W$).

Evaluations of density, reproductive state and morphological variables show that L. trabeculata has irregular patterns of distribution, both spatially and temporally. Water movement and abundance of grazers determine the morphology of individuals and density of local population of this species.

Abundance of benthic herbivores, morphology of the algae, spacing between plants, water movement (bottom currents), and attachment of Elasmobranch egg capsules, constitute ecological events which determine the persistence and stability of L. trabeculata kelp forest. Grazing by sea urchins modifies algal morphology, producing morphs which are affected differentially by water movement. These

morphological types are relevant to the persistence of local populations. Minimum spacing (high density) between individuals of Lessonia constitutes a mechanism which impedes access of benthic grazers to holdfasts of these algae. The whiplash effect of fronds and stipes (a property proportional to density) produced by water movement helps to keep benthic grazers away from the plants. Seasonal deposition of Elasmobranch egg capsules on Lessonia trabeculata causes loss of algal biomass. The capsules bind the stipes of different plants, decreasing the whiplash thus favoring grazing by sea urchins. At the same time, increasing weight of the plants due to loading and loss of flexibility maximizes loss of plants from the substrate.

The subtidal community dominated by Lessonia trabeculata presents multiple alternate steady states, producing a subtidal mosaic of patches. Experimental manipulation of diversity and density of benthic herbivores in these patches suggests that these states represent sequential changes between states. Experimental results show that the progression from bottoms dominated by calcareous crustose red algae to bottoms dominated by Lessonia and viceversa does not proceed through a direct ecological succession. On the other hand, change from one state to an alternative state is a natural process which is predictable, and has no catastrophic consequences for the community.

Water movement (bottom currents) and predation appear to be the most important mechanisms regulating grazers populations associated with Lessonia trabeculata. Three species of fishes and an asteroid constitute a guild of carnivores which include the most abundant herbivores Tetrapyqus niger and Tegula tridentata, in their trophic spectrum. On the other hand, bottom currents favor local aggregation of black sea urchins, increasing grazing pressure and generating substrates dominated by crustose coralline red algae.

The results demonstrate the importance of studying the interaction of biological and physical factors to understand the structure and organization of subtidal kelp communities.

LISTA DE FIGURAS

AREA DE ESTUDIO

- FIG. I Areas de estudio
FIG. II Playa El Francés
FIG. III Perfil batimétrico de un huiral submareal de L. trabeculata en Playa El Francés.

CAPITULO 1

- FIG. 1.1 Playa El Francés: Distribución temporal del sustrato y perfil batimétrico del transecto de muestreo.
- FIG. 1.2 Lessonia trabeculata: Distribución espacial y temporal de la densidad en Playa El Francés (septiembre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 1.3 Lessonia trabeculata: Distribución espacial y temporal de la longitud máxima en Playa El Francés (octubre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 1.4 Lessonia trabeculata: Distribución espacial y temporal del diámetro mayor del disco basal en Playa El Francés (octubre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 1.5 Lessonia trabeculata: Distribución espacial y temporal del número de estipes en Playa El Francés (octubre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 1.6 Lessonia trabeculata: Distribución temporal de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas (Playa El Francés).
- FIG. 1.7 Lessonia trabeculata: Distribución porcentual de plantas reproductivas en el transecto de muestreo en Playa El Francés.

- FIG. 1.8 Lessonia trabeculata: Patrones de distribución de la densidad y de variables morfológicas, en tres rangos de profundidad en Playa El Francés.
- FIG. 1.9 Lessonia trabeculata - LOS MOLLES: Patrones de distribución espacial de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas. Perfil batimétrico, distribución del sustrato y densidad de Tetrapyqus niger.
- FIG. 1.10 Lessonia trabeculata - PUERTO OSCURO: Patrones de distribución espacial de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas. Perfil batimétrico, distribución del sustrato y densidad de Tetrapyqus niger.
- FIG. 1.11 Lessonia trabeculata - PUNTA LAGUNILLAS: Patrones de distribución espacial de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas. Perfil batimétrico, distribución de sustrato y densidad de Tetrapyqus niger.
- FIG. 1.12 Lessonia trabeculata - CALETA CHUNGUNGO: Patrones de distribución espacial de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas. Perfil batimétrico, distribución de sustrato y densidad de Tetrapyqus niger.
- FIG. 1.13 Lessonia trabeculata - CARRIZAL BAJO: Patrones de distribución de la densidad, de variables morfológicas y de plantas reproductivas. Perfil batimétrico, distribución de sustrato y densidad de Tetrapyqus niger.

CAPITULO 2

- FIG. 2.1 Lessonia trabeculata: Distribución de frecuencia de cinco variables morfológicas.
- FIG. 2.2 Análisis de correlación entre la densidad de Lessonia trabeculata y la densidad de Tetrapyqus niger.
- FIG. 2.3 Lessonia trabeculata: Tasas de crecimiento de tres variables morfológicas, en ausencia de herbívoros.
- FIG. 2.4 Lessonia trabeculata: Comparación tridimensional de variables morfométricas de grupos morfológicos.
- FIG. 2.5 Lessonia trabeculata: Morfología arbustiva.
- FIG. 2.6 Lessonia trabeculata: Morfología arborescente.
- FIG. 2.7 Manipulación experimental de la distancia entre plantas de L. trabeculata: Modificaciones morfológicas.
- FIG. 2.8 Tetrapyqus niger sobre Lessonia trabeculata: Poda de estipes periféricos y efecto sobre el disco de fijación.
- FIG. 2.9 Variación temporal del estado del mar y biomasa húmeda de L. trabeculata varada por movimiento de agua.
- FIG. 2.10 Lessonia trabeculata: Distribución de variables morfométricas de plantas varadas por movimiento de agua.
- FIG. 2.11 Simulación experimental del efecto de las posturas reproductivas de Elasmobranquios: Modificaciones morfológicas en L. trabeculata y abundancia de herbívoros pastoreadores.
- FIG. 2.12 Simulación experimental del efecto de las posturas reproductivas de Elasmobranquios: Variación de la cobertura entre las plantas experimentales y de control.

FIG. 2.13 Modelo de la génesis de las morfologías y de mecanismos antiherbívoros en un huiral submareal de L. trabeculata.

FIG. 2.14 Modelo funcional de la progresión de fondos dominados por Lessonia hacia otros estados estables alternativos.

CAPITULO 3

FIG. 3.1 Frecuencia de estados estables alternativos, en un huiral submareal de L. trabeculata.

FIG. 3.2 Exclusión experimental de T. tridentata y de T. niger de un fondo dominado por algas crustosas calcáreas.

FIG. 3.3 Adición experimental de Tetrapyqus niger en un fondo dominado por Glossophora kunthi.

FIG. 3.4 Exclusión experimental de Tetrapyqus niger de un fondo dominado por algas crustosas calcáreas.

FIG. 3.5 Efecto de las colonias de Phragmatopoma moerchi en el asentamiento y crecimiento de propágulos de algas.

FIG. 3.6 Modelo funcional de la progresión de fondos dominados por algas crustosas calcáreas hacia otros estados estables alternativos.

CAPITULO 4

- FIG. 4.1 Tetrapygyus niger: Distribución de la densidad en los transectos de muestreo en Playa El Francés (octubre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 4.2 Tetrapygyus niger: Distribución temporal de la densidad en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.3 Tetrapygyus niger: Distribución temporal de los tamaños promedios en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.4 Análisis de correlación entre la densidad de T. niger y la intensidad de las corrientes de fondo (medido como % de disolución de bloques de CaCO_3).
- FIG. 4.5 Tegula tridentata: Distribución de la densidad en los transectos de muestreo en Playa El Francés (octubre 1986 - diciembre 1987).
- FIG. 4.6 Tegula tridentata: Distribución temporal de la densidad en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.7 Tegula tridentata: Distribución temporal de los tamaños promedios en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.8 Tegula tridentata: Distribución temporal de las frecuencias de tamaño en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.9 Meyenaster gelatinosus: Distribución de la densidad (A) y de la frecuencia de ocurrencia (B) en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.10 Meyenaster gelatinosus: Distribución temporal de la densidad en el huiral de Playa El Francés.
- FIG. 4.11 Distribución temporal de la abundancia relativa de tres peces carnívoros asociados al huiral de L. trabeculata de Playa El Francés.
- FIG. 4.12 Distribución batimétrica de tres peces carnívoros asociados al huiral de L. trabeculata en Playa El Francés.

CAPITULO 5

- FIG. 5.1 Aplodactylus punctatus: Distribución temporal (A) y batimétrica (B) de la abundancia relativa durante un ciclo anual.
- FIG. 5.2 Lessonia trabeculata: (A) Distribución de la biomasa en los transectos de muestreo de Playa El Francés. (B) Distribución temporal de la biomasa en el transecto de muestreo (●) y del huiral en Playa El Francés (○).
- FIG. 5.3 Aplodactylus punctatus: Distribución temporal de la abundancia relativa de los ítemes presas en los contenidos gástricos.
- FIG. 5.4 Aplodactylus punctatus: Tasa de consumo promedio (g/individuo/día) evaluada en condiciones de laboratorio.

LISTA DE TABLAS

CAPITULO 1

- TABLA 1.1 Areas de estudio.
- TABLA 1.2 Lessonia trabeculata: Análisis de la varianza de la densidad y de descriptores morfológicos entre localidades y profundidades.
- TABLA 1.3 Valores de los rangos medios de la densidad, longitud máxima y el número de estipes de L. trabeculata y de la densidad de T. niger en relación a la exposición en siete localidades de Chile-Centro-Norte.

CAPITULO 2

- TABLA 2.1 Valores promedios de variables morfológicas de cuatro grupos de plantas de L. trabeculata.
- TABLA 2.2 Análisis de la varianza de tres variables morfométricas, de cuatro grupos morfológicos de L. trabeculata.

CAPITULO 4

- TABLA 4.1 Tetrapyqus niger: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.
- TABLA 4.2 Tegula tridentata: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.
- TABLA 4.3 Meyenaster gelatinosus: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos in situ.



TABLA 4.4 Mugiloides chilensis: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.

TABLA 4.5 Cheilodactylus variegatus: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.

TABLA 4.6 Semicossyphus maculatus: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.

CAPITULO 5

TABLA 5.1 Aplodactylus punctatus: Espectro trófico y resultado de los análisis de los contenidos gástricos.

DISCUSION GENERAL

TABLA DG.1 Diferencias globales entre huirales submareales del hemisferio boreal y del hemisferio austral.

TABLA DG.2 Diferencias globales entre huirales submareales superficiales (e.g. Macrocystis) y huirales submareales subsuperficiales (e.g. Lessonia).

INTRODUCCION GENERAL

Los procesos que influyen sobre los patrones de organización y la persistencia de las comunidades marinas, han recibido atención creciente en la literatura ecológica durante los últimos 20 años. En este contexto las áreas intermareales rocosas de costas templadas, son hábitat especialmente adecuados para evaluar las interacciones entre especies, y para la evaluación experimental de principios teóricos generales (Strong et al., 1984). Por problemas logísticos, las áreas submareales, han sido comparativamente menos estudiadas, aún cuando arrecifes y áreas submareales de fondos duros son significativamente más extensos que las áreas rocosas intermareales. Sólo recientemente han habido estudios descriptivos y experimentales, que evalúan algunos de los procesos que estructuran estas comunidades (Schiel y Foster, 1986; Davis y Wilce, 1987; Harrold y Pearse, 1987; Witman, 1987; Johnson y Mann, 1988).

ESTRUCTURA DE COMUNIDADES SUBMAREALES DE MACROALGAS.

Los ambientes submareales someros de fondos rocosos en mares templados y subpolares están dominados por asociaciones de macroalgas. Algas Laminariales y Fucales son dominantes en cobertura y biomasa, hasta 25 m de profundidad en ambos hemisferios (Dawson et al., 1960; Druehl, 1970, 1978; North, 1971; Barrales y Lobban, 1975; Velimirov et al., 1977; Kain, 1979; Choat y Shield, 1982; Villouta y Santelices, 1984; Santelices y Ojeda, 1984 a,b). Estas macroalgas proporcionan hábitat para muchas especies de invertebrados y peces, constituyendo el factor determinante en su distribución y abundancia (North, 1971; Duggins, 1980; Santelices y Ojeda, 1984 a,b; Vásquez et al., 1984; Vásquez y Castilla, 1984; Foster y Shield y Foster, 1986). Las macroalgas también constituyen áreas de desove y superficies de asentamiento larval de invertebrados, reduciendo su exposición al movimiento de agua y las presiones de depredación (Moore, 1971, 1972, 1973; Jones, 1971, 1972, 1973; Cancino y Santelices, 1981, 1984; Ojeda y Santelices, 1984; Vásquez y Santelices, 1984).

Mann (1982) ha caracterizado las asociaciones submareales de macroalgas, de acuerdo al género del alga dominante. Especies de Laminaria, se encuentran en muchas

partes del mundo, principalmente en la costa atlántica de ambos hemisferios y en las costas de Japón y China. Ecklonia, es el componente principal de bosques de macroalgas en Nueva Zelandia, Sud-Africa y otras localidades del hemisferio austral. Macrocystis, forma densos bosques submareales en muchas localidades incluyendo áreas del Pacífico Norte, costas del Pacífico Sur y áreas aisladas de Sud-Africa, Nueva Zelandia y Australia. Otros géneros que forman densos bosques marinos, principalmente en el hemisferio boreal son: Cystoseira, Nereocystis, Alaria y Pterigophora (Dayton, 1985; Schiel y Foster, 1986)). En el Pacífico Sur Oriental, Macrocystis se limita principalmente a lugares resguardados del oleaje (Villouta y Santelices, 1984), Lessonia flavicans Bory y Lessonia vadosa Searles en el extremo austral de Chile, coexisten bajo el dosel de Macrocystis pyrifera (Linnaeus) C. Agardh (Skottsberg, 1921, 1941; Knox, 1960; Searles, 1978; Santelices y Ojeda, 1984 a,b), y Lessonia nigrescens Bory forma praderas en áreas intermareales y submareales someras a lo largo de toda la costa, desde Arica hasta Cabo de Hornos (Searles, 1978; Santelices et al., 1980).

Recientemente, Villouta y Santelices (1986) han descrito Lessonia trabeculata, alga que se distribuye en hábitat submareales a lo largo de la costa de Chile entre

20° y 40° Sur, formando bosques subsuperficiales entre 0 y 20 m de profundidad. Villouta y Santelices (1984, 1986), sugieren que la falta de estudios de comunidades submareales en nuestra costa ha introducido en la literatura mundial la idea que las asociaciones submareales más importantes a lo largo de la costa de Chile, corresponden a bosques de Macrocystis pyrifera. Fristch (1945), Mann (1973) y Michaneck (1979) suponen una distribución continua de esta especie a lo largo de la costa templada sudamericana del Pacífico, desde Perú Central hasta Cabo de Hornos. No obstante, Macrocystis se limita principalmente a lugares relativamente protegidos del impacto del oleaje, situación que no es frecuente en el litoral de Chile continental (Villouta y Santelices, 1984). La fisonomía de estas costas corresponde más bien a frentes expuestos al movimiento de agua en los cuales Macrocystis es una especie poco abundante. En consecuencia, las comunidades dominadas por Lessonia trabeculata, parecen ser las más representativas del submareal rocoso chileno, entre Arica y Chiloé.

ORGANIZACION DE COMUNIDADES SUBMAREALES DE MACROALGAS.

En la literatura ecológica, la herbivoría ha sido ampliamente reconocida como el factor de mayor importancia en la estructura y organización de bosques

submareales de macroalgas (Lawrence, 1975; Schiel y Foster, 1986; Harrold y Pearse, 1987). De este modo, el efecto de los erizos sobre la distribución y abundancia de algas bentónicas, ha llegado a ser una generalización extensamente difundida. Así, se ha postulado que el pastoreo de los erizos influye en la composición y abundancia de las asociaciones de algas de fondos rocosos, produciendo dos estados estables alternativos (sensu Sutherland, 1974). El primero dominado por macroalgas y el segundo dominado por erizos y algas crustosas calcáreas (Simenstad et al., 1978; Moreno y Sutherland, 1982; Harrold y Reed, 1985). En función de las interacciones planta-herbívoro, la evidencia disponible para comunidades submareales sugiere un efecto del "todo o nada" en la remoción de las macroalgas por pastoreo. De esta manera, la manifestación de uno u otro estado estable alternativo (fondo dominado por erizos - fondo dominados por macroalgas), ha sido explicado por la presencia de eventos no predecibles y generalmente catastróficos. Eventos oceanográficos aperiódicos como la corriente de El Niño (Dayton y Tegner, 1984; Paine, 1986) o disminuciones catastróficas de las poblaciones de erizos por infecciones virales (Pearse et al., 1977; Miller y Colodey, 1983; Scheibling y Stephenson, 1984), han sido frecuentemente citados para explicar el cambio entre estados alternativos en comunidades submareales de fondos duros.

Las evidencias anteriormente discutidas están basadas en antecedentes de la literatura provenientes del estudio de bosques submareales con dosel superficial (e.g. Macrocystis). La mayoría de estos estudios, han sido realizados, con pocas excepciones, en el hemisferio boreal, generando extrapolaciones de estructura y organización comunitaria para conformaciones bióticas similares en otras áreas geográficas. Por el contrario, en general se desconoce de la estructura y organización de bosques de macroalgas sin dosel superficial. Específicamente para Chile, sólo dos trabajos (Villouta y Santelices, 1984, 1986), dan cuenta de algunos aspectos estructurales y de distribución de bosques de Lessonia trabeculata. En el hemisferio boreal, sólo los trabajos de Kain (1962, 1977, 1979) y de Duggins (1980, 1981 a,b) se han acercado tangencialmente al problema del estudio de comunidades de macroalgas sin dosel superficial. Sin embargo, aunque los bosques estudiados por Kain y Duggins no presentan dosel flotante, el alga principal coexiste con otras especies morfológicamente diferentes, asemejándose de esta manera a un bosque tradicional con más de tres estratos vegetacionales.

En consecuencia, dada la importancia ecológica de las comunidades de macroalgas subsuperficiales, su representatividad en ambientes rocosos someros y el

desconocimiento de sus mecanismos funcionales, esta tesis está orientada a estudiar la estructura y la organización de comunidades submareales dominadas por Lessonia trabeculata en Chile Centro Norte.

La estructura y la dinámica de las comunidades pueden ser descritas en términos de los procesos sucesionales y las propiedades de estabilidad que prevalecen en ellas. Estabilidad (Holling, 1973; Sutherland, 1981; Connell y Sousa, 1983; Dayton at al., 1984) y sucesión (Horn, 1981; Connell y Slatyer, 1977) están básicamente relacionados en como las especies responden a las perturbaciones biológicas y físicas del ambiente. Biología poblacional, historia de vida, características fisiológicas y conductuales de los organismos, son entre otros, indispensables para entender estos procesos comunitarios.

El primer Capítulo de esta tesis describe cualitativa y cuantitativamente los patrones de distribución de bosques submareales de L. trabeculata. Los Capítulos 2 y 3, incluyen los resultados de manipulaciones experimentales realizadas para evaluar algunas interacciones entre factores biológicos y físicos que determinan la estabilidad y persistencia de un bosque submareal de L. trabeculata. Además, documenta la multiplicidad de estados alternativos posibles de encontrar, en la transición entre

fondos dominados por algas crustosas calcáreas y fondos dominados por Lessonia trabeculata. El Capítulo 4, se orienta específicamente a los mecanismos que regulan la abundancia de los pastoreadores bénticos más abundantes en el área de estudio. El Capítulo 5 contempla una evaluación indirecta del efecto de Aplodactylus punctatus, el único pez herbívoro en el área de estudio.

En este estudio, estabilidad y persistencia están definidos de acuerdo con Dayton et al. (1984). Estos autores sugieren que un parche puede ser estable y persistente si la especie dominante resiste la invasión de especies vecinas. Esta definición reduce la escala temporal y espacial y puede ser usada en la interpretación de perturbaciones experimentales del tipo "pulso" (sensu Bender et al., 1984) como las realizadas en los Capítulos 2 y 3. Si los patrones de reestablecimiento ("resilience" sensu Dayton et al., 1984) de una comunidad luego de una perturbación depende de: 1. las características morfológicas y reproductivas de las especies presentes el área, 2. la biología reproductiva de las especies que no están presentes en el momento de la perturbación, pero que están en el ámbito para recolonizar el área afectada y 3. las características del parche o área perturbada (vease además Sousa, 1984) entonces, las estrategias reproductivas de las especies de mayor importancia (reproductivas todo el año),

la plasticidad fenotípica del organismo dominante y las características del sustrato, apoyan el uso de esta definición operacional en una comunidad submareal dominada por L. trabeculata.

En la Discusión General, se contrasta la evidencia de bosques submareales del hemisferio boreal y del hemisferio austral y de bosques submareales con dosel superficial (especialmente estructurados) versus bosques de macroalgas subsuperficiales.

AREA DE ESTUDIO

La localidad denominada Playa El Francés (30 05'S 71 26'O), fue el área seleccionada para realizar este estudio de la estructura y organización de un bosque submareal de Lessonia trabeculata (Figs. I y II). Playa El Francés se halla a 18 Km al sur del Puerto de Coquimbo (IV Región). Es una pequeña ensenada, protegida por colinas de arena fina del tipo duna, en el sector sur-oeste. Rocas de dureza variable rodean la parte baja, a orillas del mar. El borde oriental de la playa está limitado por una escarpada muralla rocosa sedimentaria, que desaparece en la mitad de la ensenada dando origen a una playa de bolones de aproximadamente 150 m de extensión. Algunas pequeñas intrusiones de arena ocurren entre los bolones a manera de parches. Por el borde occidental, rocas parcialmente sumergidas limitan la playa.

El régimen de vientos del área es de dirección Sur y Suroeste, lo que produce un oleaje constante que culmina en el sector suroeste de la playa. Durante el invierno, se observan vientos del Norte que ocasionalmente alcanzan gran intensidad y originan grandes olas. Las rocas del sector oeste, protegen el área de la rompiente de olas de dirección

FIG. I AREAS DE ESTUDIO

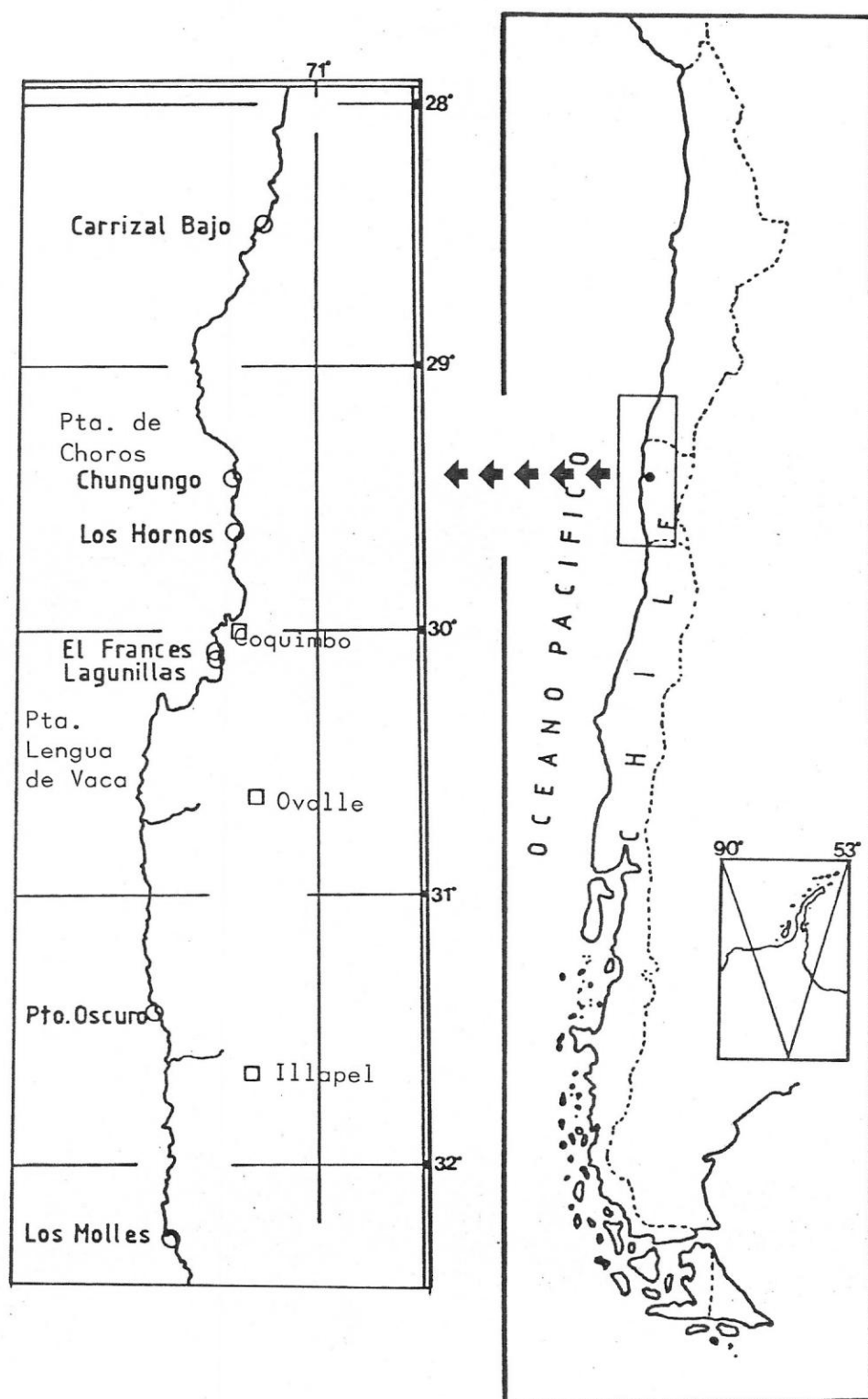
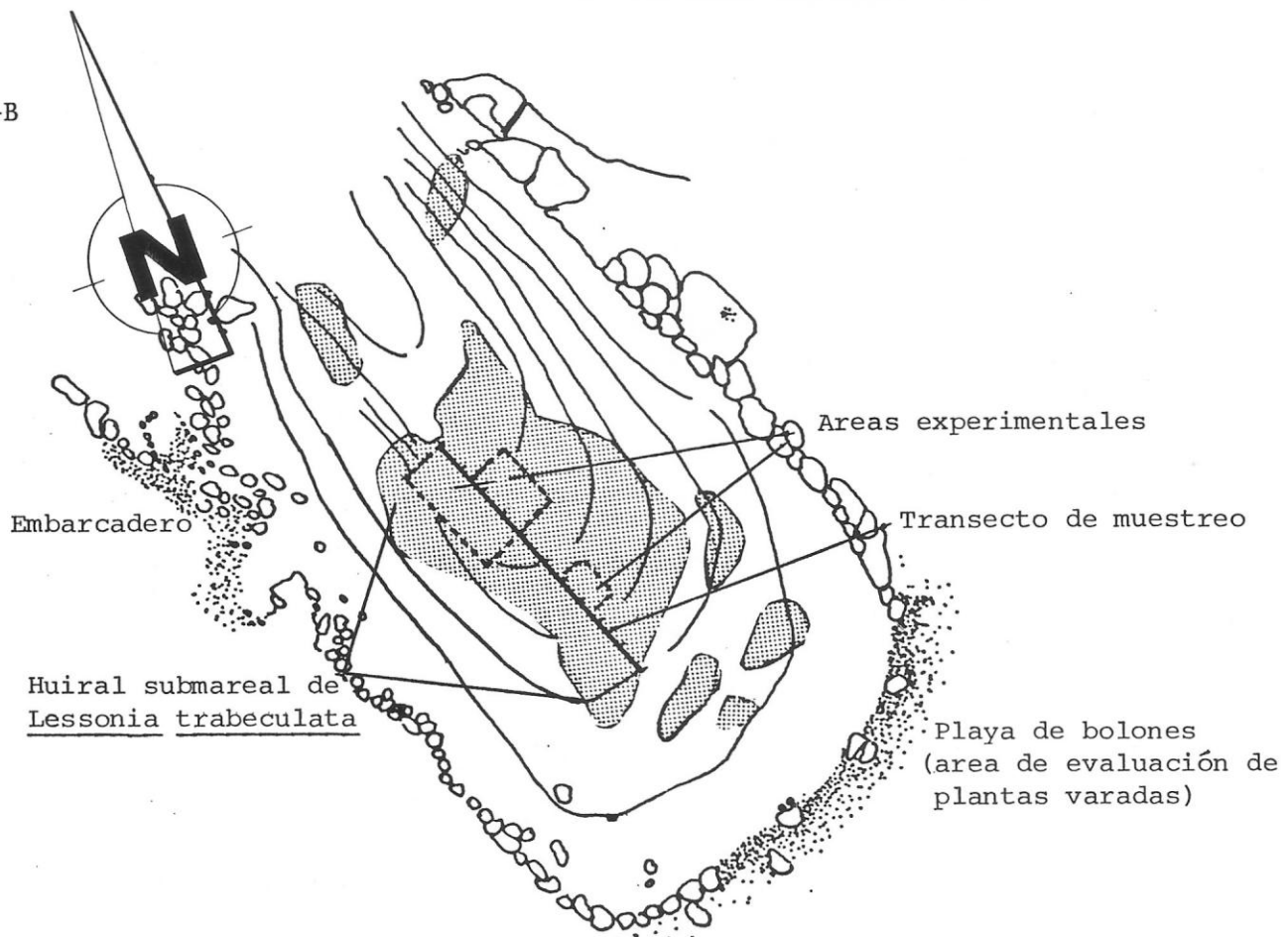


FIG. II PLAYA EL FRANCES

II-A



II-B

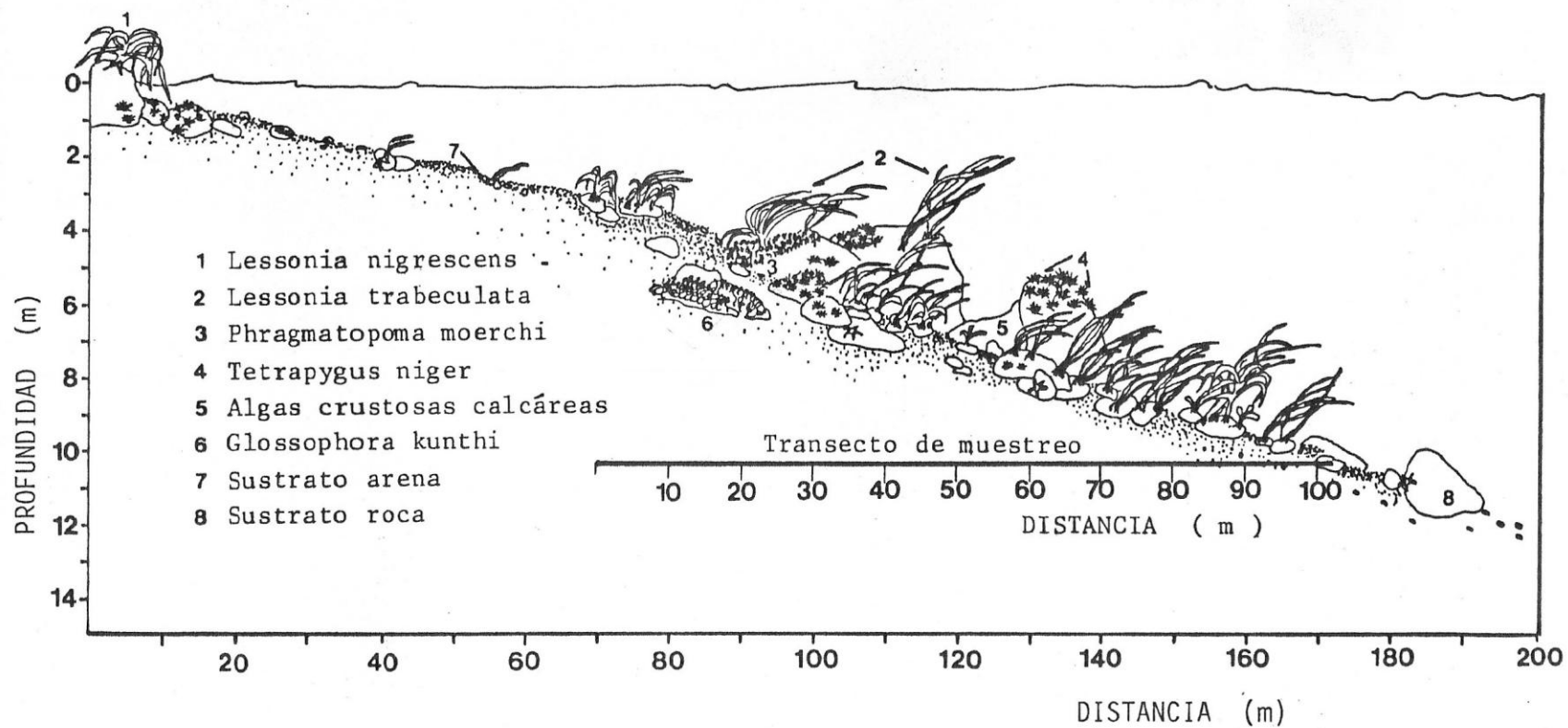


Suroeste. Sin embargo, por efecto de la concentración de energía en la punta rocosa del sector, se produce la entrada permanente de una corriente litoral en el lado Oeste de la ensenada. Esta corriente desaparece antes de llegar al lado Sur de la playa y durante periodos de calma es casi imperceptible. La boca de la ensenada se abre hacia el norte, determinando un ambiente semiexpuesto al movimiento de agua durante gran parte del año. Playa El Francés forma parte del sistema de bahías afectadas por el centro de surgencia de Punta Lengua de Vaca, que provoca una entrada de agua con alto contenido de nutrientes entre Punta Lengua de Vaca (30 14'12''S) y Punta de Choros (29 11'00''O) (Acuña et al., 1988).

En el área elegida se encuentra un bosque submareal de Lessonia trabeculata Villouta y Santelices, que se distribuye entre 3 y 12 m de profundidad. El bosque tiene un ancho promedio de 100 m y una extensión aproximada de 300 m. La mayor concentración de L. trabeculata se encuentra entre 6 y 9 m de profundidad (Fig IIb).

El sustrato del fondo está formado por rocas de tamaño variable, rodeadas por arena. El sustrato rocoso en forma discontinua, determina la presencia de pequeñas "islas", las que muestran la mayor representación de algas (Fig. III). La profundidad disminuye gradualmente con una

FIG. III PERFIL BATIMETRICO DE UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA EN PLAYA EL FRANCES



pendiente de 9 m en 100 m (9% de pendiente), alcanzando profundidades de 15 m en la boca de la ensenada. El alga predominante en cobertura y biomasa es Lessonia trabeculata. Parches aislados de Glossophora kunthi (C. Agardh) J. Agardh y Colpomenia sinuosa (Roth) Derbes y Solier ocurren estacionalmente formando generalmente praderas monoespecíficas. El sustrato primario está ampliamente dominado por algas crustosas calcáreas y no calcáreas como Hildenbrandtia sp. y Ralfsia sp. Bajo el dosel de L. trabeculata, la diversidad algal está constituida por un estrato vegetacional formado por Gelidium chilense (Montagne) Santelices y Montalba, Halopteris hordacea (Harvey) Sauvageau, Plocamium sp., Corallina officinalis Linneus y algas crustosas calcáreas. Entre 3 y 9 m de profundidad el sustrato rocoso está ocupado estacionalmente por Phragmatopoma moerchi Kinberg, poliqueto tubícola que forma arrecifes sobre sustrato rocoso estable y en estrecha asociación con L. trabeculata (Fig. III).

Los invertebrados herbívoros más conspicuos en el área de estudio son el equinoideo Tetrapyqus niger Molina y el gastrópodo Tegula tridentata Potiez y Michaud. Entre los invertebrados carnívoros bentónicos, los asteroideos Heliaster helianthus (Lamarck), Stichaster striatus (Müller y Troschel) y Meyenaster gelatinosus (Meyen) son los más frecuentes.

La fauna ictica está representada por los teleosteos carnívoros Graus nigra Philippi, Cheilodactylus variegatus Molina, Mugiloides chilensis (Cuvier y Valenciennes) y Semicossyphus maculatus (Pérez) y por el herbívoro Aplodactylus punctatus (Cuvier y Valenciennes). Entre los peces demersales neríticos, son frecuentes los elasmobranquios Schroederichthys chilensis (Guichenot) y Psammobatis scobina (Phillippi), que a menudo utilizan las plantas de L. trabeculata como área de postura de sus cápsulas ovíferas.

DEFINICION DE HUIRAL

En las páginas precedentes, se ha nominado a una comunidad submareal dominada y espacialmente estructurada por macroalgas (en particular de Laminariales) como "bosque submareal de macroalgas". Esto, obedece a una traducción de "kelp forest", término ampliamente utilizado en la literatura inglesa especializada. Sin embargo, bosque define a una comunidad de plantas terrestres, cuyos componentes difieren morfológica y fisiológicamente de las algas. En consecuencia, no debería ser usado para describir comunidades marinas. La mayoría de los estudios de asociaciones submareales de macroalgas realizados por hispano parlantes, han sido publicados en inglés. Así, en el idioma español, la literatura especializada carece de un término que caracterice e identifique a estas comunidades submareales.

Huiro, es el nombre común de varias especies de macroalgas en Chile (Diccionario de la Lengua Española). Las más conocidas, corresponden a Macrocystis pyrifera y M. integrifolia, en la costa central y sur austral de Chile. De igual forma, pescadores artesanales del norte de Chile, reconocen vernacularmente a Lessonia nigrescens como "huiro

blanco", y a L. trabeculata como "huiró palo". En este contexto, se propone el término "huiral", para identificar una asociación submareal de macroalgas, en particular, a las estructuradas espacialmente por algas Laminariales. Para las comunidades dominadas por algas que crecen hasta la superficie, con parte de sus frondas y estipes flotando sobre esta, se propone el nombre de "huirales submareales superficiales" (e.g. M. pyriferá y M. integrifolia). Al contrario, para las comunidades dominadas por algas que ocupan parte de la columna de agua, sin alcanzar la superficie, se sugiere el nombre de "huirales submareales subsuperficiales" (e.g. Lessonia trabeculata). De igual manera, a las llamadas praderas intermareales, se propone el nombre de "huirales intermareales" (e.g. Lessonia nigrescens).

C A P I T U L O 1

PATRONES DE DISTRIBUCION DE HUIRALES SUBMAREALES
SUBSUPERFICIALES DE LESSONIA TRABECULATA

INTRODUCCION

Los factores físicos y bióticos que influyen sobre la estructura de las comunidades marinas, pueden variar considerablemente en y entre localidades, generando diferencias en la composición de especies, en la estructura y en la productividad de fondos rocosos dominados por macroalgas (Druehl, 1981; Van den Hoek, 1982; Schiel y Foster, 1986). En este contexto, se ha documentado que cambios en la disponibilidad de luz (Lunning, 1980; Choat y Schiel, 1982), en el movimiento de agua (Neushul, 1972; Koehl y Wainwright, 1977; Norton, 1982), en los niveles de nutrientes y en la temperatura (Jackson, 1977; Gagne et al., 1982) y densidad de herbívoros (Lawrence, 1975; Schiel y Foster, 1986) influyen en la estructura y en la organización de huirales submareales de macroalgas, a diferentes niveles de distribución espacial.

Aunque hay una cantidad apreciable de estudios que describen la diversidad y abundancia de macroalgas submareales y de sus organismos asociados, pocos señalan específicamente la escala de variabilidad espacial a la cual ocurren estos cambios. En consecuencia, los esfuerzos de investigación han tendido a concentrarse generalmente en lugares de fácil acceso. Esto, a menudo ha

enmascarado patrones distribucionales más amplios de comunidades submareales de macroalgas. Ejemplos de lo anterior son los estudios del efecto de los erizos en la remoción de macroalgas, realizados en localidades donde estos organismos son muy abundantes (Jones y Kain, 1967; Breen y Mann, 1976 a,b; Pearse y Hines, 1979; Duggins, 1980). Del mismo modo, estudios de crecimiento, reproducción y sobrevivencia de algas se han efectuado generalmente en localidades donde las densidades de herbívoros son significativamente bajas (Chapman y Craigie, 1977; Kain, 1979; Reed y Foster, 1984). Esto ha dificultado establecer la generalidad de las situaciones investigadas. A menudo, es difícil entender si los procesos investigados son importantes sólo para situaciones particulares, o son frecuentes en muchas asociaciones submareales de macroalgas.

A lo anterior, se suma el hecho de que las comunidades submareales de la costa templada del Pacífico de Sudamérica se han estudiado sólo infrecuentemente. Cuando se ha puesto atención a los mecanismos estructuradores de estas comunidades, se han encontrado diferencias respecto a los patrones de organización de comunidades submareales descritas para el hemisferio boreal. Por ejemplo, se han encontrado diferencias en la relación erizo-alga (Castilla y Moreno, 1982; Moreno y Sutherland, 1982), o para el efecto

del dosel de Macrocystis pyrifera sobre estratos vegetacionales secundarios (Santelices y Ojeda, 1984 a,b). En consecuencia, antes de asignar importancia ecológica a cualquiera de los eventos relevantes para otras localidades, principalmente para el hemisferio norte, es fundamental identificar: a) Patrones de distribución espacial, b) Patrones de abundancia y c) Patrones espacio-temporales de diversidad específica. Esto genera un conocimiento inicial necesario para poner a prueba las hipótesis que permitan estudiar experimentalmente los factores que estructuran y organizan la comunidad.

Patrones de distribución de huirales submareales en Chile Austral, donde Macrocystis pyrifera es el alga dominante, han sido descritos por Dayton (1985) y Santelices y Ojeda (1984 a, b). En estas comunidades, Lessonia vadosa y L. flavicans coexisten con M. pyrifera, formando el segundo estrato vegetacional. Para huirales submareales sin dosel superficial, Villouta y Santelices (1984) documentan que Lessonia trabeculata es el alga dominante en biomasa entre 0 y 20 m de profundidad, entre Arica y Chiloé.

Este capítulo describe cuali y cuantitativamente los patrones de distribución de huirales

submareales de Lessonia trabeculata, en Chile Centro Norte. Esta caracterización involucra descripciones de la variabilidad temporal y batimétrica de la abundancia, morfología y estado reproductivo de L. trabeculata en y entre localidades. La abundancia de pastoreadores, la disponibilidad de sustrato apto para el asentamiento de cuerpos reproductivos y la exposición al movimiento de agua, se evaluaron en cada una de las áreas estudiadas.

MATERIALES Y METODOS

1. HUIRALES SUBMAREALES DE LESSONIA TRABECULATA:

VARIABILIDAD TEMPORAL EN UNA LOCALIDAD.

Entre agosto de 1986 y diciembre de 1987 se muestreó una comunidad submareal de Lessonia trabeculata en Playa El Francés. Los muestreos se efectuaron mediante buceo autónomo diurno, contabilizando para esta actividad, un total aproximado de 95 horas de buceo efectivo (2 buzos).

Las unidades básicas de muestreo fueron dos transectos permanentes, de 100 m de longitud y 1 m de ancho, similares a los utilizados por Santelices y Ojeda (1984 b) y Vásquez et al. (1984). Un cabo de nylon demarcó los transectos, el que fué dividido y señalado cada 10 m. Los transectos atravesaron el huiral submareal en todo su ancho, entre 3 y 12 m de profundidad (Fig. IIb). Dos buzos recorrieron los transectos, uno a cada lado de la línea demarcatoria, cuantificando los organismos a 1 m a cada lado de la línea permanente. Esta metodología determinó 10 subunidades contiguas de 10 m² a cada lado de la cuerda demarcatoria. Las subunidades enfrentadas a una misma distancia en cada transecto, fueron utilizadas como réplicas.

Las variables cuantificadas en los transectos permanentes fueron : Número de plantas de L. trabeculata y número de erizos (Tetrapyqus niger). Simultáneamente se registró tanto la composición del sustrato, como la distribución porcentual de roca y arena en cada subunidad de muestreo. Los datos así registrados, permitieron calcular la variación temporal de la densidad y la distribución batimétrica de L. trabeculata y Tetrapyqus niger. Las observaciones de la distribución temporal del sustrato, permitieron evaluar semicuantitativamente la estabilidad temporal del fondo y determinar su incidencia en la variabilidad de la cobertura algal.

Para evaluar la variabilidad morfológica y el estado reproductivo de L. trabeculata, en función de su distribución batimétrica y temporal, se midieron 60 individuos en cada visita al área. Seis individuos de Lessonia trabeculata, elegidos cada 10 m en el límite de cada subunidad de muestreo, fueron usados para las mediciones. A cada planta se le midió el diámetro mayor del disco de adhesión, el número de estipes, la longitud máxima y la presencia de estipes reproductivos. Idealmente para conseguir los objetivos planteados, es necesario el seguimiento de individuos marcados. Sin embargo, las condiciones de gran movimiento de agua (corrientes de fondo)

y baja visibilidad en la zona de estudio, impidieron el reencuentro de ejemplares marcados. Dada la extensión de los transectos de muestreo (200 m^2), este método no se aplicó.

2. HUIRALES SUBMAREALES DE LESSONIA TRABECULATA:

VARIABILIDAD ENTRE LOCALIDADES.

Para caracterizar la morfología y distribución espacial de los huirales submareales de Lessonia trabeculata en un gradiente ambiental, se visitaron siete localidades entre los 28° y 32° S (Tabla 1.1). Observaciones estimativas de movimiento de agua, en función de la exposición, fueron realizadas en cada localidad.

Muestreos cuantitativos, no destructivos se llevaron a cabo mediante buceo autónomo contabilizando para esta actividad un total aproximado de 30 horas de buceo (2 buzos). Las localidades muestreadas abarcaron desde Los Molles ($32^{\circ} 14'S$) hasta Carrizal Bajo ($28^{\circ} 04'S$). Las unidades básicas de muestreo correspondieron a transectos de 100 m de longitud, extendidos perpendicularmente a la línea de costa, según la metodología descrita anteriormente. Con excepción de los muestreos realizados en Caleta Chungungo y Caleta Carrizal Bajo, el transecto de muestreo atravesó el huiral en todo su ancho. En las localidades de excepción, la

TABLA 1.1 AREAS DE ESTUDIO.

LOCALIDAD	UBICACION GEOGRAFICA	FECHA DE MUESTREO
LOS MOLLES	31°14'S - 71°33'O	10 junio 1987
PUERTO OSCURO	31°25'S - 71°37'O	11 junio 1987
PUNTA LAGUNILLAS	30°06'S - 71°76'O	1 marzo 1987
CALETA HORNOS	29°38'S - 71°20'O	15 julio 1987
CALETA CHUNGUNGO	29°06'S - 71°19'O	16 enero 1988
CARRIZAL BAJO	28°04'S - 71°09'O	15 enero 1988

distribución de Lessonia trabeculata en sentido vertical, alcanza aproximadamente los 300 m, y se extiende hasta profundidades de 30 m en Carrizal Bajo. En Caleta Chungungo, la débil pendiente de fondo determina que la extensión de la franja costera de L. trabeculata presente también un ancho aproximado de 300 m. Dadas las restricciones de tiempo y los requerimientos de seguridad (descompresión), los resultados obtenidos en estas dos localidades, representan una visión parcial de la comunidad dominada por L. trabeculata.

En todas las localidades visitadas, se cuantificó la densidad y el estado reproductivo de las plantas. Para determinar la variabilidad morfológica de las plantas se consideró la longitud máxima, el diámetro mayor del disco y el número de estipes por planta. Para determinar diferencias entre localidades y entre profundidades se usó un análisis de varianza de dos vías (Sokal y Rohlf, 1969). Observaciones de composición y distribución porcentual del sustrato y cuantificación de los invertebrados más conspicuos, se efectuaron en cada una de las localidades visitadas.

RESULTADOS

1. VARIACION TEMPORAL DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCION DE LESSONIA TRABECULATA EN PLAYA EL FRANCES.

La distribución del sustrato de fondo en el área de estudio se muestra en la Fig. 1.1. Esta, sugiere una distribución porcentual de arena y roca constante. El patrón de distribución del sustrato, es independiente de la profundidad en las estaciones de muestreo en el transecto permanente.

La densidad de las plantas no sobrepasó los 20 individuos por 10 m^2 (Fig. 1.2). No hay un patrón definido de cambio estacional en la distribución del número de plantas a través del huiral de Lessonia trabeculata. No obstante, la mayor concentración de plantas se observa entre 60 y 90 m a lo largo del transecto, a profundidades entre 6 y 10 m. Menores densidades de plantas, se registraron en los primeros cuadrantes del transecto a profundidades someras (3 a 5 m), entre septiembre y octubre de 1986 y durante marzo, junio, julio y septiembre del año siguiente. En octubre de 1986, enero y mayo de 1987, las menores densidades se hallan en el centro del huiral.

FIG. 1.1 PLAYA EL FRANCÉS: DISTRIBUCION TEMPORAL DEL SUSTRATO Y PERFIL BATIMETRICO DEL TRANSECTO DE MUESTREO.

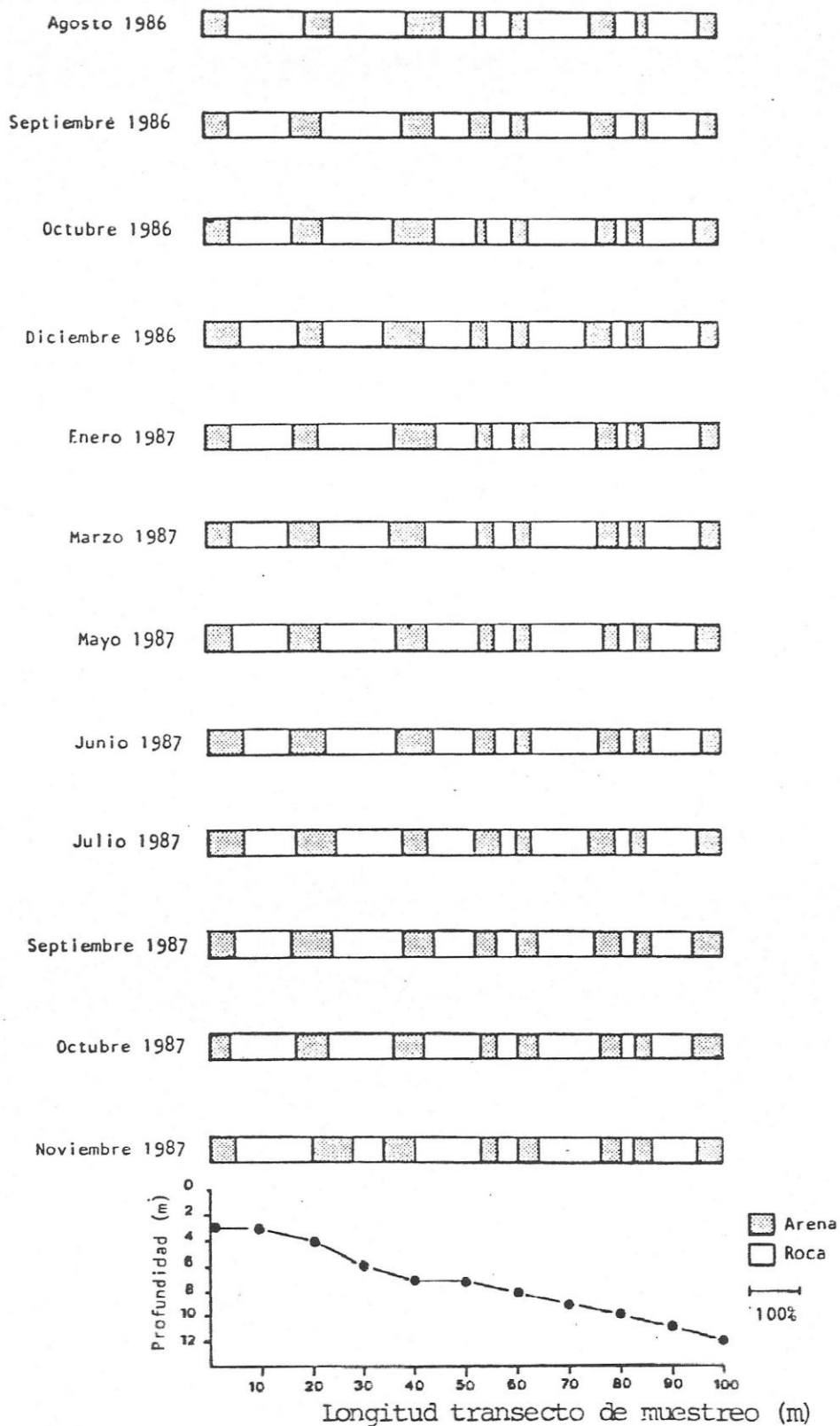
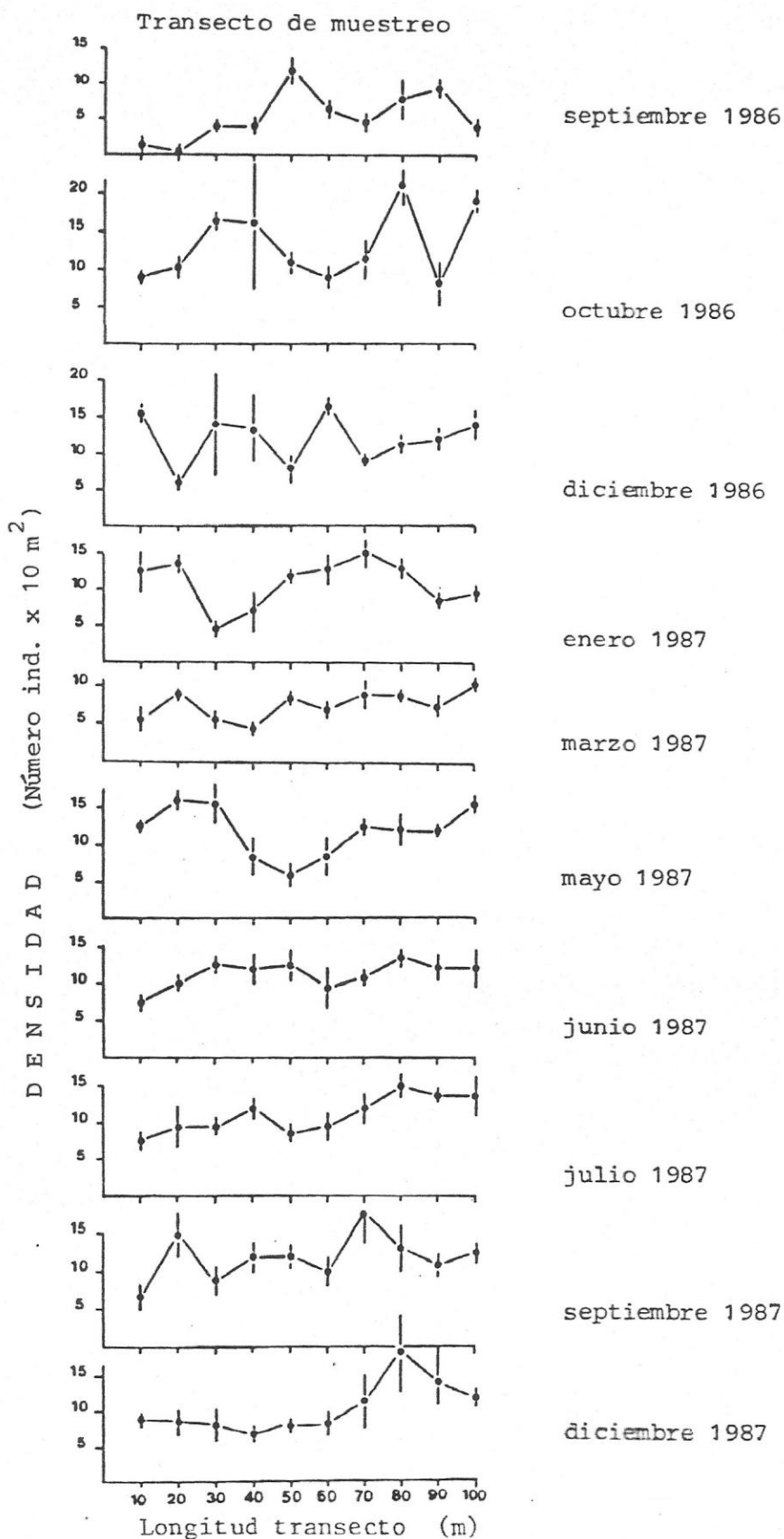


FIG. 1.2 LESSONIA TRABECULATA: DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA DENSIDAD EN PLAYA EL FRANCES (septiembre 1986 - diciembre 1987) 44
 ($\bar{X} \pm 2$ Error estandar)



La distribución de los tamaños promedios de las plantas (longitud máxima), tampoco presenta patrones temporales claros a lo largo del transecto (Fig. 1.3). Sin embargo, la longitud máxima es comparativamente más constante que la densidad. Los valores de longitud máxima de las plantas (en general < de 100 cm), demuestran que la población de Playa El Francés es un huiral subsuperficial de dosel bajo. Los valores promedios de la longitud máxima de las plantas disminuye durante enero, julio y diciembre de 1987, sugiriendo para estos periodos reclutamiento de juveniles, remoción de plantas grandes o ambos. El aumento de la densidad de plantas a profundidades mayores durante estos meses lo corroboran.

La distribución temporal de los diámetros del disco de adhesión de L. trabeculata (Fig 1.4), muestran una tendencia a concentrar, durante algunos meses (marzo, mayo, junio y septiembre), diámetros menores a profundidades someras. En contraste, en enero y diciembre de 1987, los menores tamaños del disco de adhesión, se encuentran en el centro del huiral. Igual que la distribución de la densidad y la longitud máxima de las plantas, diámetro del disco de adhesión no muestra un patrón temporal definido, en relación con su distribución batimétrica.

FIG. 1.3 LESSONIA TRABECULATA; DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA LONGITUD MAXIMA EN PLAYA EL FRANCÉS (octubre 1986 - diciembre 1987) ($\bar{X} \pm 2$ Error estandar)

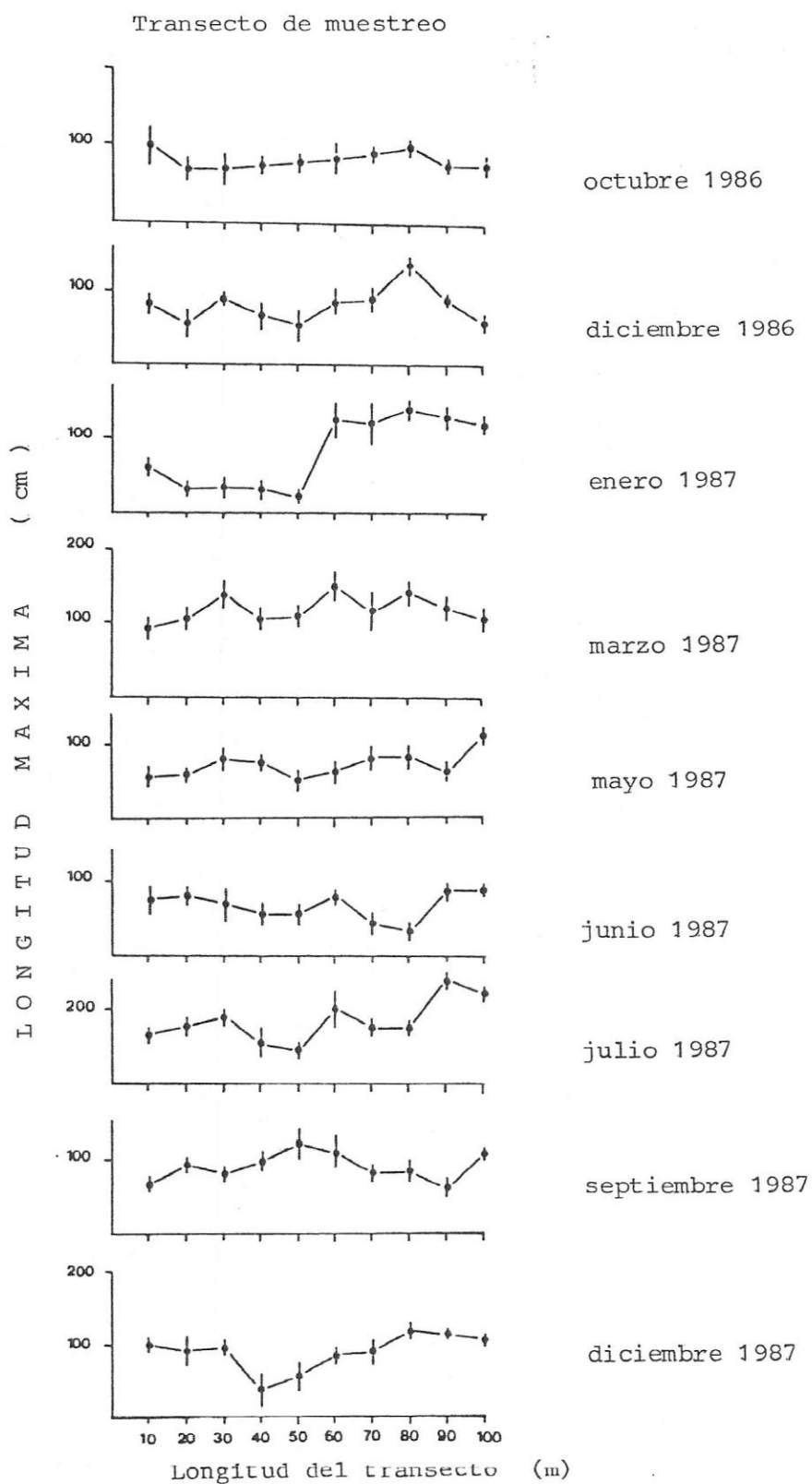
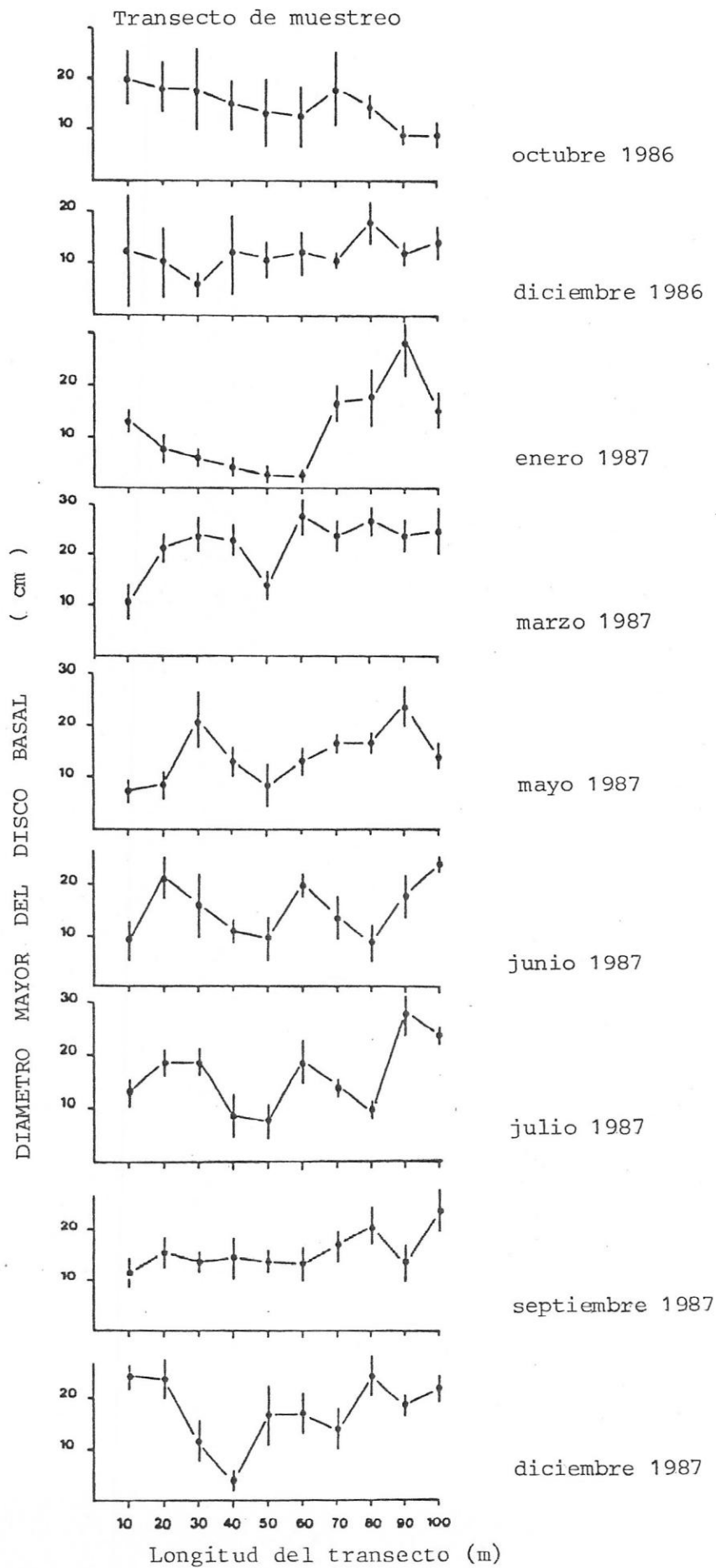


FIG. 1.4 LESSONIA TRABECULATA: DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DEL DIAMETRO MAYOR DEL DISCO BASAL EN PLAYA EL FRANCES.

($\bar{X} \pm 2$ Error estandar)



La variación mensual y temporal del número de estipes por planta (Fig. 1.5), muestra patrones temporales irregulares. En enero y diciembre de 1987, por ejemplo, plantas con un número reducido de estipes se concentran en estaciones intermedias de los transectos. En contraste en otros periodos (diciembre 1986 y mayo 1987) el número de estipes muestra una distribución homogénea, o los máximos valores se concentran en los extremos del transecto (enero, marzo, julio, septiembre y diciembre de 1987).

Algunos patrones temporales de densidad y variables morfológicas de Lessonia trabeculata se hacen evidentes, al analizar la población sin considerar restricciones batimétricas. La Fig. 1.6 muestra que las menores densidades de plantas se observan en marzo de 1987. Simultáneamente, se registraron los mayores diámetros basales promedios de los discos de adhesión y las plantas con mayor número promedio de estipes. La distribución de los tamaños máximos promedios muestra una baja variabilidad en los 16 meses de muestreo. La Fig. 1.6, evidencia además que es posible encontrar plantas fértiles de Lessonia trabeculata durante todo el periodo de estudio. Los menores porcentajes de plantas reproductivas (20 - 40%) se registran en mayo y junio de 1987. Porcentajes entre un 50 y un 80% de plantas reproductivas se registraron entre septiembre de 1986 y marzo de 1987.

FIG. 1.5 LESSONIA TRABECULATA: DISTRIBUCION ESPACIAL Y TEMPORAL DEL NUMERO DE ESTIPES EN PLAYA EL FRANCES (octubre 1986 - diciembre 1987)
 $(\bar{X} \pm 2 \text{ Error estandar})$

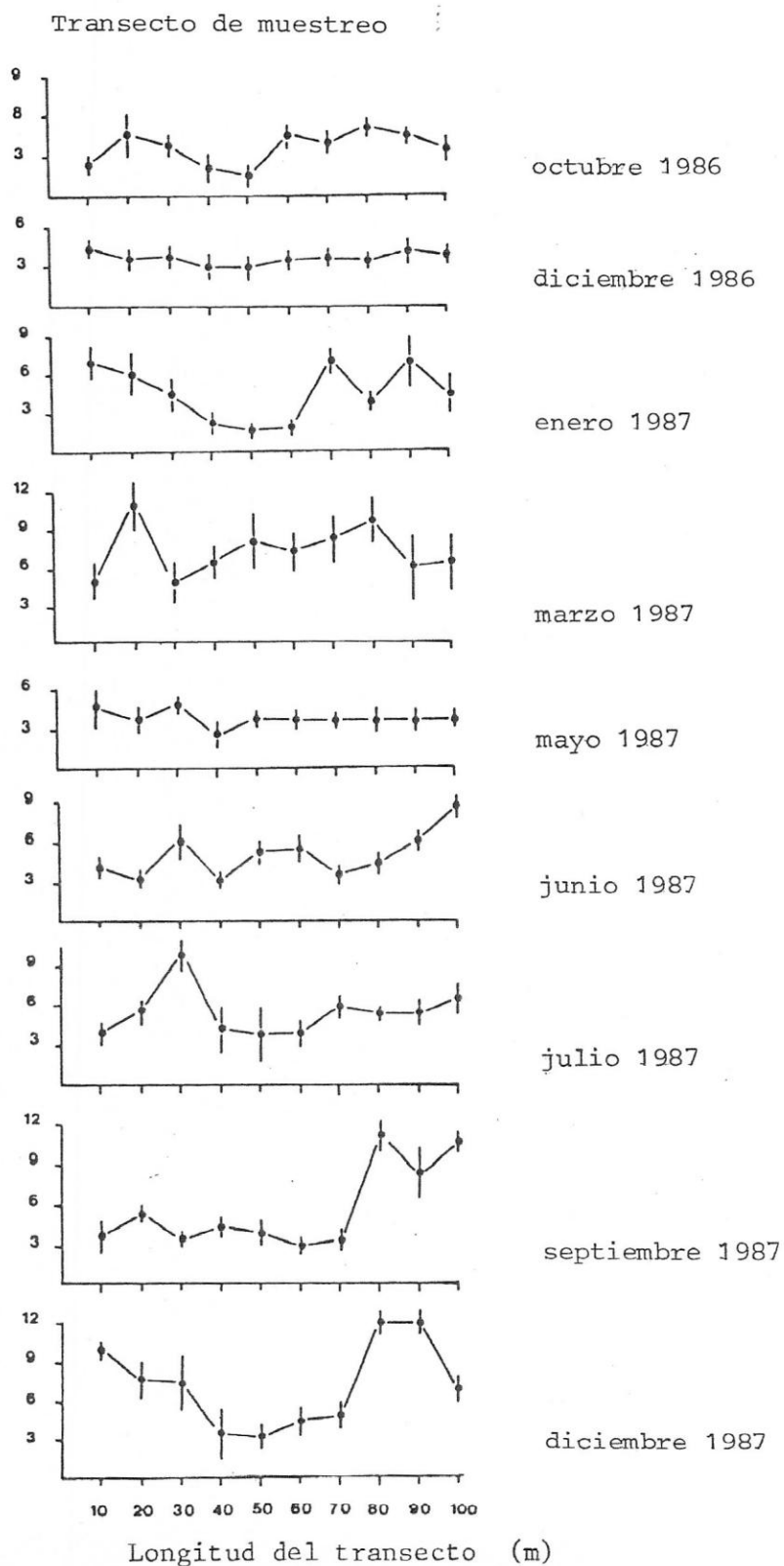
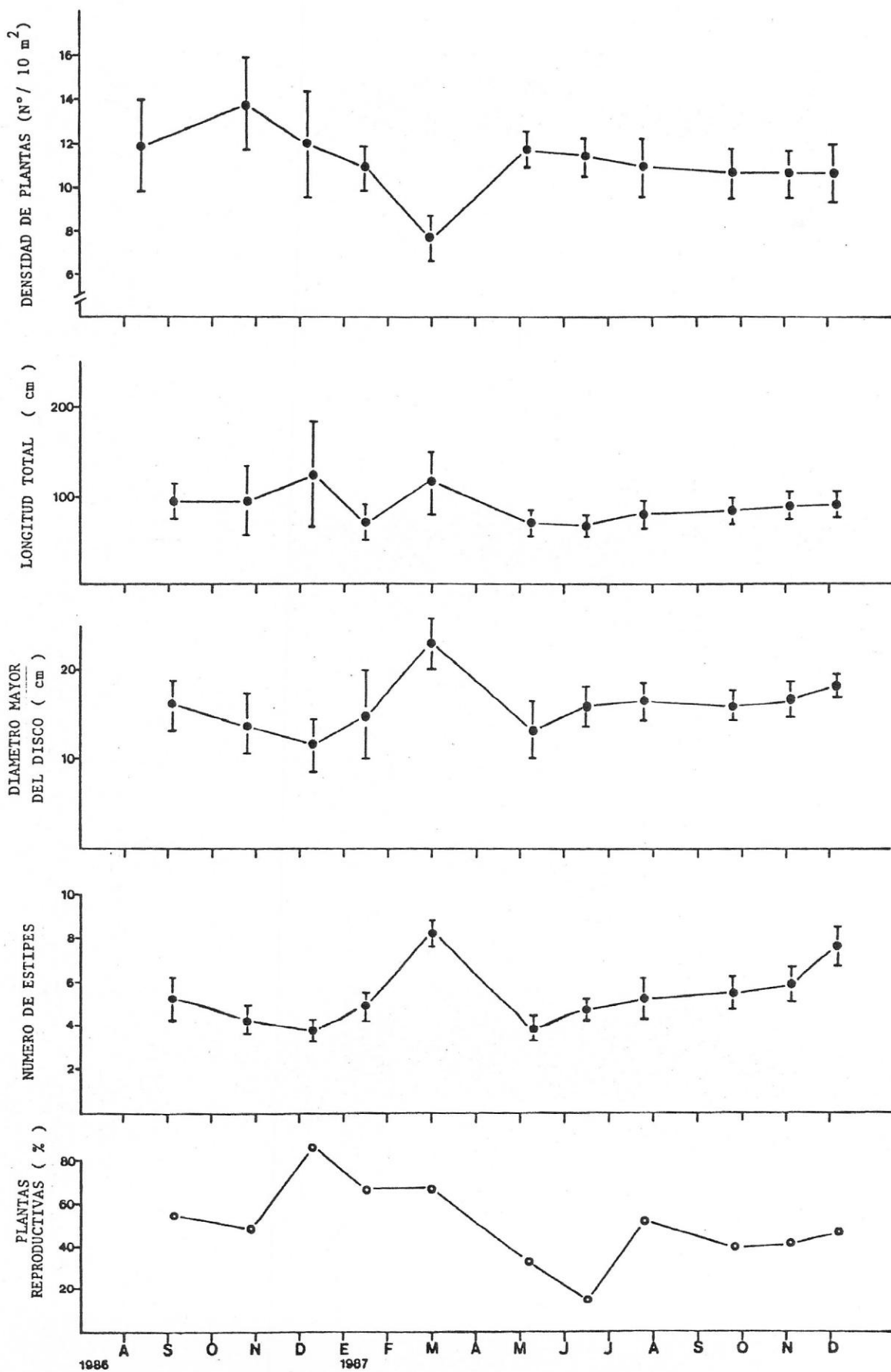


FIG. 1,6 LESSONIA TRABECULATA: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA DENSIDAD DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS (PLAYA EL FRANCES) ($\bar{X} \pm 2$ Error estandar)



Las observaciones de plantas reproductivas registradas durante todo el período de muestreo, se agruparon en función de su distribución a lo largo del transecto permanente (Fig. 1.7). La abundancia relativa de plantas reproductivas en el transecto muestra una distribución batimétrica uniforme, con excepción de las plantas de profundidades someras.

Puesto que el transecto de muestreo presenta una pendiente de un 9% (9 m de profundidad de diferencia en 100 m lineales), la información se analizó parceladamente en tres rangos de profundidad, con el objeto de evidenciar algunos patrones batimétricos de las variables cuantificadas. La Fig. 1.8 muestra algunos patrones temporales de la densidad y de variables morfológicas de L. trabeculata durante el año, en los rangos batimétricos establecidos. A pesar del agrupamiento de los datos, la variabilidad se mantiene, sin embargo se aprecia un aumento de la longitud máxima, del diámetro basal del disco y del número de estipes durante los meses de verano, en los tres rangos batimétricos. Esto sugiere los máximos de crecimiento para este período, o la remoción diferencial de plantas pequeñas.

FIG. 1.7 LESSONIA TRABECULATA; DISTRIBUCION PORCENTUAL DE PLANTAS REPRODUCTIVAS EN EL TRANSECTO DE MUESTREO EN PLAYA EL FRANCÉS.

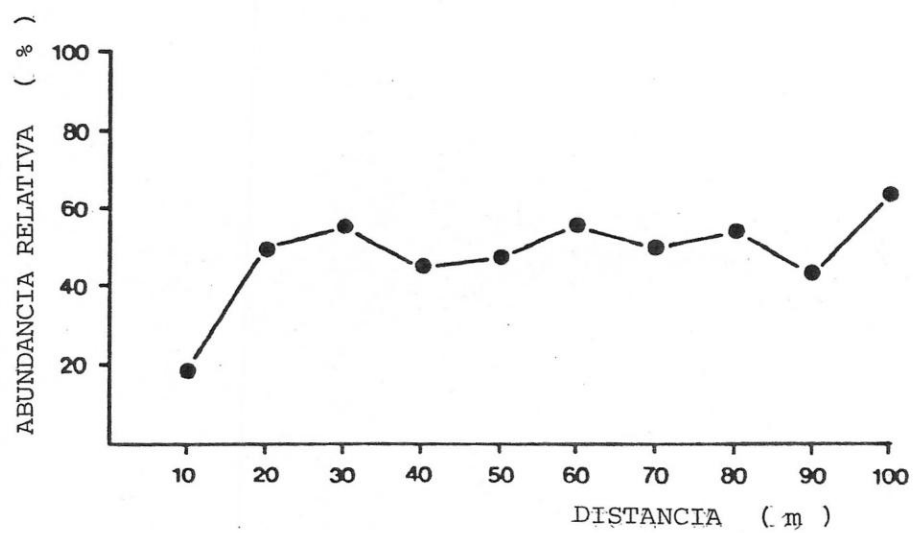
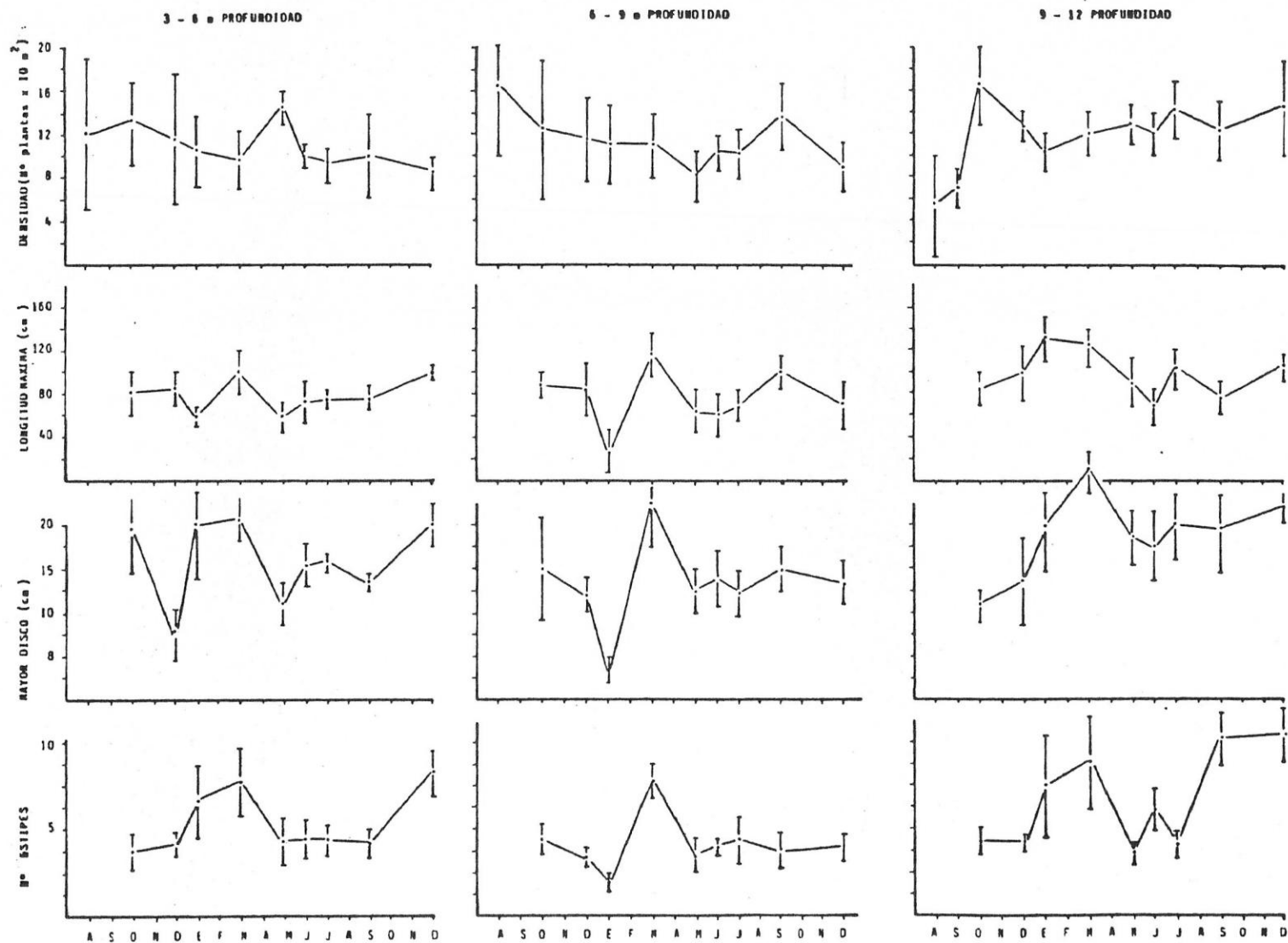


FIG. 1.8 *LESSONIA TRABECULATA*: PATRONES DE DISTRIBUCION DE LA DENSIDAD Y DE TRES VARIABLES MORFOLOGICAS EN TRES RANGOS DE PROFUNDIDAD EN PLAYA EL FRANCÉS.
 $(\bar{X} \pm 2 \text{ Error estandar})$



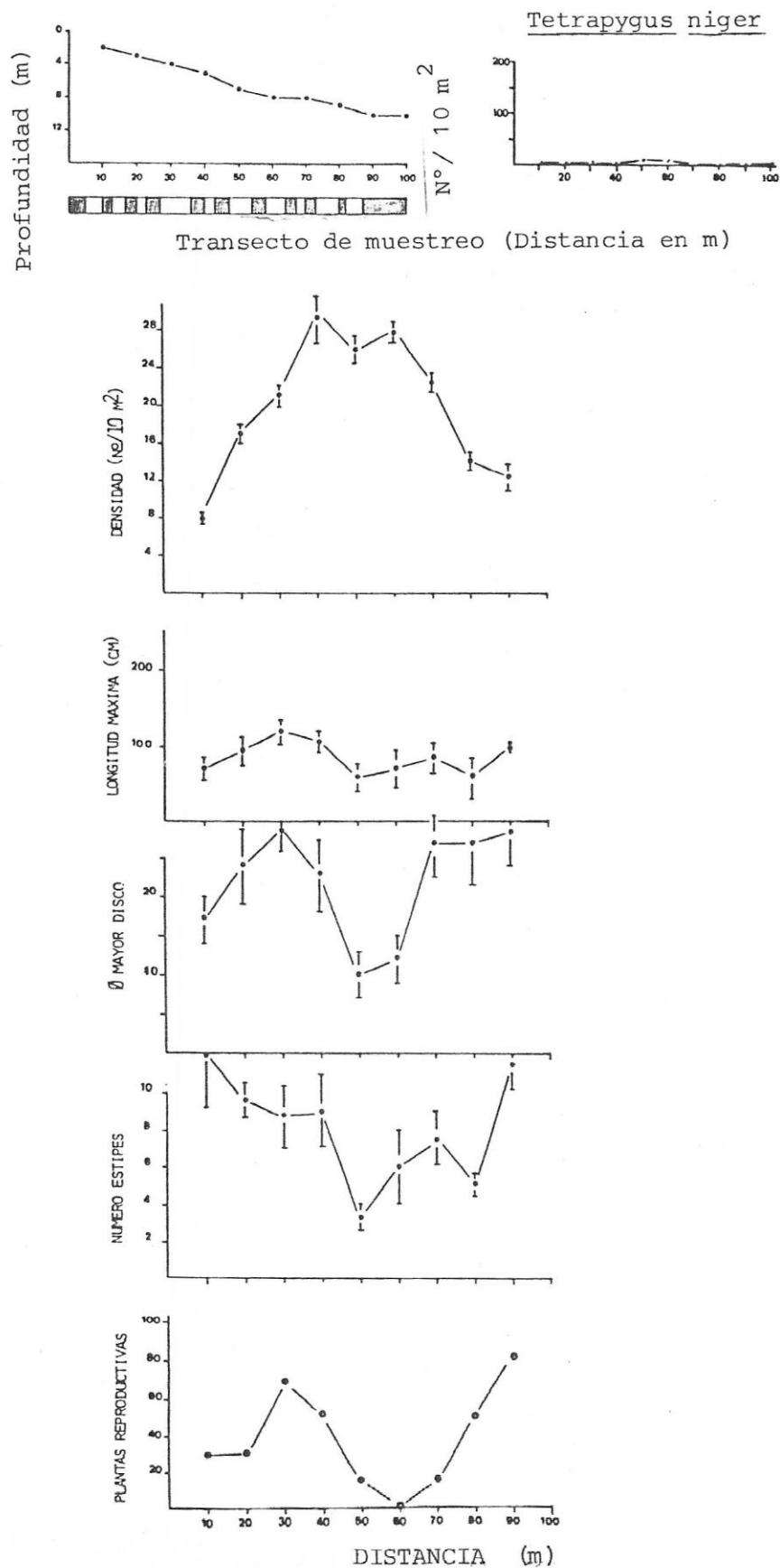
2. PATRONES DE DISTRIBUCION DE LESSONIA TRABECULATA:
 VARIABILIDAD ENTRE LOCALIDADES.

Huirales submareales de Lessonia trabeculata, fueron estudiados cualitativa y cuantitativamente en 5 localidades, comprendidas entre los 28° y 32° S. Para su descripción, las localidades se han ordenado de sur a norte.

2.1 LOS MOLLES (32° 14'S - 71° 33'O)

Esta es una localidad semiexpuesta al movimiento de agua, donde la distribución irregular del sustrato rocoso estable, determina una distribución irregular de L. trabeculata (Fig. 1.9). En el área muestreada, existe una muy baja densidad (<0.3 ind./ 10 m^2) de erizos negros (T. niger), los que se distribuyen entre los 7 y 8 m de profundidad. La mayor abundancia de L. trabeculata, se observa en el centro del huiral a 8 m de profundidad, alcanzando densidades promedios de 28 plantas x 10 m^2 . La densidad de L. trabeculata decrece hacia ambos extremos de su distribución vertical. La longitud máxima promedio de las plantas se distribuye homogéneamente en Los Molles, con un leve descenso a profundidades entre 7 y 8 m. En cambio, el diámetro mayor del disco, número de estipes y porcentaje de plantas reproductivas, muestran sus mínimos en las mismas profundidades. Estos patrones de distribución,

FIG. 1.9 LESSONIA TRABECULATA - LOS MOLLES: PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE LA DENSIDAD, DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS. PERFIL BATIMETRICO, DISTRIBUCION DEL SUSTRATO Y DENSIDAD DE TERTAPYGUS NIGER. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



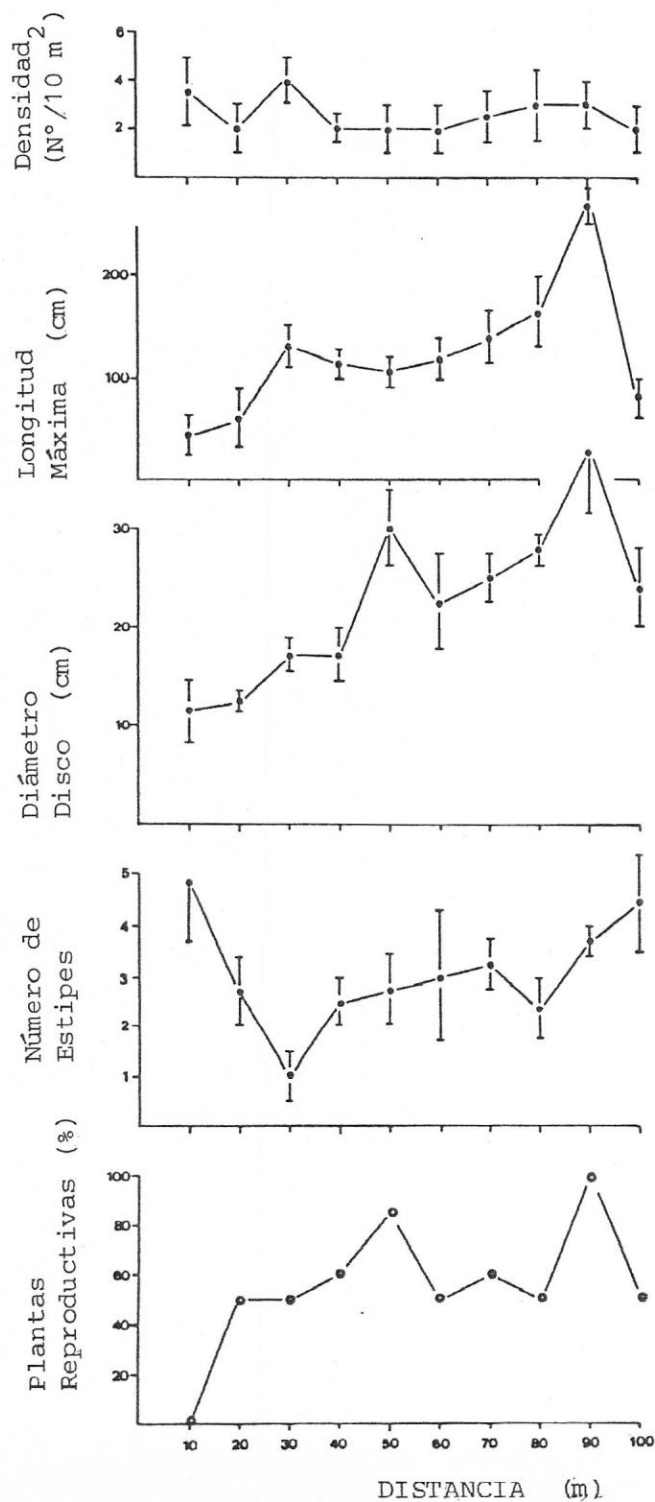
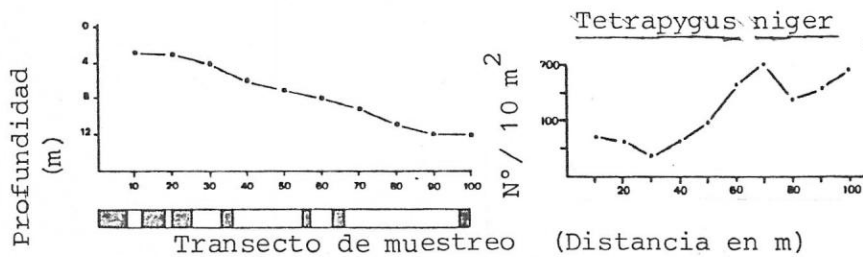
sugieren que la zona central del huiral de L. trabeculata (7-8 m de profundidad) en Los Molles, está constituido principalmente por plantas juveniles (pequeñas, infértiles). En consecuencia, los resultados sugieren que esta zona de la comunidad puede ser considerada como área de reclutamiento y de renovación del huiral de L. trabeculata.

2.2 PUERTO OSCURO (31° 25'S - 71° 37'O)

En esta localidad semiexpuesta, el huiral de Lessonia trabeculata se distribuye entre 3 y 12 m de profundidad (Fig. 1.10). El sustrato del fondo incluye extensiones considerables de sustrato rocoso estable, principalmente hacia profundidades mayores. Las extensiones arenosas son características de fondos someros. Las mayores densidades de erizos negros fueron registradas en esta localidad, alcanzando densidades de hasta 200 erizos x 10 m² (Fig. 1.10). Estos equinodermos se distribuyen en todo en toda la extensión del huiral, sin embargo las mayores concentraciones ocurren a profundidades mayores de 8 m.

La densidad de L. trabeculata, es de 4 a 7 plantas por 10 m², y se distribuyen homogéneamente a lo largo del transecto de muestreo. La longitud máxima promedio y el diámetro del disco de adhesión aumenta con la

FIG. 1.10 LESSONIA TRABECULATA:- PUERTO OSCURO: PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE LA DENSIDAD, DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS, PERFIL BATIMETRICO, DISTRIBUCION DE SUSTRATO Y DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



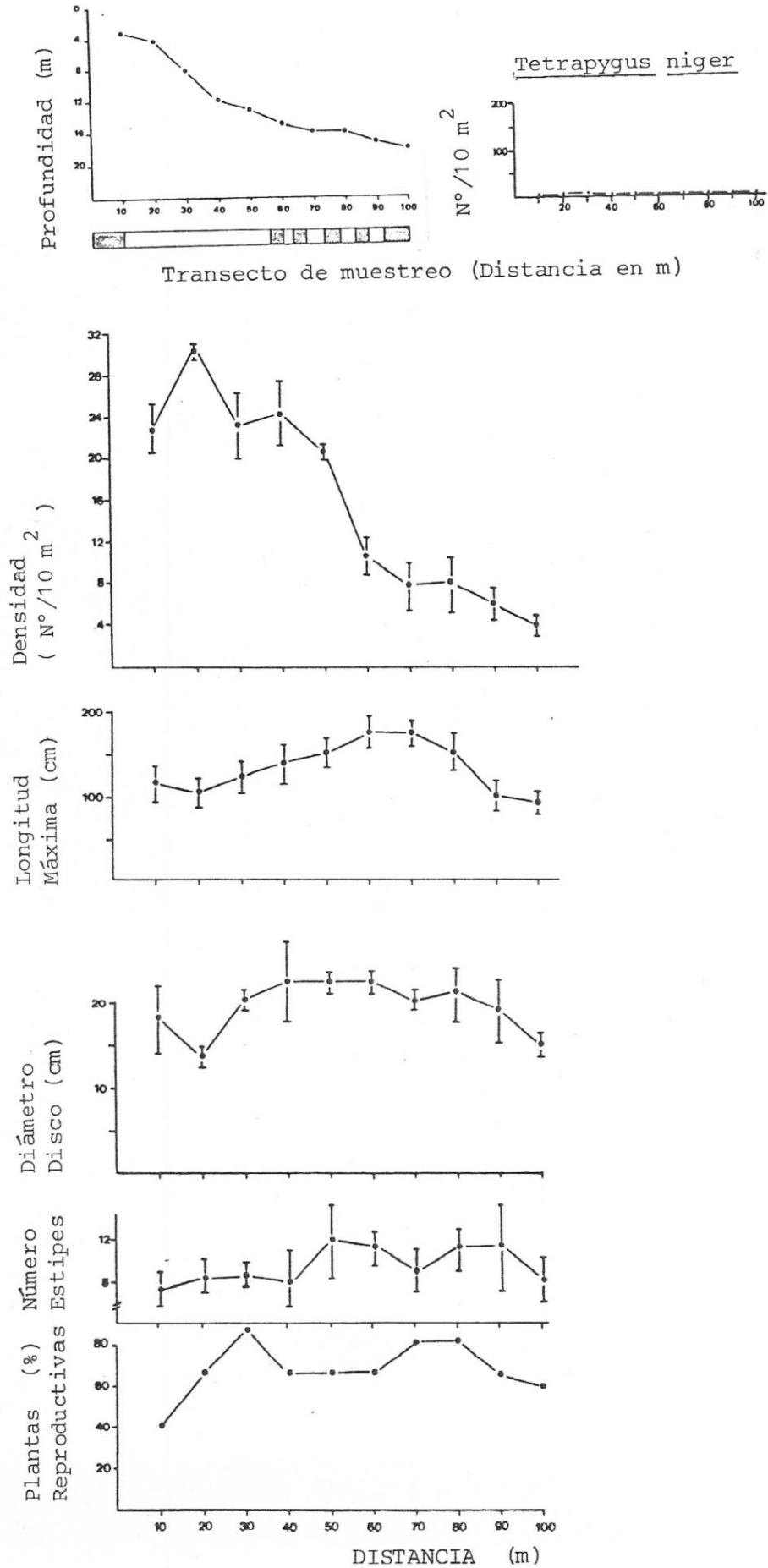
profundidad, encontrándose individuos de más de 200 cm de altura y de 40 cm de diámetro de disco. Una característica resaltante de las plantas de esta población, es el reducido número de estipes, que no sobrepasan los 5 por planta. Con excepción de las plantas de distribución más somera, más del 50% de los individuos de L. trabeculata en las restantes estaciones de muestreo, se encuentran fértiles (Fig. 1.10).

2.3 PUNTA LAGUNILLAS (30° 06'S - 71° 26'O)

En la localidad expuesta de Punta Lagunillas, el huiral de Lessonia trabeculata se halla entre 4 y 18 m de profundidad. El sustrato, hasta 14 m de profundidad (55 m del transecto), es sustrato rocoso estable, y se interrumpe por arena entre 14 y 18 m de profundidad. En el área no se registró la presencia de erizos negros (Fig. 1.11).

La densidad de plantas decrece con la profundidad, desde 24 a 29 ind./10 m² (4 m) hasta 4 plantas en 10 m² (18 m). Las mayores densidades de plantas de L. trabeculata en profundidades más someras, coincide con la presencia de sustrato rocoso estable (Fig. 1.11). La longitud máxima promedio de las plantas aumenta desde profundidades someras, hasta alcanzar su máximo entre los 14 y 16 m de profundidad. Todas las plantas de esta localidad sobrepasan los 100 cm de

FIG. 1.11 LESSONIA TRABECULATA - PUNTA LAGUNILLAS: PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE LA DENSIDAD, DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS. PERFIL BATIMETRICO, DISTRIBUCION DE SUSTRATO Y DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



longitud. La escasa variabilidad en el tamaño se refleja también en la distribución batimétrica de los valores promedios del diámetro del disco y en el número de estipes por planta (Fig. 1.11). El porcentaje de plantas reproductivas, fluctúa entre un 40 y un 80% (Fig. 1.11).

2.4 CALETA CHUNGUNGO (29° 26'S - 71° 19'O)

El huiral de L. trabeculata en Caleta Chungungo sobrepasa ampliamente los 100 m de extensión. En consecuencia, los patrones de distribución de la densidad, de plantas reproductivas y de variables morfológicas de L. trabeculata, en esta localidad, se refieren sólo a los primeros 100 m. El huiral submareal de L. trabeculata en Caleta Chungungo tiene un ancho aproximado de 300 m y se extiende hasta una profundidad de 18 m. En el segmento poblacional muestreado, las plantas se distribuyen entre los 4 y 9 m de profundidad. L. trabeculata está restringida hacia profundidades someras por la presencia de arena. Este tipo de sustrato se continúa formando pequeños parches entre sustrato rocoso estable, en el interior del huiral. Al igual

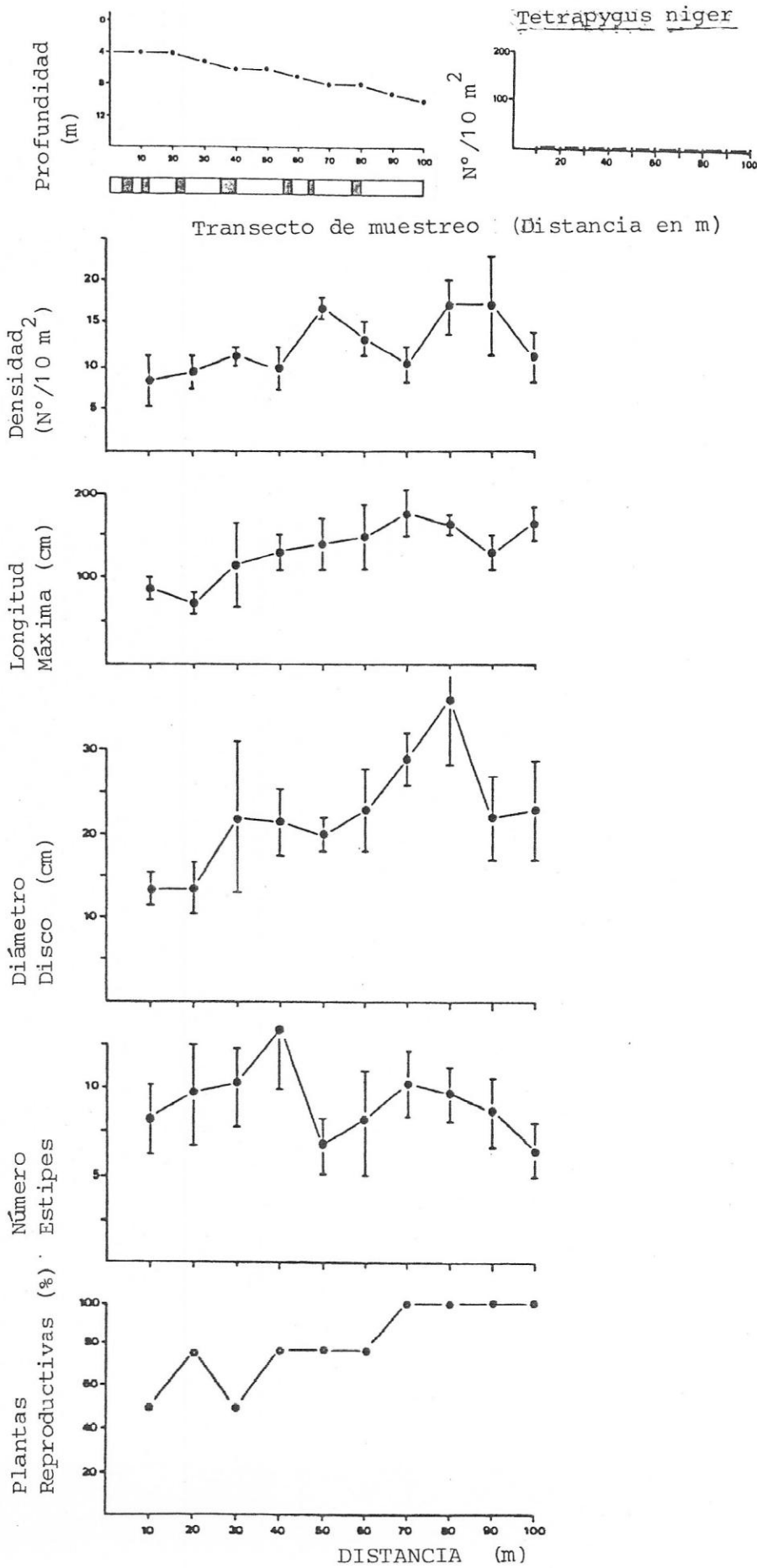
que en Punta Lagunillas, no hay erizos negros en esta localidad (Fig. 1.12).

La densidad de plantas a lo largo del transecto, aumenta con la profundidad (Fig. 1.12). Del mismo modo, longitud máxima y diámetro del disco de adhesión de las plantas aumentan hacia las profundidades mayores. El número promedio de estipes por planta no muestra el mismo patrón de variación de las otras variables morfológicas, manteniéndose relativamente constante entre 7 y 13 estipes por planta (Fig. 1.12). Los mayores porcentajes de plantas reproductivas se concentran en profundidades entre los 8 y 9 m. Dado el ancho del huiral en esta localidad, este patrón de distribución coincide probablemente con el centro de distribución batimétrico de la población .

2.5 CARRIZAL BAJO (28° 04'S - 71° 09'O)

Esta localidad se caracteriza por ser un ambiente extremadamente expuesto al oleaje. El huiral de Lessonia trabeculata se inicia a los 8 m de profundidad y se extiende aproximadamente hasta los 30 m, alcanzando una extensión cercana a 300 m de ancho. Entre la línea de costa y los 8 m de profundidad (aproximadamente 200 m lineales) el sustrato está formado por grandes rocas, y se encuentra dominado por

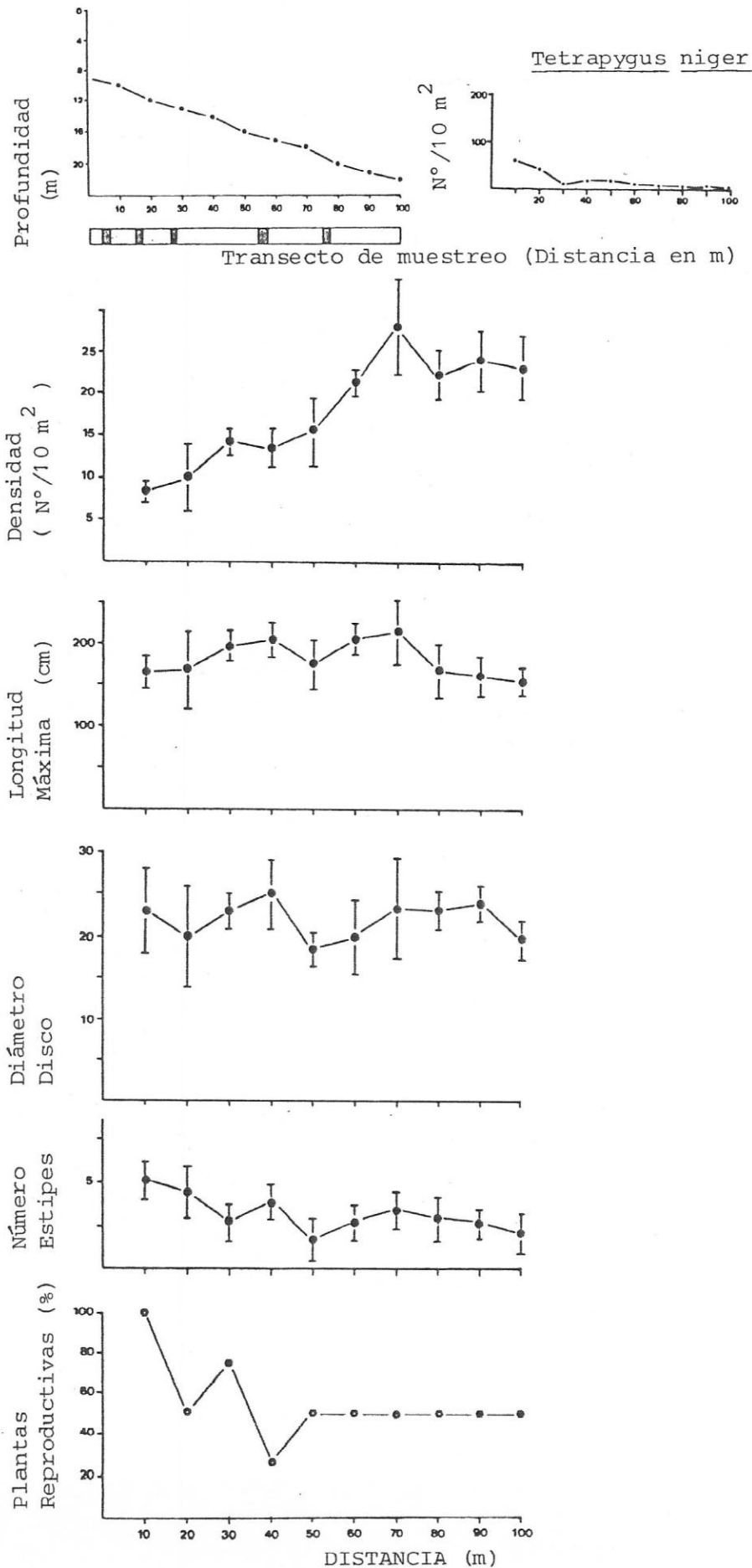
FIG. 1.12 LESSONIA TRABECULATA - CALETA CHUNGUNGO: PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE LA DENSIDAD, DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS. PERFIL BATIMETRICO, DISTRIBUCION DE SUSTRATO Y DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



algas crustosas calcáreas y densas poblaciones de erizos negros. Los espacios de arena son pequeños e infrecuentes en el área de estudio (Fig. 1.13).

La densidad de plantas aumenta con la profundidad, hasta alcanzar valores promedios mayores a 20 ind/10 m² (Fig. 1.13). La longitud máxima, diámetro mayor del disco y número de estipes presentan poca variabilidad, manteniéndose relativamente constantes a lo largo del transecto. La distribución de los valores porcentuales de plantas reproductivas fluctúa entre un 30 y un 100% en el sector estudiado. Llama la atención el alto porcentaje de plantas reproductivas a profundidades más someras, patrón que se invierte en todas las demás localidades. Característica importante de este huiral, es la abundancia de erizos negros (10 - 50 ind/10 m²), los que se distribuyen a lo largo de todo el transecto y principalmente en bajas profundidades (Fig. 1.13).

FIG. 1.13 LESSONIA TRABECULATA - CARRIZAL BAJO: PATRONES DE DISTRIBUCION DE LA DENSIDAD, DE VARIABLES MORFOLOGICAS Y DE PLANTAS REPRODUCTIVAS. PERFIL BATIMETRICO, DISTRIBUCION DE SUSTRATO Y DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



3. ANALISIS DE LA VARIABILIDAD MORFOLOGICA Y DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCION BATIMETRICA DE LESSONIA TRABECULATA.

Para evaluar la variabilidad estructural y morfológica de las poblaciones estudiadas, se hizo un análisis de varianza de dos vías. Se consideró, tres rangos de profundidad (3 - 5, 6 - 8 y 9 y más m de profundidad) y seis localidades (Los Molles, Puerto Oscuro, Lagunillas, El Francés, Chungungo y Carrizal Bajo). La Tabla 1.2 muestra los análisis de varianza para las localidades y las profundidades, en función de la densidad de plantas y de tres variables morfológicas de Lessonia trabeculata. Este análisis indica que:

1. El diámetro mayor del disco de adhesión varía significativamente entre las localidades, entre las profundidades de una misma localidad y entre localidades a un mismo nivel de profundidad (Tabla 1.2). En todas las localidades muestreadas, los tamaños promedios del disco de adhesión aumentan con la profundidad. Los menores valores del tamaño del disco, generalmente coinciden con plantas infértiles juveniles de distribución más somera.

TABLA 1.2 LESSONIA TRABECULATA: ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA DENSIDAD Y DE DESCRIPTORES MORFOLOGICOS ENTRE LOCALIDADES Y ENTRE PROFUNDIDADES.

DIAMETRO BASAL DEL DISCO.

FUENTE DE VARIACION	S. C.	G. L	C. M	F	P
LOCALIDADES	381	5	76,2	2,9	0,02
PROFUNDIDADES	348	2	174,1	6,8	0,003
INTERACCION	559	10	55,9	2,2	0,04

LONGITUD MAXIMA DE LA PLANTA.

LOCALIDADES	73.266	5	14.653	14,3	$9,8 \times 10^{-8}$
PROFUNDIDADES	8.577	2	4.288	4,1	0,02
INTERACCION	16.602	10	1.660	1,6	0,14

NUMERO DE ESTIPES

LOCALIDADES	267	5	53,4	11,1	$1,7 \times 10^{-6}$
PROFUNDIDADES	16	2	8,0	1,7	0,20
INTERACCION	31	10	3,1	0,7	0,76

DENSIDAD DE PLANTAS

LOCALIDADES	2.126	5	425,3	32,9	$1,6 \times 10^{-12}$
PROFUNDIDADES	75	2	37,8	2,9	0,06
INTERACCION	1.482	10	148,8	11,5	$1,6 \times 10^{-8}$

2. Existen diferencias significativas en la longitud máxima de las plantas entre las localidades y entre las profundidades de una localidad. Sin embargo, la longitud máxima no cambia significativamente en profundidades equivalentes en distintas localidades (Tabla 1.2). Esto sugiere que la longitud máxima de las plantas de L. trabeculata puede ser afectada por condiciones oceanográficas locales, independiente de su distribución batimétrica.

3. Existen diferencias significativas en el número de estipes por planta entre las diferentes áreas estudiadas. La profundidad, no produce variaciones significativas en el número de estipes en ni entre localidades (Tabla 1.2).

4. Existen diferencias significativas en las densidades de plantas dentro de una misma localidad y entre profundidades similares en distintas localidades. Al contrario, no existen diferencias significativas entre profundidades una misma localidad (Tabla 1.2).

DISCUSION

Evaluaciones de la densidad, estado reproductivo y de variables morfológicas (número de estipes, diámetro mayor del disco y longitud máxima), muestran que las poblaciones de Lessonia trabeculata presentan patrones irregulares de distribución, tanto temporal como espacialmente.

Si se examina la población de L. trabeculata, obviando la temporalidad y las diferencias estructurales determinadas por la distribución batimétrica, surgen algunos patrones temporales. Se aprecia que las menores densidades de plantas se observan a fines de verano, coincidiendo con los mayores diámetros promedios de discos de adhesión y con los mayores números promedios de estipes por planta. Esto sugiere una remoción selectiva de individuos, que afecta principalmente a plantas pequeñas de L. trabeculata o a plantas de dosel bajo y con pocos estipes. Estas últimas son removidas diferencialmente por corrientes de fondo (Capítulo 2). La distribución de plantas reproductivas es homogénea a lo ancho del huiral subsuperficial, con excepción de las plantas de distribución más somera. L. trabeculata se encuentra reproductiva durante todo el año y los porcentajes

máximos de plantas fértiles se observaron durante primavera y verano.

La mayoría de los trabajos que informan sobre patrones de variaciones temporales en poblaciones de macroalgas submareales, lo han hecho en términos de productividad y biomasa cosechable ("standing crop") (Mann, 1972; Jupp y Drew, 1974; Kain, 1979; Gerard y Mann, 1979). Esto ha permitido evaluar al alga dominante como un recurso potencial. Sólo algunos trabajos han cuantificado la variabilidad temporal de estructuras morfológicas, y con el fin de estimar el crecimiento de determinadas estructuras (e.g. Kain, 1979; Chapman, 1981). En este contexto, Choat y Schiel (1982) midieron variabilidad morfológica de 7 especies de laminariales y 8 especies de fucales, sin considerar, sin embargo, su variabilidad temporal. Ellos puntualizan que biomasa y productividad son variables incapaces de definir la dinámica de poblaciones de macroalgas submareales. A pesar de la limitación temporal, estos autores correlacionan los patrones de distribución y abundancia de las macroalgas con abundancia y distribución de pastoreadores bentónicos. De esta forma, dada la falta de evaluaciones en el tiempo de descriptores morfológicos (características que determinan directamente los patrones de variabilidad), no se dispone de patrones reales de

variabilidad temporal en asociaciones submareales de macroalgas. Gaines y Lubchenco (1982) y Schiel y Foster (1986) destacan que la complejidad de las comunidades submareales y las restricciones logísticas que impone el hábitat, explican la ignorancia sobre patrones de variabilidad temporal en asociaciones submareales de macroalgas. Este estudio, mediante la estimación de la densidad y de variables morfológicas de las plantas, constituye la primera evidencia de patrones de distribución (temporal y espacial) de huirales submareales subsuperficiales en el Pacífico Sur Oriental.

Los patrones temporales globales encontrados en este estudio, son semejantes a los descritos para otras laminariales de mares templados. Tanto la densidad de las plantas (Kain, 1979; Choat y Schiel, 1982; Chapman, 1984) como las épocas de reproducción (Jupp y Drew, 1974; Kain, 1979;) coinciden con las de este estudio con máximos en primavera-verano.

Los resultados de los análisis de varianza en y entre localidades, sugieren que hay una variación significativa en la morfología y abundancia de las plantas de L. trabeculata. A pesar de esta variabilidad, algunos descriptores morfológicos no cambian significativamente

dentro de un huiral (e.g. número de estipes y longitud máxima). Dada una cierta constancia en ciertas características de las plantas que componen un huiral subsuperficial, debería ser posible identificar algunos patrones predictivos de las asociaciones de Lessonia trabeculata en un gradiente ambiental. En este contexto, la Tabla 1.3 resume comparativamente los valores promedios absolutos de las densidades de erizos, la longitud máxima, el número de estipes y la densidad de L. trabeculata en 7 localidades. Este análisis incluye además un ambiente dominado por Tetrapyqus niger y algas crustosas calcáreas (El Francés experimental) en el interior de un huiral de Playa El Francés. Además de un muestreo en un área intervenida por cosechas comerciales, sin una recuperación luego de dos años post perturbación antrópica (Caleta Hornos).

Si se relacionan las variables consideradas y se comparan entre las localidades estudiadas, el análisis de la Tabla 1.3 indica:

1. Cuando se comparan comunidades submareales de fondos duros, aparece una relación inversa entre densidad de plantas y densidad de erizos negros. Así, las mayores densidades de L. trabeculata se observan en áreas

TABLA 1.3 VALORES PROMEDIOS (X + DS) DE LA DENSIDAD, LONGITUD MAXIMA Y EL NUMERO DE ESTIPES DE L. TRABECULATA Y DE LA DENSIDAD DE T. NIGER EN RELACION A LA EXPOSICION EN SIETE LOCALIDADES DE CHILE CENTRO-NORTE.

LOCALIDAD	MOV. DE AGUA	DENSIDAD <u>T. NIGER</u> (N ^o /m ²)	DENSIDAD <u>LESSONIA</u> (N ^o /m ²)	LONGITUD MAXIMA (cm)	N ^o ESTIPES	n (1)	n (2)
LAGUNILLAS	E	0	2,0±0,9	136±27	9,0±0,5	48	-
CHUNGUNGO	E	0	1,3±0,4	131±35	9,0±0,5	57	-
LOS MOLLES	S - P	0	2,0±0,7	90±23	8,0±3,7	52	-
EL FRANCES	S - P	1,3±0,4	1,1±0,2	98±32	5,0±1,9	76	18
CARRIZAL	E	3,0±1,5	1,8±0,7	180±22	3,0±0,9	82	9
P. OSCURO	S - P	10,0±3,2	0,3±0,1	150±56	3,0±1,3	21	9
LOS HORNOS	E	40,0±8,4	0,0	-	-	-	18
EL FRANCES EXPERIMENTAL	S - P	45,0±5,3	0,0	-	-	-	9

E = EXPUESTO

S - P = SEMIPROTEGIDO

n (1) = NUMERO DE PLANTAS MEDIDAS

n (2) = NUMERO DE OBSERVACIONES PARA
ESTIMAR DENSIDAD DE ERIZOS

submareales sin o con bajas densidades de Tetrapyqus niger (e.g. Punta Lagunillas, Los Molles y Caleta Chungungo).

2. El movimiento de agua parece interferir en la relación de densidad de erizo - Lessonia. Así, la relación inversa entre erizos negros y plantas de Lessonia trabeculata, se interrumpe en ambientes expuestos al movimiento de agua (cualitativamente evaluados). De esta manera en localidades expuestas y con altas densidades de erizos negros, es posible encontrar densidades de plantas comparables a las de localidades sin erizos (e.g. Carrizal Bajo).

3. Parece existir un límite en la densidad de erizos ($> 10 \text{ ind/m}^2$), sobre el cual no es posible la presencia ni la persistencia de huirales de Lessonia trabeculata. Tales densidades mantienen los fondos dominados por algas crustosas calcáreas (e.g. Caleta Hornos y El Francés experimental).

4. Densidades de Tetrapyqus niger entre 3 y 10 ind/m^2 , parecen condicionar la morfología de las plantas de L. trabeculata. Cuando los erizos son abundantes, las plantas son altas y con un número reducido de estipes (e.g. Puerto Oscuro y Carrizal Bajo). Al contrario, en ausencia de erizos, las plantas son de una longitud menor y con un mayor

número de estipes (e.g. Punta Lagunillas, Los Molles y Caleta Chungungo).

La variabilidad en la abundancia y la morfología de Lessonia trabeculata en las áreas analizadas, parecen depender de múltiples factores. Factores biológicos intrínsecos a Lessonia, como eventos reproductivos que producen pérdida de frondas e influyen directamente en la longitud máxima de la planta. Factores ecológicos extrínsecos, como presión de herbivoría y conducta reproductiva de peces (Capítulo 2), disminuyen la densidad poblacional y el número de estipes por planta. Factores físicos como movimiento de agua (corrientes costeras de fondo), afectan drásticamente la densidad del bosque submareal, en función de la morfología de L. trabeculata dominante (Capítulo 2).

Diferencias en los patrones de distribución, morfología y abundancia de plantas de L. trabeculata, entre localidades y entre profundidades de una misma área, parecen responder a condiciones oceanográficas locales, distribución y disponibilidad de sustrato y abundancia y distribución de herbívoros pastoreadores. Esto sugiere que tanto factores físicos como biológicos determinan la variabilidad temporal de los patrones de distribución L. trabeculata. Más aún,

ambos factores (biológicos y físicos), no son independientes en la causalidad. Esto contrasta con lo planteado por Dayton (1985 a,b), quien sugiere que la variabilidad local de asociaciones submareales de macroalgas responde solo a factores biológicos y que la variabilidad entre localidades que puede ser explicada sólo en función de factores oceanográficos.

Estimaciones de la biomasa de macroalgas realizadas para evaluar el estado del recurso, han sido a veces usadas para describir la estructura poblacional de huirales submareales superficiales en varias regiones templadas (e.g. Shepherd y Womersley, 1970; Jupp y Drew, 1974; Field et al., 1980). Como el agrupamiento de la información (e.g. clase de tamaños, la población como un todo, variabilidad morfológica) enmascara las distribuciones reales de abundancia y los atributos individuales, no parece aconsejable usar estas evaluaciones en estudios demográficos o de estructura poblacional. Muchos de estos estudios han sido la base para la formulación de hipótesis que han permitido poner a prueba los mecanismos "principales" que estructuran estas comunidades (vease Schiel y Foster, 1986). Consecuentemente, es válido preguntar, ¿cuán realistas han sido los descriptores utilizados en la interpretación de los patrones temporales de variabilidad? y ¿qué validez tienen

los estudios empíricos cimentados sobre hipótesis generadas sobre la base de descriptores poblacionales irreales?. El problema, parece estar relacionado con las variables poblacionales elegidas en la evaluación de los patrones temporales de distribución y abundancia. En este sentido, estimaciones puntuales de biomasa o de densidad parecen no ser las más recomendables. En contraste, descriptores morfológicos de las plantas, como los analizados en este estudio sugieren que es posible evaluar no sólo la variabilidad temporal de la abundancia y la distribución, sino que además permiten relacionar los cambios observados con factores físicos y biológicos. Estas relaciones pueden generar hipótesis biológicamente sólidas, que permiten poner a prueba los mecanismos que estructuran y organizan las comunidades submareales como las dominadas por Lessonia trabeculata.

Finalmente, es importante resaltar que la abrumadora evidencia que emerge del estudio de huirales superficiales (especialmente estructurados en 4 o más estratos vegetacionales e.g. Macrocystis), por extrapolación, han enmascarado las estrategias de vida de huirales subsuperficiales. De esta manera, la "esclavitud" generada por Macrocystis, ha entorpecido el conocimiento de comunidades submareales similares, pero con una estructura

espacial distinta, que aparentemente determina una funcionalidad diferente. En este contexto, la morfología de Lessonia trabeculata parece desempeñar una función clave en los mecanismos que favorecen la estabilidad y persistencia de estas asociaciones. Esto demuestra la validez de la evaluación de variables morfológicas, en el estudio de los patrones de distribución en este tipo de huirales. La evaluación de la morfología algal, no ha sido considerado ni en el estudio de los patrones de distribución ni en la persistencia y la estabilidad de huirales superficiales en otras latitudes.

C A P I T U L O 2

EFFECTOS DEL MOVIMIENTO DE AGUA, DEL ESPACIAMIENTO DE
PLANTAS, DE LA HERBIVORIA Y DE POSTURAS REPRODUCTIVAS
DE PECES, EN LA PERSISTENCIA DE UN HUIRAL SUBMAREAL
DE LESSONIA TRABECULATA.

INTRODUCCION

Numerosos factores han sido citados como determinantes de la abundancia, distribución, fisiología y reproducción de algas marinas bentónicas (Schwencke, 1971; Santelices, 1977; Norton et al., 1982). Entre los factores físicos, movimiento de agua es uno de singular importancia en la expresión morfológica y distribución de macroalgas bénticas (Connell, 1972; Koehl, 1977, 1982, 1984; Jackson, 1977; Menge, 1978; Lubchenco y Menge, 1978; Druehl, 1978; Sousa, 1979, 1984; Gerard y Mann, 1979; Paine y Levin, 1981; Denny et al., 1985). Entre los factores biológicos, la herbivoría es el principal factor que explica la abundancia y distribución de algas marinas bénticas (ver revisiones de Lawrence, 1975; Lubchenco y Gaines, 1981; Gaines y Lubchenco, 1982; Schiel y Foster, 1986).

A pesar de la posible interrelación y dependencia de los factores físicos y biológicos, con excepción de Velimirov y Griffiths (1979), Santelices y Ojeda (1984b) y Dayton et al. (1984), la tendencia generalizada en los estudios ecológicos experimentales ha sido el considerarlos como dos fuerzas independientes. En este contexto, la presión de herbivoría, el movimiento de

agua y el espaciamiento entre las plantas han sido analizados como factores estructurales independientes en poblaciones intermareales de macroalgas.

La evidencia experimental sugiere que factores biológicos como la herbivoría, influye sobre la morfología de plantas terrestres (Pigott, 1968; Abrahamson, 1975; Mc Naughton, 1984). En contraste, hay escasos trabajos experimentales que demuestren la función de la herbivoría en la expresión morfológica de macroalgas marinas. Recientemente, Lewis et al. (1987), mediante manipulación experimental en algas de arrecifes, concluyen que la herbivoría regula la plasticidad fenotípica de algunas algas tropicales. Sugieren además, que las distintas morfologías se desarrollan como respuesta a diferentes condiciones ambientales asociadas a la presión de herbivoría. Esta plasticidad fenotípica ha sido interpretada como una respuesta adaptativa y como un mecanismo de escape a los pastoreadores, que permiten que Padina jamaicensis coexista con altas densidades de peces herbívoros en arrecifes del Caribe (Lewis, 1986; Lewis et al., 1987).

El espaciamiento de las plantas en comunidades marinas intermareales ha sido sugerido como un factor que dificulta la acción de pastoreadores (Dayton et

al., 1984; Santelices y Ojeda, 1984b), representando de esta manera, un mecanismo de escape. El vector de este mecanismo, es sin duda el movimiento de agua, el que genera un "efecto de látigo" de frondas y estipes (es aditivo en función de la densidad de plantas), manteniendo a distancia a los herbívoros locales (Santelices y Ojeda, 1984b).

El espaciamiento entre las plantas, el movimiento de agua y la presión de herbivoría, presentan una relación posible, no documentada. Así, el raleo de poblaciones de macroalgas bénticas por el movimiento de agua, como las documentadas por Kain (1962, 1971), Santelices (1977) y Santelices et al., (1980), debería aumentar la distancia entre los individuos. Una mayor distancia entre plantas, generada por raleo, debería reducir el efecto sinérgico de frondas y estipes, disminuir el "efecto de látigo" y por lo tanto facilitar la acción de los pastoreadores.

El efecto de la distancia entre las plantas, en relación a la reducción del efecto de los herbívoros, podría ser también producido por la morfología de las algas. En este contexto, se esperaría que plantas con numerosos estipes, además de largos y flexibles y movimiento de agua sostenido, pudieran compensar el aumento de la distancia

entre plantas, en poblaciones submareales afectadas por un raleo selectivo.

Para asociaciones submareales de macroalgas, no hay evidencia experimental que documente el papel de las fuerzas estructuradoras antes mencionadas, ni menos aún de la importancia de sus interacciones en la persistencia de huirales submareales. En este capítulo, específicamente se ponen a prueba estas hipótesis de trabajo.

Primero, se estudia el efecto que distintos organismos tienen sobre la morfología individual de L. trabeculata. Esto incluye el efecto de la presión de herbivoría y de posturas reproductivas de elasmobranquios sobre la longitud máxima, el número de estipes y el diámetro del disco de adhesión de L. trabeculata. Luego, se analiza el efecto del espaciamiento de las plantas y su interacción con morfología algal, movimiento de agua y posturas reproductivas de peces, en relación a la persistencia (e.g. sobrevivencia) de una población submareal de Lessonia trabeculata.

MATERIALES Y METODOS

1. MORFOLOGIA DE PLANTAS DE LESSONIA TRABECULATA EN PRESENCIA Y EN AUSENCIA DE ERIZOS.

Dada la gran variedad morfológica de las plantas de Lessonia trabeculata en el área de estudio y la relación aparente entre densidad de herbívoros, densidad algal y forma de las plantas, se estudió el efecto de la relación planta-herbívoro sobre la morfología algal. Para esto se cuantificó directamente en terreno la coexistencia de erizos y plantas, distinguiendo dos grandes grupos: plantas en presencia de herbívoros y plantas en ausencia de herbívoros pastoreadores. Para diferenciar las morfologías generadas por la edad de las plantas, y como L. trabeculata no presenta marcadores etarios definidos, los grupos establecidos fueron subdivididos en plantas adultas (con estipes reproductivos) y en plantas juveniles (sin estipes reproductivos). Así, fue posible distinguir 4 grupos morfológicos, identificados como: a) plantas juveniles en ausencia de herbívoros; b) plantas juveniles en presencia de herbívoros; c) plantas adultas en ausencia de herbívoros y d) plantas adultas en presencia de herbívoros. Para caracterizar morfológicamente cada uno de los grupos, se

midió diámetro mayor del disco de adhesión, longitud máxima de la planta y número de estipes por planta. Estadística descriptiva, análisis de varianza, análisis de las "Diferencias Mínimas Significativas" (prueba a posteriori) y análisis de correlación fueron utilizados para evaluar las diferencias entre los grupos morfológicos preestablecidos (Sokal y Rolf, 1969; Steel y Torrie, 1980).

Para demostrar que las plantas de L. trabeculata producen estipes regularmente y que, en ausencia de herbívoros pastoreadores, esta es una propiedad aditiva, se marcaron 25 plantas juveniles con etiquetas plásticas. Estas plantas fueron controladas mensualmente durante 300 días, midiendo el número de estipes, la longitud máxima de la planta y el diámetro mayor del disco basal. Las plantas juveniles experimentales, se ubicaron en el centro del huiral de L. trabeculata, donde la alta densidad de plantas impide el acceso de herbívoros pastoreadores (principalmente erizos).

2. MORFOLOGIA DE PLANTAS VARADAS DE LESSONIA TRABECULATA POR MOVIMIENTO DE AGUA.

Para determinar si la modificación individual de L. trabeculata incide en la persistencia y estabilidad de la población, se comparó la morfología de los grupos

anteriormente establecidos con las morfologías de plantas varadas en la playa por efecto de movimiento de agua. Durante cada visita se cuantificó la cantidad de algas varadas ("algasos") en una playa de bolones (Fig. II). Se evaluó el peso total, el diámetro mayor del disco, la longitud máxima y el número de estipes de las plantas arrojadas a la playa. Después de cada visita se eliminaron todas las algas varadas, depositandolas sobre la línea de marea alta.

Observaciones diarias de la Armada de Chile en el Faro Punta Tortuga fueron utilizados como referencia del estado del mar (desde 1 = mar calmo hasta 6 = marejadas). Esto permitió correlacionar movimiento de agua versus biomasa de L. trabeculata desprendida y depositada en la playa.

3. MODIFICACION EXPERIMENTAL DE LA DISTANCIA ENTRE PLANTAS DE LESSONIA TRABECULATA.

Como la abundancia de los herbívoros pastoreadores tiene relación inversa con la abundancia de plantas de L. trabeculata, se estudió el papel del espaciamiento de las plantas (número de plantas por unidad de superficie), como: 1) un mecanismo de persistencia y

estabilidad del huiral submareal, y 2) un factor que mantiene un morfo particular de planta.

En un área de 25 m², en el huiral de L. trabeculata (7-8 m de profundidad), se modificó la distancia entre las plantas. Para esto hubo que sacar plantas enteras, disminuyendo la densidad a 1/4 de su valor normal (0,5 plantas / m²). En una área adyacente y equivalente a la experimental, se estableció un control con una densidad de 2 a 3 plantas por m². Las plantas que permanecieron en el área experimental, fueron marcadas con etiquetas plásticas y se les midió el diámetro mayor del disco de adhesión, la longitud máxima y el número de estipes. En ambos lugares se cuantificó además el número de Tetrapyqus niger y de Tegula tridentata por planta. La falta de replicas de los tratamientos experimentales, obedeció fundamentalmente a la dificultad logística del trabajo submarino. Aunque esto genera problemas de pseudorreplicación simple (Hulbert, 1984), el análisis de los resultado en base sólo a estadística descriptiva y no inferencial minimiza el error por diseño de muestreo.

4. EFECTO DE LA CONDUCTA REPRODUCTIVA DE PECES EN LA MORFOLOGIA Y LA PERSISTENCIA DE LESSONIA TRABECULATA.

Del análisis morfológico de las plantas desprendidas por movimiento de agua y de las evaluaciones periódicas en el bosque de L. trabeculata, se observó que un porcentaje importante de plantas presentaba posturas de huevos de Elasmobranquios. Esto conjuntos de ovas son depositados en cápsulas ligadas entre sí, cuyo efecto neto consiste en adherir estipes y frondas de las plantas afectadas. Así, los estipes pierden movilidad, y el resultado es un fenómeno análogo a la poda de estipes. Para estudiar el efecto de esta conducta reproductiva sobre la morfología de L. trabeculata y sobre el desprendimiento de plantas, entre agosto de 1987 y marzo de 1988, se simuló el efecto del desove de peces, amarrando los estipes de plantas de L. trabeculata con cintas elásticas. Diez plantas fueron amarradas y marcadas con etiquetas plásticas en los estipes centrales y un número igual fue mantenido como control. Para ambos tratamientos se registró la variación individual del número de estipes, diámetro mayor del disco, longitud máxima y sobrevivencia de las plantas. Se registró además el número de Tegula tridentata en cada planta y el número de Tetrapyqus niger en sus alrededores. Se cuantificó la variación de la cobertura algal bajo el dosel de las plantas

experimentales y de control, utilizando cuadrantes permanentes de $0,25 \text{ m}^2$ con 100 puntos de intersección .

La frecuencia de cápsulas ovíferas sobre L. trabeculata fue evaluada durante el análisis de las plantas varadas y mediante el examen in situ (por buceo autónomo) de 100 plantas en el huiral submareal de Playa El Francés.

RESULTADOS

1. MORFOLOGIA DE PLANTAS DE LESSONIA TRABECULATA EN PRESENCIA Y AUSENCIA DE ERIZOS.

Variables morfológicas que caracterizan a una población de Lessonia trabeculata en Playa El Francés, muestran una distribución que sugieren una amplia gama de morfologías (Fig. 2.1). Puesto que la correlación entre la distribución y la densidad de Tetrapyqus niger es inversa en relación con la densidad de L. trabeculata (Fig. 2.2), se cuantificó las diferentes formas de plantas en presencia y ausencia de estos pastoreadores.

La Tabla 2.1 muestra los valores promedios de tres variables morfológicas de L. trabeculata en función de la presencia y ausencia de herbívoros y de su condición reproductiva (adultos y juveniles). Cuando se comparan los grupos establecidos, el carácter que muestra la mayor variabilidad, es el número de estipes. Plantas adultas en ausencia de herbívoros, tienen 3 veces más estipes que sus similares en presencia de herbívoros. Esta diferencia se repite al comparar plantas juveniles con y sin herbívoros.

FIG. 2.1 *LESSONIA TRABECULATA*; DISTRIBUCION DE FRECUENCIA DE CINCO VARIABLES MORFOLOGICAS.

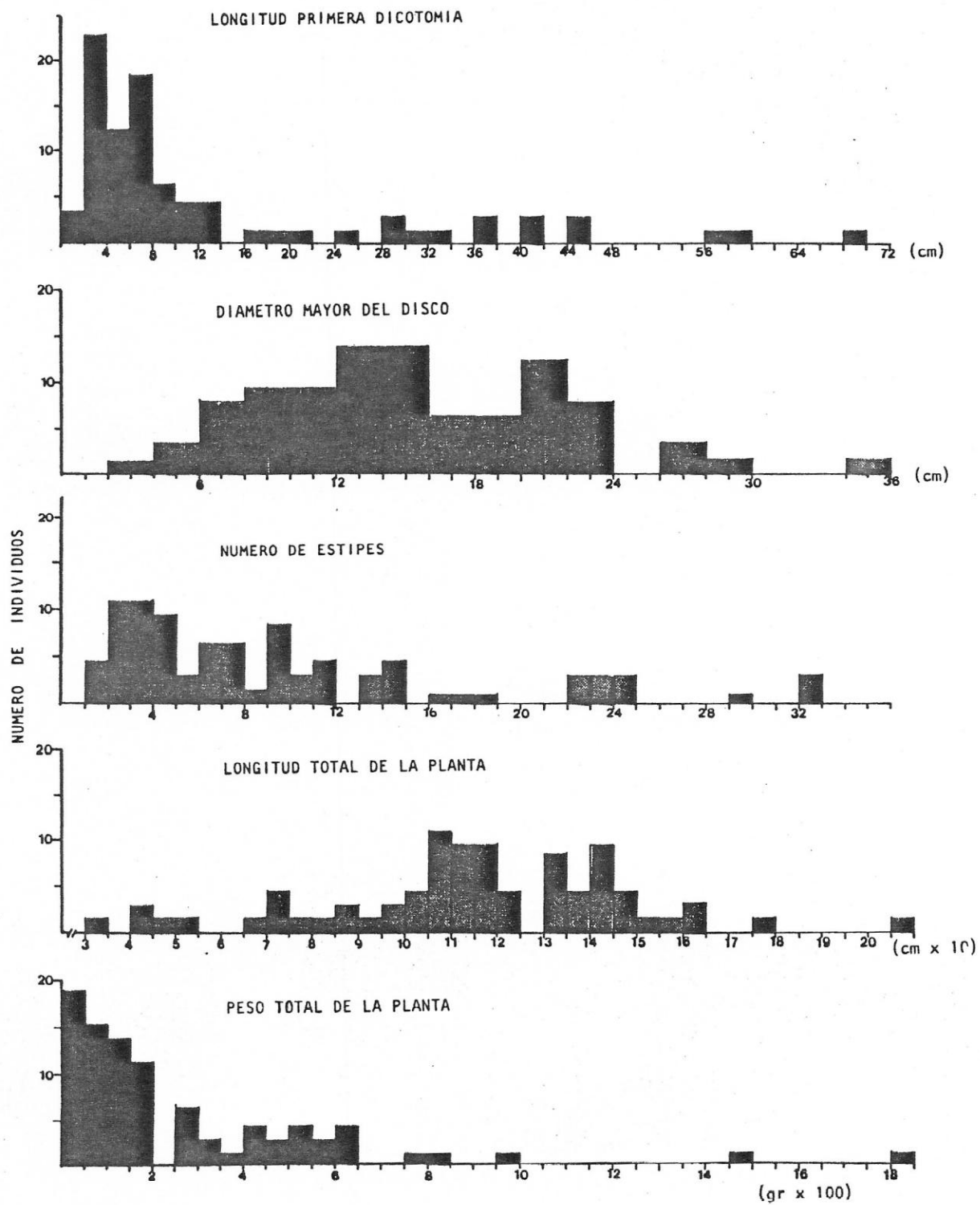


FIG. 2.2 ANALISIS DE CORRELACION ENTRE LA DENSIDAD DE LESSONIA TRABECULATA Y LA DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER.

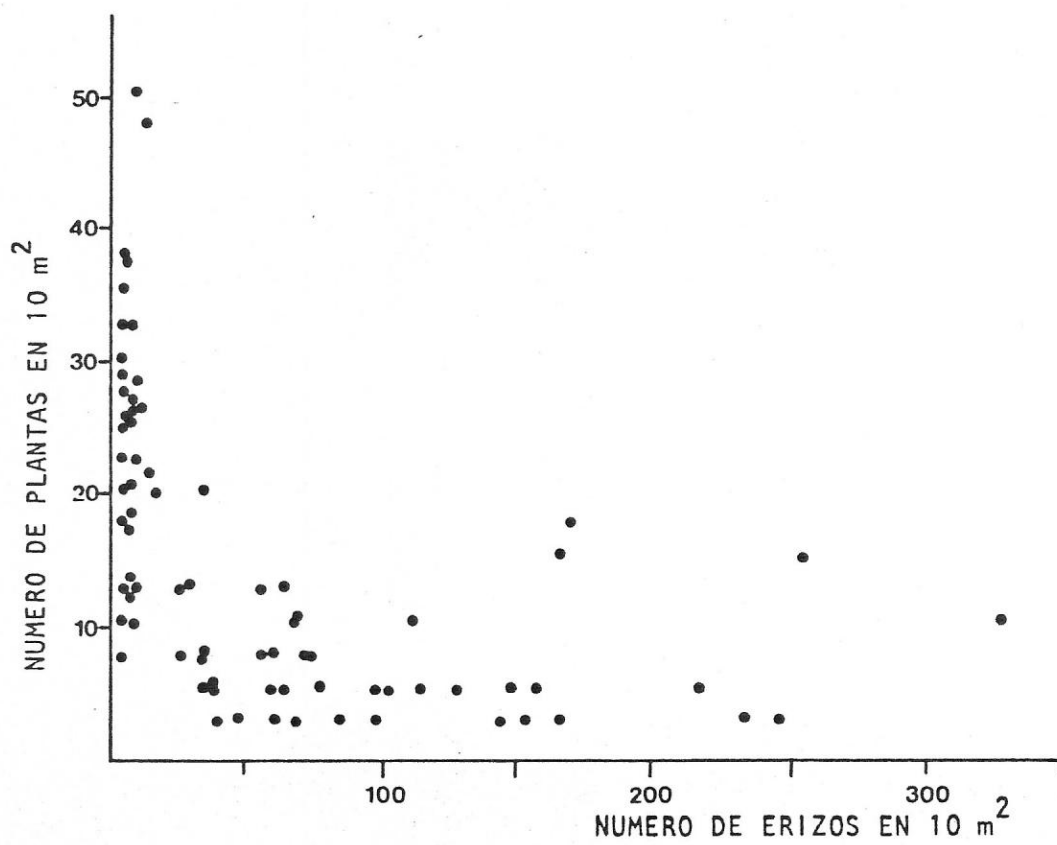


TABLA 2,1 VALORES PROMEDIOS DE VARIABLES MORFOLOGICAS DE CUATRO GRUPOS DE PLANTAS DE LESSONIA TRABECULATA.

GRUPOS MORFOLOGICOS	DIAMETRO DEL DISCO (\bar{X} -DE)	LONGITUD MAXIMA (\bar{X} -DE)	NUMERO DE ESTIPES (\bar{X} -DE)
PLANTAS ADULTAS CON HERBIVOROS (N = 80)	23,6 \pm 9,5	123,9 \pm 36,5	3,9 \pm 1,5
PLANTAS ADULTAS SIN HERBIVOROS (N = 19)	22,9 \pm 8,1	115,3 \pm 28,0	11,2 \pm 3,3
PLANTAS JUVENILES CON HERBIVOROS (N = 99)	5,8 \pm 4,1	37,4 \pm 18,6	2,7 \pm 0,8
PLANTAS JUVENILES SIN HERBIVOROS (N = 33)	10,3 \pm 5,3	50,7 \pm 19,1	8,0 \pm 3,2

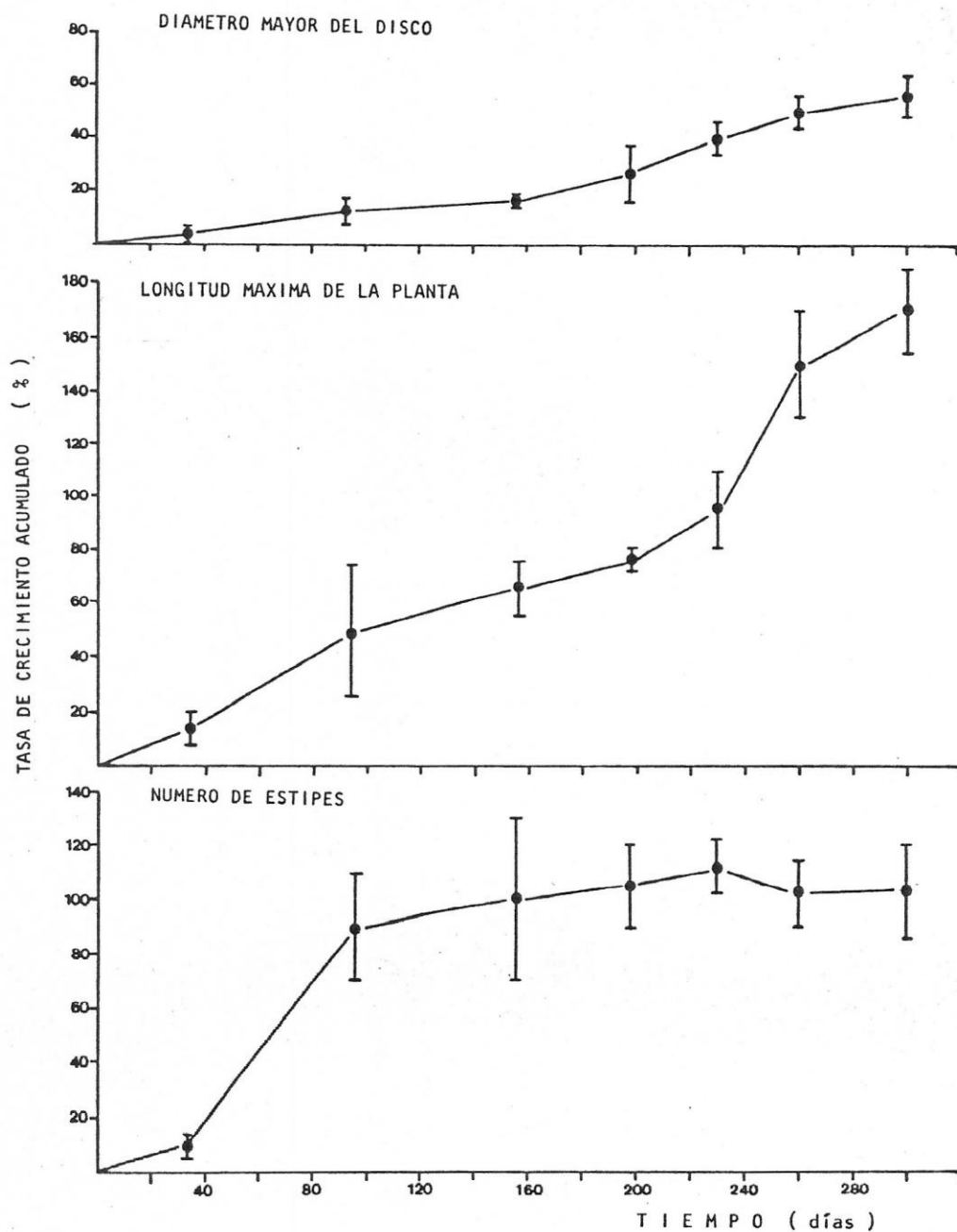
Las diferencias en longitud máxima y diámetro mayor del disco entre los grupos de plantas evaluados siguen la misma tendencia que la observada para el número de estipes, cuando se comparan plantas en presencia y en ausencia de erizos. Un análisis de varianza para las tres variables morfológicas estudiadas, muestra diferencias significativas entre los 4 grupos morfológicos de plantas (Tabla 2.2). Un análisis a posteriori (Diferencias Mínimas Significativas), mostró diferencias significativas entre todos los grupos morfológicos establecidos para cada una de las variables morfológicas analizadas. Las únicas diferencias no significativas ocurren entre el diámetro mayor del disco y la longitud máxima, en los grupos formados por plantas adultas con herbívoros y plantas adultas sin herbívoros.

Experimentos de marcaje y seguimiento de plantas juveniles (Fig. 2.3), muestran que L. trabeculata en ausencia de herbívoros, produce estipes regularmente. Estos experimentos de marcaje, mostraron que plantas que crecen en ausencia de pastoreadores, los valores promedios del número de estipes aumentan gradualmente, hasta aproximadamente los 240 días de iniciadas las observaciones. Diámetro mayor del disco de adhesión y longitud máxima de la planta, las otras dos variables morfológicas evaluadas, aumentaron regularmente durante el tiempo de experimentación.

TABLA 2.2 LESSONIA TRABECULATA: ANALISIS DE LA VARIANZA DE CUATRO GRUPOS MORFOLOGICOS.

FUENTES DE VARIACION	S. C.	G. L.	C. M.	F	P
DIAMETRO DEL DISCO DE ADHESION					
GRUPOS	13.653	3	4.551	70	$1,3 \times 10^{-13}$
LONGITUD MAXIMA DE LA PLANTA					
GRUPOS	312.511	3	104.170	123	1×10^{-13}
NUMERO DE ESTIPES POR PLANTA					
GRUPOS	2.879	3	959	173	6×10^{-14}

FIG. 2.3 *LESSONIA TRABECULATA*: TASAS DE CRECIMIENTO DE TRES VARIABLES MORFOLOGICAS, EN AUSENCIA DE HERBIVOROS. ($\bar{X} \pm 2$ Error estandar)



Las variables morfométricas de los grupos de plantas analizados, fueron integradas en un gráfico tridimensional, para cada uno de los grupos (Fig 2.4). La distribución de puntos en las coordenadas evidencian las diferencias morfológicas que se producen cuando L. trabeculata coexiste con herbívoros pastoreadores o cuando las plantas permanecen en completa ausencia de estos organismos.

Aunque la distribución de los caracteres morfométricos de L. trabeculata muestra un continuo en la expresión de las formas (Fig. 2.1), los casos extremos cuando no hay pastoreadores pueden ser asimilados a un morfo "arbustivo", es decir, las plantas son "achaparradas" y con una gran cantidad de estipes (Fig. 2.5). En cambio, en presencia de herbívoros, las plantas son de mayor longitud que el morfo anterior y tienen uno o pocos estipes. Esta morfología puede ser asimilada a una morfología de tipo "arborescente" (Fig. 2.6).

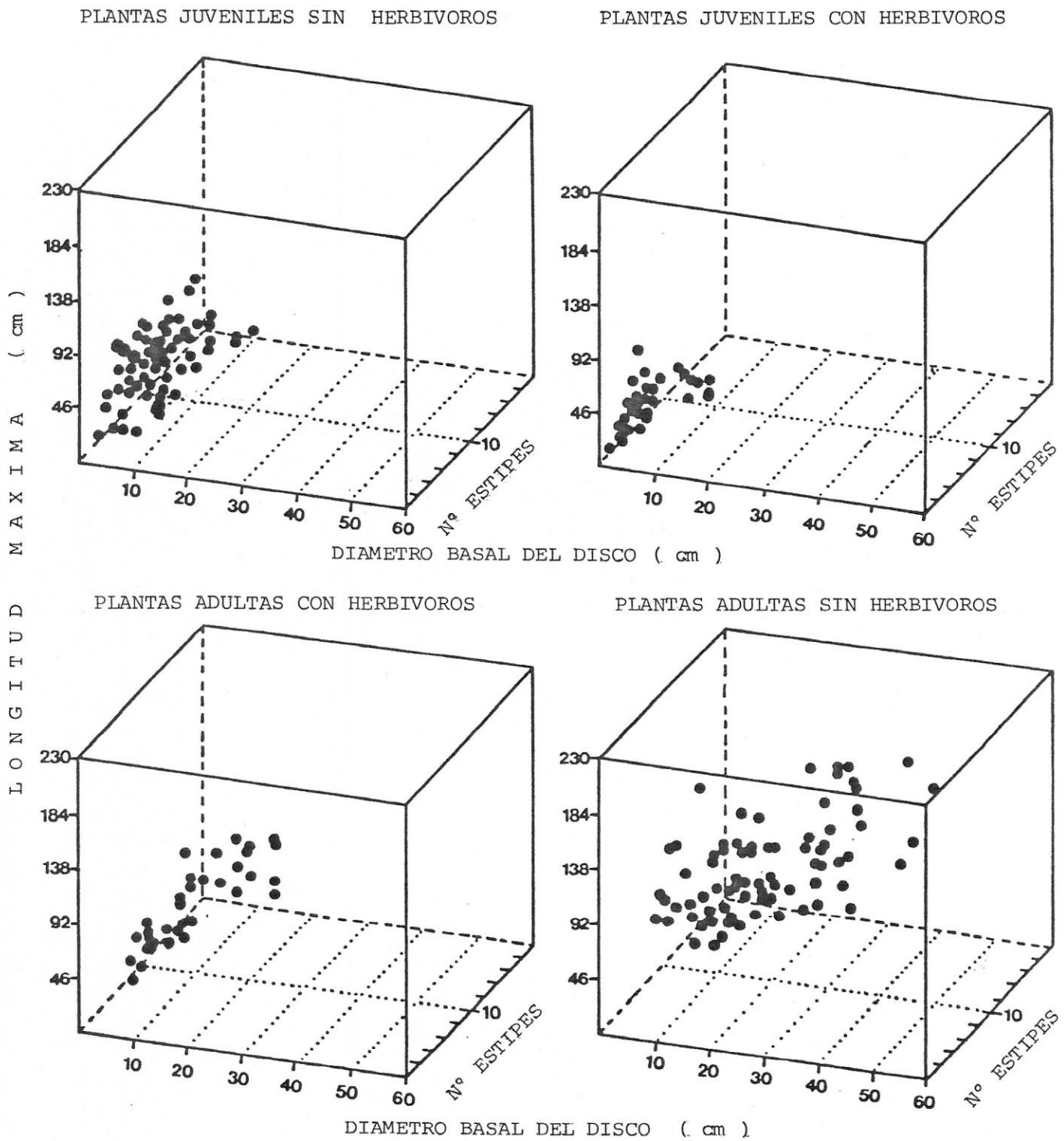


FIG. 2.5 LESSONIA TRABECULATA
MORFOLOGIA ARBUSTIVA.



FIG. 2.6 LESSONIA TRABECULATA
MORFOLOGIA ARBORESCENTE

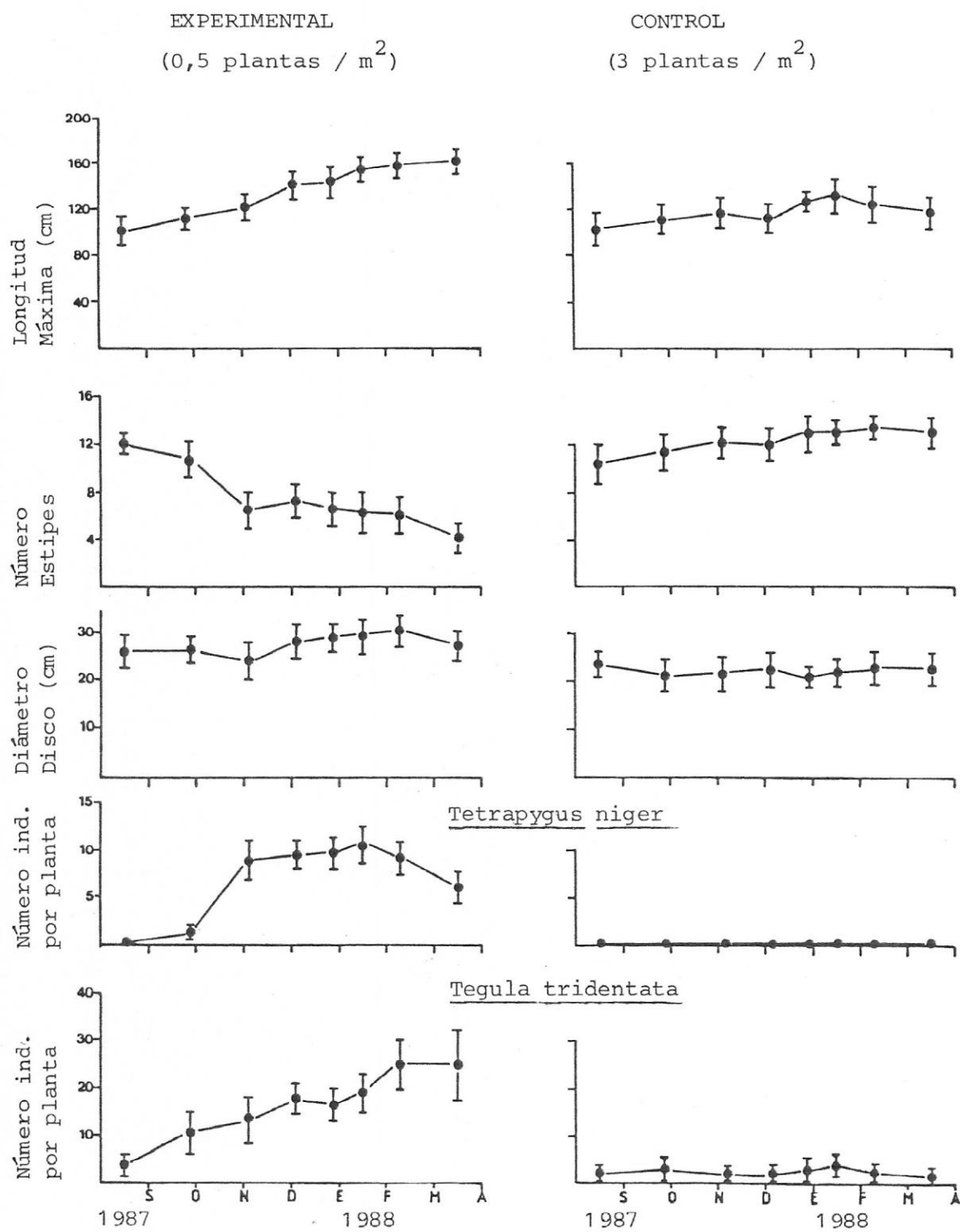


2. MODIFICACION EXPERIMENTAL DE LA DISTANCIA ENTRE PLANTAS DE LESSONIA TRABECULATA.

Entre agosto de 1987 y marzo de 1988, se manipuló experimentalmente la densidad de las plantas, aumentando el espaciamento natural de un huiral submareal subsuperficial de Lessonia trabeculata.

La Fig. 2.7, muestra el cambio temporal del diámetro del disco, de la longitud máxima y del número de estipes de L. trabeculata en un huiral en que se aumentó el espaciamento entre las plantas (densidad = 0,5 plantas /m²) y en un huiral de control (densidad = 3 plantas/m²). En condiciones experimentales, el aumento del espaciamento entre las plantas permite la introducción de herbívoros pastoreadores: Tetrapyqus niger y Tegula, alcanzan densidades de 10 y 20 individuos por planta, respectivamente. Por el contrario, en las plantas control la presencia de T. niger no fué registrada durante el período de estudio y las densidades de T. tridentata se mantuvieron bajo los 5 individuos por planta. Como consecuencia del efecto de los pastoreadores, las plantas experimentales pierden hasta un 50% del número inicial de estipes (Fig. 2.7). El efecto ramoneador de los herbívoros se concentran en la base de los estipes produciendo una poda diferencial

FIG. 2.7 MANIPULACION EXPERIMENTAL DE LA DISTANCIA ENTRE PLANTAS DE *LESSONIA TRABECULATA*: MODIFICACIONES MORFOLOGICAS. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



de los estipes periféricos (Fig. 2.8). Si comparamos las plantas del área experimental, con las plantas control, no se observan diferencias en el diámetro mayor del disco, pero si en la longitud máxima. Las plantas en áreas con densidad experimentalmente reducida presentan una mayor longitud.

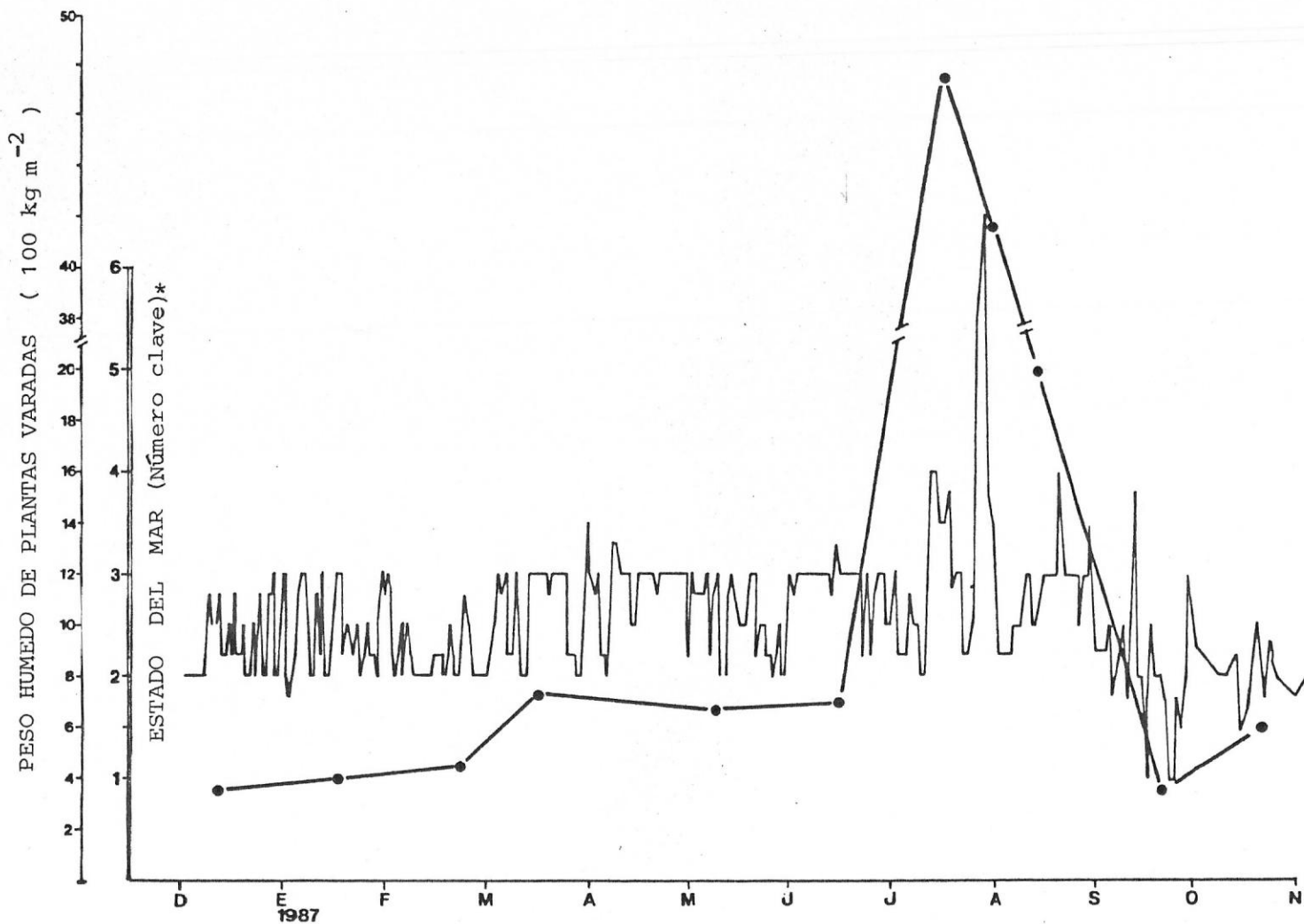
3. MORFOLOGIA DE PLANTAS VARADAS DE LESSONIA TRABECULATA POR MOVIMIENTO DE AGUA.

Para evaluar si las modificaciones morfológicas influyen en la persistencia y estabilidad temporal de la población de Lessonia trabeculata, entre diciembre de 1986 y diciembre de 1987, se cuantificó la biomasa y la morfología de las plantas de L. trabeculata desprendidas por el movimiento de agua y depositadas en la playa (algasos).

La Fig. 2.9, muestra la variación temporal de los algasos (peso húmedo en kg) y el movimiento de agua, expresado como el estado diario del mar. Con excepción de las biomاسas arrojadas durante los meses de invierno, los algasos fluctúan entre 400 y 700 kg de L. trabeculata. Durante las marejadas de invierno de 1987, se produjeron varazones que alcanzaron los 11.000 kg de L. trabeculata, acumuladas en una superficie aproximada de 800 m². La

FIG. 2.8 TETRAPHYGUS NIGER SOBRE LESSONIA TRABECULATA: PODA DE ESTIPES PERIFERICOS Y EFECTO SOBRE EL DISCO DE FIJACION

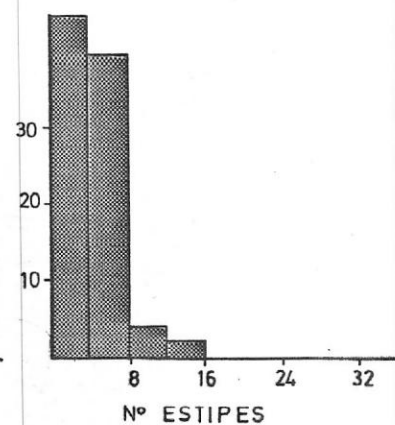
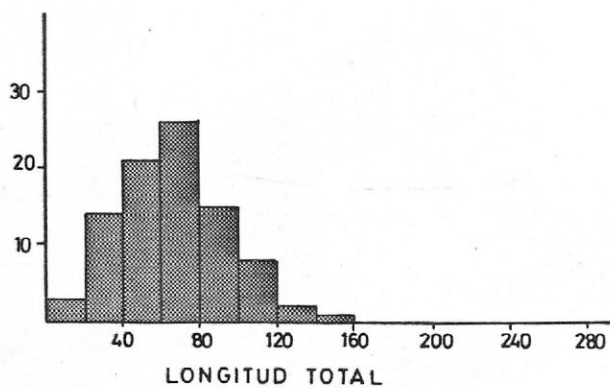
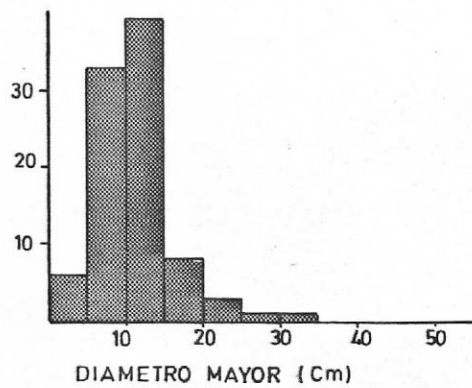
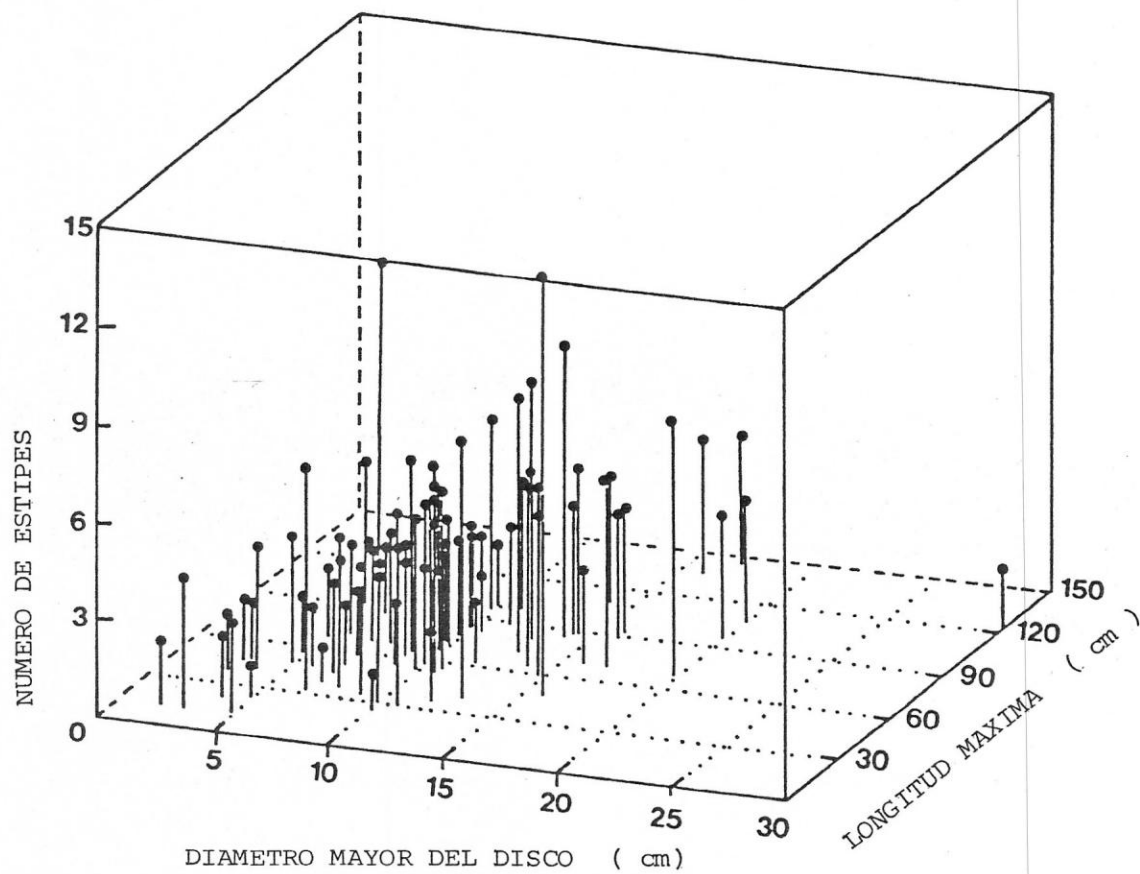
FIG. 2.9 VARIACION TEMPORAL DEL ESTADO DEL MAR Y BIOMASA HUMEDA DE LESSONIA TRABECULATA VARADA POR MOVIMIENTO DE AGUA.



*Fuente: Armada de Chile. Faro Punta Tortuga
Registros diarios (inédito)

evaluación de las morfologías de las plantas desprendidas por movimiento de agua (Fig. 2.10), indican que la estas se caracterizan por tener un número reducido de estipes (mayoritariamente entre 1 y 8), diámetros basales del disco generalmente menores de 20 cm y longitudes máximas de hasta 160 cm. Esto sugiere que, en un huiral subsuperficial movimiento de agua puede afectar diferencialmente a las plantas cuya morfología ha sido modificada por la acción de herbívoros pastoreadores.

FIG. 2.10 DISTRIBUCION DE VARIABLES MORFOMETRICAS DE PLANTAS
VARADAS DE LESSONIA TRABECULATA POR MOVIMIENTO DE AGUA.



4. EFECTO DE LA CONDUCTA REPRODUCTIVA DE PECES EN LA MORFOLOGIA Y EN LA PERSISTENCIA DE UN HUIRAL DE LESSONIA TRABECULATA.

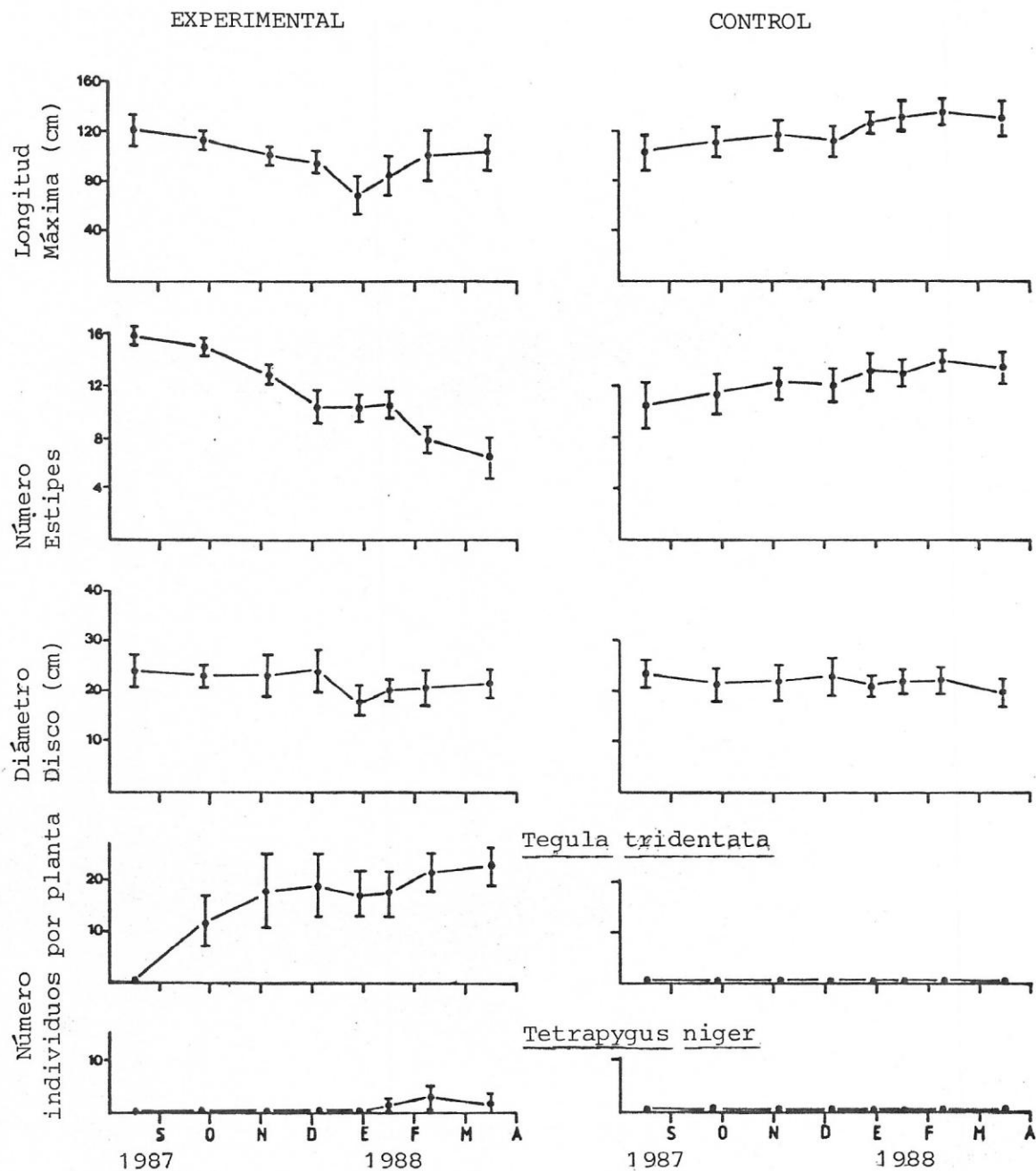
Dos especies de Elasmobranquios, Schroederichthys chilensis y Psammobatis scobina, utilizan a Lessonia trabeculata como superficie de ovoposición de sus cápsulas ovíferas. Por su forma y estructura, las cápsulas "amarran" estipes y frondas, generando una serie de trastornos morfofuncionales a las plantas afectadas. Estas, aumentan el peso de la planta hasta en un 500% (de 2,4 kg hasta 11 kg), facilitando la remoción de las plantas por efecto de movimiento de agua. La presencia de estas posturas reproductivas sobre L. trabeculata, aumentan el epifitismo de algas e invertebrados sésiles, maximizando el efecto de draga de las corrientes de fondo.

Estos racimos de cápsulas ovíferas son frecuentes durante los meses de verano en el huiral de Playa El Francés (73 % en 100 observaciones). El análisis de las plantas varadas durante este periodo mostró que más del 54% de las plantas desprendidas por acción del movimiento de agua, presentaban cápsulas ovíferas de elasmobranquios.

La Fig.2.11, muestra el efecto de la simulación experimental ("amarre" de frondas y estipes) en la morfología de las plantas de L. trabeculata. La longitud máxima y el diámetro mayor del disco no se ven modificadas por el tratamiento experimental. Por el contrario, el número de estipes se reduce a la mitad a los 6 meses de iniciado el experimento. Esto último se correlaciona con el incremento de T. tridentata por planta (más de 20 individuos por planta al final del periodo experimental). A diferencia de los resultados obtenidos con el incremento experimental del espacio entre las plantas, los erizos no invadieron el área con plantas amarradas. Durante los 8 meses de experimentación, no hubo mortalidad entre las plantas amarradas. Debe destacarse, sin embargo, que el diseño experimental empleado para simular las posturas reproductivas de peces, no incluyó el aumento en peso de las cápsulas.

Un efecto destacable surge del análisis de la variación de la cobertura del sustrato primario, entre las plantas amarradas experimentalmente (Fig. 2.12). Si se compara el área experimental con el área control se observa que los reclutamientos de Glossophora kunthi en enero y febrero, se corresponden con la disminución de la cobertura de Ralfsia sp., algas crustosas calcáreas y Corallina

FIG. 2.11 SIMULACION EXPERIMENTAL DEL EFECTO DE LAS POSTURAS REPRODUCTIVAS DE ELASMOBRANQUIOS: MODIFICACIONES MORFOLOGICAS EN LESSONIA TRABECULATA Y ABUNDANCIA DE HERBIVOROS PASTOREADORES.
 $(\bar{X} \pm 2$ Error estandar)



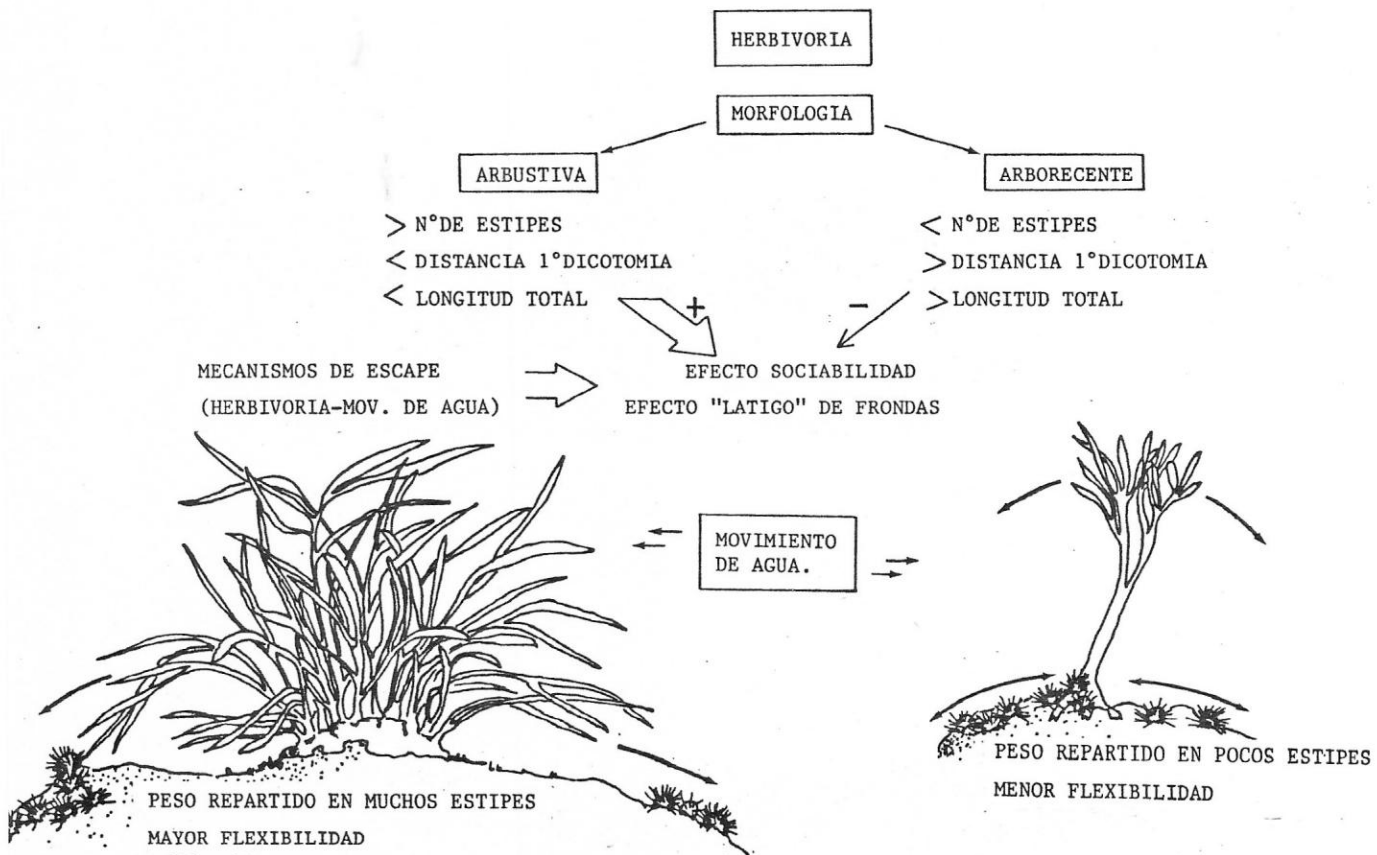
officinalis. Además, en febrero y marzo de 1987, se observaron plantas juveniles de L. trabeculata entre las plantas amarradas en forma experimental, lo que no ocurrió en el área control. Esto sugiere que el efecto de las posturas reproductivas de peces sobre L. trabeculata tiene un efecto positivo, favoreciendo el reclutamiento y crecimiento de plantas juveniles de esta macroalga y el asentamiento de otras algas que componen los estratos vegetacionales secundarios.

DISCUSION

Los resultados aquí obtenidos, muestran que abundancia de herbívoros bénticos, la morfología del alga, el patrón de espaciamento de plantas, el movimiento de agua y las posturas reproductivas de Elasmobranquios, constituyen fuerzas relevantes en el entendimiento de la persistencia y la estabilidad de un huiral submareal de L. trabeculata.

Dada la heterogeneidad de los mecanismos interactivos mencionados, y con el objeto de entender la función de cada uno de ellos, la Fig. 2.13 integra estos factores. Aquí la presión de herbivoría aparece como un mecanismo modificador de la morfología individual de L. trabeculata. El movimiento de agua, es considerado como una perturbación que provoca mortalidad selectiva, de acuerdo con la morfología del alga. El movimiento de agua es además un factor importante en el "efecto látigo" de las frondas de L. trabeculata sobre los pastoreadores bénticos. Por último, la densidad de plantas, está relacionado con el espaciamento entre los individuos que forman el huiral. El efecto "látigo" de las frondas y el espaciamento de las plantas, disminuyen la actividad de los pastoreadores bénticos, favoreciendo la persistencia y estabilidad del L. trabeculata.

FIG. 2.13 MODELO DE LA GENESIS DE MORFOLOGIAS Y DE MECANISMOS ANTIHERBIVOROS EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA. (Ver texto para explicación)



La Fig. 2.13 representa un modelo que pretende explicar la génesis de las morfologías individuales y las consecuencias poblacionales de la remoción diferencial determinada por movimiento de agua. Los herbívoros pastoreadores tienen gran influencia en la expresión fenotípica de L. trabeculata. Plantas adultas en ausencia de herbívoros, presentan una forma "arbustiva", caracterizándose principalmente por tener muchos estipes. Plantas de este tipo son comunes en el centro del huiral, donde la alta densidad determina distancias reducidas entre las plantas, reduciendo el efecto de los pastoreadores. Las experiencias de marcaje de plantas juveniles en ausencia de herbívoros bénticos, demostraron que en tales condiciones, L. trabeculata produce estipes regularmente, sugiriendo que las modificaciones fenotípicas no son consecuencia de la edad de la planta. Por otro lado, la manipulación experimental de la densidad de plantas, demostró que el aumento de la distancia entre individuos genera morfos del tipo "arborescente". El aumento de la distancia entre plantas permite el acceso de pastoreadores bénticos, modificando la estructura de plantas arbustivas en morfos arborescentes. Las plantas "arbustivas" tienen una menor probabilidad de ser atacadas por herbívoros bénticos, por el efecto de dos fuerzas interactivas. La primera tiene relación con la mínima distancia entre plantas y la segunda

con el "efecto látigo" que producen sus frondas sobre los herbívoros. La intensidad del "efecto látigo", depende evidentemente del movimiento de agua. Ambos factores actúan en forma sinérgica, impidiendo el acceso de los pastoreadores a las partes basales de las plantas.

Los adultos de L. trabeculata en presencia de pastoreadores, tienen mayor longitud y presentan aproximadamente 1/3 del número de estipes que plantas adultas en ausencia de herbívoros. La morfología de este tipo de plantas es asimilable a un morfo "arborescente", con uno o pocos estipes (a modo de un tronco) y con frondas cortas, alejadas del sustrato de fijación de la planta (a modo de dosel). Este tipo de plantas, cuya potencialidad de crecimiento parece concentrarse en pocos estipes, se caracterizan por ser muy poco flexibles. La concentración del peso total de la planta en un número reducido de estipes gruesos y de baja elasticidad, determina que movimiento de agua afecte preferencialmente (por remoción) a este tipo de morfología. Cheshire y Hallam (1985), al estudiar la distribución del ácido alginico en Durvillaea potatorum, han demostrado que la flexibilidad y rigidez de las diferentes estructuras anatómicas dependen de la composición porcentual de dos monómeros que forman el alginato. Estructuras flexibles como láminas y estipes, contienen alginatos ricos

en ácido D-manurónico. Por el contrario, estructuras rígidas como discos de adhesión, continene alginatos ricos en ácido L-gulurónico. Craigie et al., (1984), sugieren que la distribución de estos monómeros varía en función de la edad de la planta, velocidad de crecimiento y disponibilidad de nutrientes. Análisis preliminares de la distribución de estos monomeros en L. trabeculata, muestran que los estipes de plantas arborescentes tienen mayor porcentaje de ácido L-gulurónico que plantas arbustivas (M. Edding, comunicación personal). Esto último puede explicar la rigidez de la morfología arborescente y su remoción diferencial por efecto de movimiento de agua. Esto sugiere además que la herbivoría no sólo modifica la morfología sino que puede alterar la composición química de las plantas de L. trabeculata.

¿Que factores determinan finalmente la presencia de una u otra expresión fenotípica de L. trabeculata?. El factor más importante parece ser el movimiento de agua. Temporales y marejadas ocasionan desprendimiento de plantas, modificando el patrón de espaciamiento de las plantas, disminuyendo el efecto de látigo (aditivo entre plantas) de las frondas. Esta perturbación física, favorece el ingreso de pastoreadores bénticos a la base de la planta, generando una poda de los estipes periféricos. Por otro lado, situaciones de extrema calma en el movimiento de agua

permiten que las frondas se depositen sobre el sustrato, favoreciendo también el ingreso de pastoreadores. En estas circunstancias, el consumo directo de las frondas disminuye su longitud total, lo que a su vez lleva a una reducción del efecto de látigo.

En ambientes terrestres hay evidencia que plantas individuales y en alta densidad, tienen bajas tasas de crecimiento, de reproducción y de sobrevivencia, en comparación con plantas de ambientes similares con baja densidad poblacional (Harper, 1977). En este contexto, las evidencias para macroalgas son divergentes. Schiel y Choat (1980), indican que Ecklonia radiata y Sargassum sinclairii, son de mayor tamaño cuando forman parte de poblaciones densas en ambientes semiexpuestos. Estos autores sugieren que la gregaridad de las plantas disminuye el efecto del movimiento de agua. Black (1977) ha encontrado que la mortalidad y las tasas de crecimiento de juveniles de Egrecia laevigata son densodependientes, por lo menos durante los tres primeros meses de edad de las plantas. Santelices y Ojeda (1984), sugieren que la distancia entre plantas adultas de Lessonia nigrescens es un factor crítico en el reclutamiento de juveniles, en hábitat intermareales de Chile Central. Este estudio demuestra que la distancia entre las plantas (altas densidades), constituye un

mecanismo que favorece la persistencia de un huiral submareal de L. trabeculata, reduciendo principalmente la herbivoría y secundariamente el efecto de draga de las corrientes de fondo.

En un trabajo reciente, Lewis et al. (1987), sugieren que el pastoreo de peces influye en la morfogénesis de Padina jamaicensis, regulando la actividad y la distribución de tejidos meristemáticos. Sin embargo, sus datos más que demostrar una plasticidad fenotípica, sugieren poda preferencial de las partes erectas de las plantas en ambientes con alta densidad de peces herbívoros y regeneración de las mismas en ambientes sin herbívoros. Para P. jamaicensis, la probabilidad de encuentro ($P(En)$) y la probabilidad de que plantas con distintas morfologías sean encontradas e ingeridas ($P(Ea/En)$) (Lubchenco y Gaines, 1981), aparentemente no difieren por inducciones morfogenéticas. Los trasplantes experimentales cruzados (morfologías - hábitat con y sin herbívoros) de Lewis et al. (1987), muestran claramente regeneración de las partes erectas de morfologías postradas (en ausencia de peces herbívoros) y reducción de las mismas en ambientes con alta presión de pastoreo. Por lo anterior, estos resultados pueden ser señalados como un factor que disminuye la presión de herbivoría, sólo en función de que el tamaño de las

plantas disminuye la probabilidad de encuentro. Los resultados de este estudio, demuestran que los patrones estructurales de L. trabeculata pueden ser modificados por herbivoría. Las plantas afectadas por la acción de pastoreadores bénticos no solo son más acequibles a los herbívoros, sino que tienen una mayor probabilidad de ser removidas por movimiento de agua.

Las conductas reproductivas de peces elasmobranquios constituyen otro mecanismo que eventualmente contribuye a cambios morfológicos y pérdida de biomasa en L. trabeculata. La simulación experimental del efecto de las posturas de cápsulas reproductivas de Schroederichthys chilensis y Psammobatis scobina, mostraron una reducción del número de estipes por planta. La alta incidencia de individuos de L. trabeculata con cápsulas ovíferas en los algas, indica que este evento reproductivo está asociado a una alta mortalidad estacional. Aunque la conducta reproductiva de los Elasmobranquios es un factor de mortalidad algal, la simulación experimental ("plantas amarradas"), facilitó el reclutamiento de L. trabeculata en los espacios entre las plantas experimentales. La presencia de juveniles entre las plantas amarradas, puede ser una consecuencia de la disminución de la interferencia de plantas adultas. El amarre artificial de estipes y frondas,

disminuye la competencia intraespecífica (probablemente por luz) y el efecto de látigo (barrido del sustrato), facilitando el asentamiento de propágulos y el crecimiento de los juveniles de L. trabeculata. Si se considera que la mayor abundancia de plantas con cápsulas ovíferas se halla durante los meses de verano, coincidiendo con los mayores porcentajes de plantas reproductivas, las oviposturas de peces pueden ser consideradas como un efecto de facilitación del reclutamiento y particularmente importante en la renovación de un huiral submareal de L. trabeculata.

En función de los efectos ecológicos, la disminución de las interacciones competitivas por conductas reproductivas de peces, puede ser comparada con la disminución de la competencia generada por la remoción experimental del alga principal (en huirales submareales subsuperficiales). En este contexto, el reclutamiento de conoespecíficos del alga dominante en Playa El Francés, difiere de los resultados de remociones experimentales realizadas en huirales submareales superficiales del hemisferio boreal. En general, la remoción del alga dominante (principalmente Macrocystis), promueve un aumento de la diversidad en estratos vegetacionales inferiores (Pearse y Hines, 1979; Reed y Foster, 1984; Dayton, 1985 a,b). Resultados similares a los de este estudio, han sido

reportados por Santelices y Ojeda (1984a) en huirales de Macrocystis pyrifera en Chile Austral, donde la remoción del dosel del alga dominante aumentó sus reclutamientos. Santelices y Ojeda (1984a) y Schiel y Foster (1986) concuerdan en que estas diferencias se relacionan con la diversidad de especies entre comunidades de M. pyrifera de ambos hemisferios. Santelices y Ojeda (1984a) puntualizan además, que la baja diversidad algal en comunidades de Chile Austral, determina que los efectos sobre los estratos inferiores sea menos drásticos, en comparación con las provocadas por remociones similares en el hemisferio boreal. A pesar de las evidencias presentadas en el contexto de las interacciones positivas, las modificaciones morfológicas, el aumento del peso de las plantas y el daño fisiológico que producen las posturas de cápsulas ovíferas sobre L. trabeculata, representan sin duda, factores importantes en la pérdida de biomasa algal (directa o mediada por movimiento de agua).

DE LESSONIA A FONDOS DOMINADOS POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS

Dos generalizaciones emergen de la literatura del efecto del pastoreo de los equinoideos, en asociaciones submareales de macroalgas (Lawrence, 1975; Schiel y Foster, 1986; Harrold y Pearse, 1987):

1. Los erizos transforman áreas submareales dominadas por macroalgas, en áreas dominadas por algas crustosas calcáreas.

2. El impacto ecológico de los erizos, sobre comunidades de macroalgas responde a un proceso del "todo o nada". Esto significa que dada una presión de herbivoría sostenida, los erizos consumen todas las algas. Por el contrario, el impacto de la herbivoría puede ser insignificante, no causando efecto alguno sobre la población de algas. De acuerdo con esto, se ha postulado que el resultado de las actividades de pastoreo y que afectan la composición y abundancia de las asociaciones bióticas de fondos duros, producen sólo dos estados estables alternativos: unos dominados por macroalgas y otros dominados por erizos y algas crustosas calcáreas (Simenstad *et al.*, 1978; Moreno y Sutherland, 1982; Harrold y Reed, 1985).

Los resultados, muestran que en este caso los herbívoros no generan respuestas del "todo o nada". Por el contrario, el pastoreo no producen efectos catastróficos sobre el alga dominante, sino que puede modificar su morfología, o producir distintos estados alternativos (Capítulo 3).

Además de la herbivoría, tres factores ecológicamente importantes e interrelacionados inciden en la remoción del alga dominante: 1. Movimiento de agua (corrientes de fondo), 2. Morfología de las plantas y 3. Conducta reproductiva de Elasmobranquios. Todos estos factores producen un raleo del huiral subsuperficial, liberando sustrato de asentamiento, el que es ocupado por diferentes organismos, generando un mosaico de estados alternativos (Capítulo 3).

De acuerdo con los resultados experimentales obtenidos (Capítulo 3) y en función de los eventos que ralean el huiral subsuperficial de L. trabeculata, la Fig. 2.14 muestra la eventual progresión de fondos dominados por L. trabecaulata a fondos dominados por algas crustosas calcáreas. Este modelo funcional indica que entre un estado y otro hay múltiples estados intermedios y claramente no parece posible un cambio directo de fondos dominados por L. trabeculata a fondos a dominados por algas crustosas calcáreas.

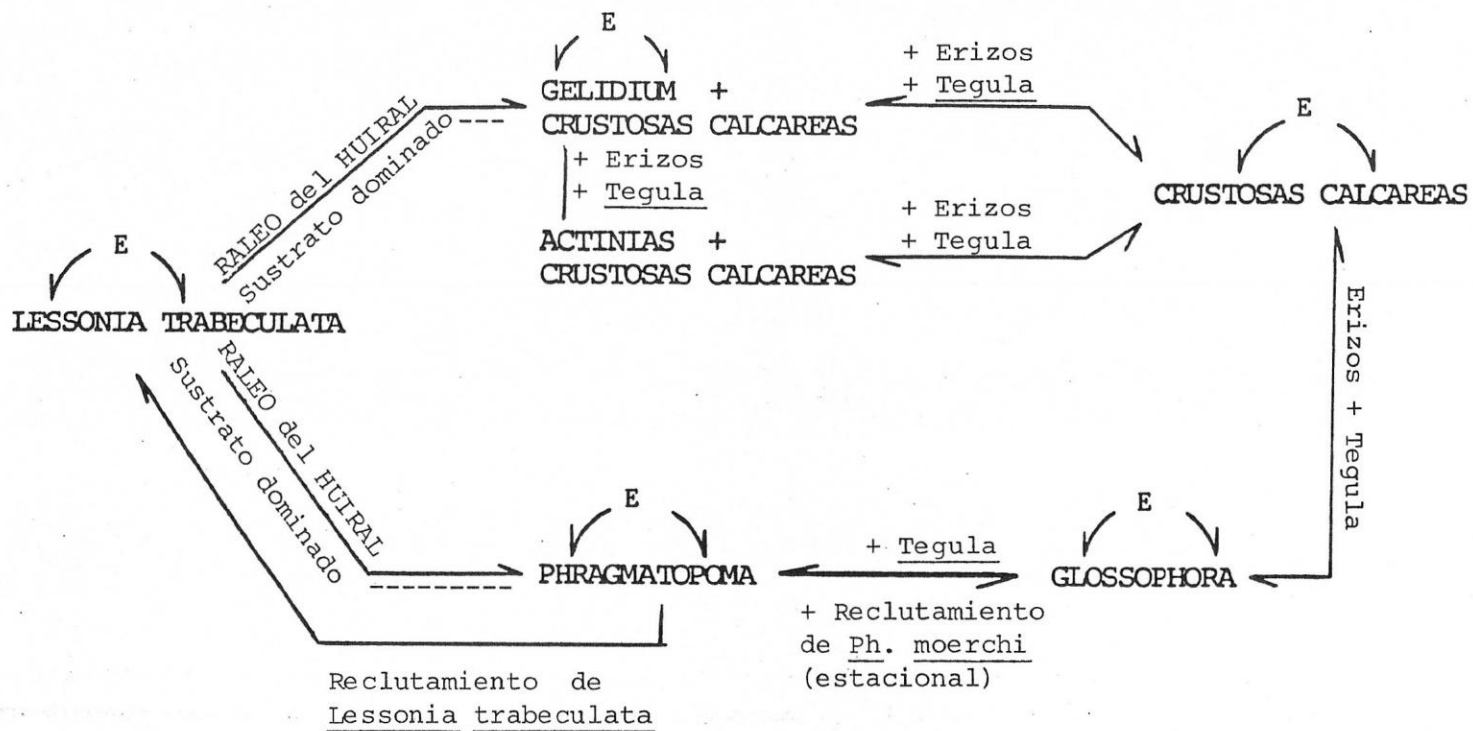


FIG. 2.14 MODELO FUNCIONAL DE LA PROGRESION DE FONDOS DOMINADOS POR LESSONIA TRABECULATA HACIA OTROS ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS.

C A P I T U L O 3

ESTABILIDAD Y PERSISTENCIA DE ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS
EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA

INTRODUCCION

La herbivoría ha sido ampliamente documentada como el factor de mayor importancia en la estructura y organización de huirales submareales (Lawrence, 1975; Schiel y Foster 1986; Harrold y Pearse, 1987). El impacto de los equinoideos sobre la distribución y abundancia de algas bénticas ha llegado a ser una generalización extensamente difundida. Se ha postulado que el resultado de las actividades de pastoreo de estos organismos, que influyen sobre la composición y abundancia de las asociaciones bióticas de fondos rocosos, producen estados dos estables alternativos (sensu Sutherland, 1974). El primero, dominado por macroalgas y el segundo, dominado por erizos (Simenstad et al., 1978; Moreno y Sutherland, 1982; Harrold y Reed, 1985). Este argumento ha sido considerado además en un contexto evolutivo, sugiriendo que las historias de vida y las habilidades competitivas de las macroalgas, que forman huirales submareales son resultado de respuestas evolutivas al pastoreo de los erizos (Vadas, 1977; Steinberg, 1984; Estes y Steinberg, 1988). Estas generalizaciones y en especial para los estados estables alternativos, la evaluación de la variación temporal y espacial del fenómeno no ha sido considerada.

La evidencia actual de las interacciones planta-herbívoro en comunidades submareales de macroalgas sugiere un efecto del "todo o nada" en la remoción de las macroalgas por pastoreo. A pesar de lo anterior, Schiel y Foster (1986) llaman la atención sobre la falta de estudios (especialmente de manipulaciones experimentales de las densidades de herbívoros), donde se demuestre el efecto real de la herbivoría sobre la abundancia y distribución de huirales submareales. En este contexto, la manifestación de un estado estable alternativo ha sido generalmente interpretado en función de eventos no predecibles y con consecuencias poblacionales "desastrosas" (sensu Harper, 1977). Esto último ha determinado, que el evento causal de uno u otro estado estable, haya sido difícil de cuantificar y la mayoría de las veces difícil de explicar. En este contexto, el movimiento de agua (Lissner, 1980; Mattison et al., 1977), el aumento de depredadores de herbívoros (Breen y Mann, 1976; Wharton y Mann, 1981), mortalidades masivas de erizos por infecciones virales (Pearse et al, 1977; Miller y Colodey, 1983; Scheibling y Stephenson, 1984) y disponibilidad de algas a la deriva (Harrold y Reed, 1985), han sido considerados como eventos que favorecen la estabilidad y persistencia de comunidades submareales dominadas por macroalgas. En tiempo ecológico, eventos oceanográficos no predecibles, como el fenómeno de El Niño

(Dayton y Tegner, 1984; Paine, 1986), ha un sido argumento frecuentemente utilizado para explicar cambios entre estados alternativos estables en huirales submareales.

Una observación rigurosa (por buceo autónomo) de un huiral de Lessonia trabeculata, muestra que el sustrato rocoso está ocupado por numerosos parches de organismos conformando una distribución de mosaico. Aunque aparentemente las zonas de L. trabeculata son dominantes en el área estudiada, hay otras asociaciones bióticas, como los dominados por: 1. Glossophora kunthi, 2. Gelidium chilense, 3. Glossophora + Gelidium, 4. Phragmatopoma moerchi, 5. Phragmatopoma + Lessonia, 6. Algas crustosas calcáreas y 7. Lessonia trabeculata.

Si se observa a los herbívoros asociados a estos parches, estos organismos parecieran ser determinantes en su expresión. Así, los parches parecen corresponder a estados alternativos o intermedios entre huirales submareales de L. trabeculata y fondos dominados por erizos y algas crustosas calcáreas. Es así como los erizos están ausentes de los parches de Phragmatopoma, y erizos y caracoles gastrópodos se observan con poca frecuencia en praderas de Glossophora. Las plantas adultas de L. trabeculata generalmente están rodeadas de colonias de Phragmatopoma moerchi donde Tequila tridentata parece ser el único

pastoreador. En los parches de Gelidium y Gelidium + Glossophora, se hallan las mayores concentraciones de T niger y T tridentata.

Si es posible demostrar que estos estados alternativos corresponden a secuencias de cambio, y que en ciertas condiciones se puede progresar de uno a otro y en distintos sentidos, se debería esperar que la progresión entre fondos dominados por macroalgas y fondos dominados por erizos, sea un proceso más complejo y más dinámico que el descrito para sólo dos estados estables alternativos. La existencia de numerosos estados alternativos intermedios implica contar con mayores y más complejos factores explicativos que los usados en el entendimiento de estos cambios. Sin embargo, su estudio permitirá quizás interpretar los mecanismos naturales que organizan estas comunidades submareales y a la vez prescindir de la necesidad de recurrir a procesos azarosos, como los únicos eventos que estructuran los huirales. En consecuencia, es esperable que los factores que promueven la manifestación de uno u otro estado alternativo, sean procesos frecuentes y predecibles en un huiral submareal de L. trabeculata.

Revisiones recientes, enfatizan la necesidad de establecer una escala espacial y temporal en la

determinación de la estabilidad de una comunidad (Connell y Sousa, 1983; Dayton et al., 1984). Estos sugieren que la escala temporal debería exceder el tiempo generacional de la especie fundadora más importante. Por otro lado, la escala espacial debe ser suficiente para proveer la cantidad adecuada de propágulos y presentar las condiciones ambientales que permitan la reproducción de la especie dominante.

Con el objeto de estimar la representatividad de los estados alternativos en un huiral de L. trabeculata, este estudio primero cuantifica la frecuencia de estos parches de organismos. Luego, por medio de manipulaciones experimentales de la densidad y de la diversidad de herbívoros pastoreadores en los parches, se evalúa la estabilidad o el cambio (regresión o progresión) de estas asociaciones. Finalmente, se sugiere un mecanismo dinámico del sistema submareal estudiado.

MATERIALES Y METODOS

1. CUANTIFICACION DE ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA.

Mediante buceos prospectivos en el huiral submareal de Lessonia trabeculata en Playa El Francés, se distinguieron por su representatividad y frecuencia, 7 parches de organismos asociados a fondos rocosos:

1. Sustrato dominado por Lessonia trabeculata. Caracterizado por la presencia de plantas adultas de esta macroalga, formando un huiral submareal subsuperficial. Tegula tridentata es el pastoreador típicamente asociado con este estado. Tetrapyqus niger es frecuente, sólo a bajas densidades de plantas.

2. Sustrato dominado por algas crustosas calcáreas. Este estado ("barren ground" sensu Lawrence, 1975) mantiene poblaciones densas de Tetrapyqus niger y de Tegula tridentata.

3. Sustrato dominado por Phragmatopoma moerchi. Este poliqueto tubícola filtrador, forma colonias compactas sobre

sustrato rocoso estable. La heterogeneidad espacial que generan las colonias, parece impedir la acción pastoreadora de Tetrapyqus niger, actuando como una barrera de exclusión natural de este herbívoro. Por el contrario la presencia de T. tridentata es frecuente sobre las colonias de este poliqueto.

4. Sustrato dominado por Glossophora kunthi. Praderas de G. kunthi, forman monocultivos sobre fondos rocosos. No hay allí Tetrapyqus niger ni Tegula tridentata.

5. Sustrato dominado por Lessonia - Phragmatopoma. Este estado mixto, se caracteriza por la presencia de plantas adultas de L. trabeculata sobre colonias de P. moerchi. De esta manera los discos basales de fijación de las plantas, aparecen completamente rodeados de los tubos del poliqueto.

6. Sustrato dominado por Gelidium chilense. Pequeñas praderas dominadas de G. chilense, aparecen sobre sustratos cubiertos previamente por algas crustosas calcáreas. Densas poblaciones de Tetrapyqus niger y Tegula tridentata, están asociadas a estos parches vegetacionales.

7. Sustrato dominado por Gelidium - Glossophora. Este estado se halla en fondos rocosos con altas densidades de Tegula tridentata.

Buceos prospectivos, que abarcaron el huiral submareal en toda su extensión, permitieron evaluar la frecuencia de ocurrencia de los parches de organismos en el interior de la comunidad (N=278 observaciones). Para esto, se contabilizaron rocas, donde el sustrato estuviera dominado principalmente por los alguno de lo 7 estados alternativos antes descritos.

2. MANIPULACION EXPERIMENTAL DE LOS ESTADOS ALTERNATIVOS EN UN HUIRAL DE LESSONIA TRABECULATA.

Experimentos de aumento y reducción de la densidad de herbívoros bénticos, fueron utilizados para estudiar el efecto de estos organismos en la regresión o progresión de los estados alternativos, en una comunidad submareal dominada por L. trabeculata.

El montaje y seguimiento temporal de las actividades experimentales se realizaron mediante buceo autónomo, contabilizando un total aproximado de 40 horas de buceo efectivo (2 buzos). Cuadrantes de fierro de $0,25 \text{ m}^2$, reticulados con 100 puntos de intersección, fueron usados para evaluar la variación de la cobertura del sustrato rocoso. Los datos fueron analizados previa transformación

angular (Sokal y Rohlf, 1969). La distribución discontinua del fondo, permitió utilizar rocas aisladas (donde la arena que las rodea, actúa como una barrera natural a las migraciones de los pastoreadores locales), como unidades experimentales. Todas las áreas de estudio (experimentales y de control) fueron demarcadas con boyas sumergidas, y los cuadrantes permanentes para la evaluación de la cobertura, identificados con masilla epóxica en sus vértices. Dado el pequeño tamaño y su baja frecuencia en el interior del huiral, los parches dominados por Gelidium y Gelidium + Glossophora no fueron manipulados experimentalmente.

2.1 SUSTRATO DOMINADO POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS.

Entre septiembre de 1986 y septiembre de 1987 en el interior del huiral de L. trabeculata, se excluyeron Tetrapyrgus niger y Tequila tridentata de un fondo rocoso dominado por algas crustosas calcareas. Dos rocas de 18 m² cada una, a 6 m de profundidad fueron utilizadas como réplicas entre si. Se usaron cuatro cuadrantes de cobertura en cada roca experimental para evaluar la variación temporal de la cobertura en el interior de cada tratamiento experimental. Dos áreas de dimensiones similares a las áreas experimentales y a la misma profundidad, fueron utilizadas como áreas de control.

Entre agosto de 1987 y marzo de 1988, mediante buceo autónomo se extrajeron los erizos de rocas aisladas (de aprox. 20 m^2 cada una), dominadas por algas crustosas calcáreas, situadas a una profundidad de 7 m. Cuatro cuadrantes permanentes de $0,25 \text{ m}^2$ fueron utilizados para evaluar la variación temporal de la cobertura algal, en cada una de las unidades experimentales. Dos áreas similares y contiguas al experimento, fueron utilizadas como control, e igualmente cuantificadas. A diferencia del experimento de manipulación anteriormente descrito, Tegula tridentata permaneció en el área experimental sin ser excluida.

Durante el transcurso de los experimentos, se controló el acceso de los pastoreadores, removiéndolos durante cada visita mensual a las áreas de estudio.

2.2 SUSTRATO DOMINADO POR GLOSSOPHORA KUNTHI.

El experimento de exclusión de Tegula tridentata y Tetrapyqus niger generó después de 12 meses una pradera monoespecífica de G. kunthi. Para estudiar la posible reversión del parche vegetacional experimentalmente formado, se restituyó la densidad pre-experimental (17 erizos por 0.25 m^2) a una de las unidades rocosas, utilizadas en la

exclusión experimental antes mencionada. La réplica del experimento anterior no fue manipulada, utilizándose como unidad de control. Este experimento se controló entre agosto de 1987 y marzo de 1988.

2.3 SUSTRATOS DOMINADOS POR PRHAGMATOPOMA MOERCHI Y POR PH. MOERCHI- LESSONIA TRABECULATA.

Phragmatopoma moerchi forma colonias sobre sustrato rocoso entre 3 y 9 m de profundidad en el área de estudio. En las zonas de mayor densidad de L. trabeculata, sus discos de adhesión están completamente rodeados por los tubos que forman las colonias de este poliqueto filtrador. de esta manera, la heterogeneidad espacial de los tubos parecen constituir una barrera natural, que impiden el pastoreo de los erizos sobre L. trabeculata.

Para estudiar la función aparente de la heterogeneidad de las colonias de P. moerchi en relación a la persistencia de las plantas de L. trabeculata y al reclutamiento algal, rocas aisladas a 8 m de profundidad, fueron seleccionadas al azar, para experimentos de manipulación. Dada la baja frecuencia de sustratos rocosos dominados sólo por P. moerchi, en los experimentos se

utilizaron rocas dominadas por la asociación Phragmatopoma - Lessonia. En estas áreas, se excluyó Lessonia, cortando los estipes en su base y dejando el disco de fijación adherido al sustrato para no perturbar la colonia. Se establecieron tres réplicas de aproximadamente 5 m².

Las áreas de control de la situación experimental, fueron de dos tipos. El primer control (n=3), permitió evaluar la variación de la cobertura en rocas sin Phragmatopoma, con corte del dosel de Lessonia, consecuentemente con libre acceso de herbívoros pastoreadores. El segundo control (n=3), evaluó la variación temporal del área cubierta por el arrecife de P. moerchi, en rocas sin exclusión del dosel de L. trabeculata. Tanto las áreas experimentales, como de control, incluyeron 4 cuadrantes permanentes de cobertura (de 0.25 m² con 100 puntos) en cada una.

La comparación entre la situación definida como experimental y el primer control, evalúa el reclutamiento algal sobre dos sustratos diferentes. Uno de ellos presenta una barrera natural de exclusión de pastoreadores (colonias de poliquetos tubícolas) y el otro, sin una heterogeneidad espacial que impida el acceso de los pastoreadores a las plantas de L. trabeculata. La situación

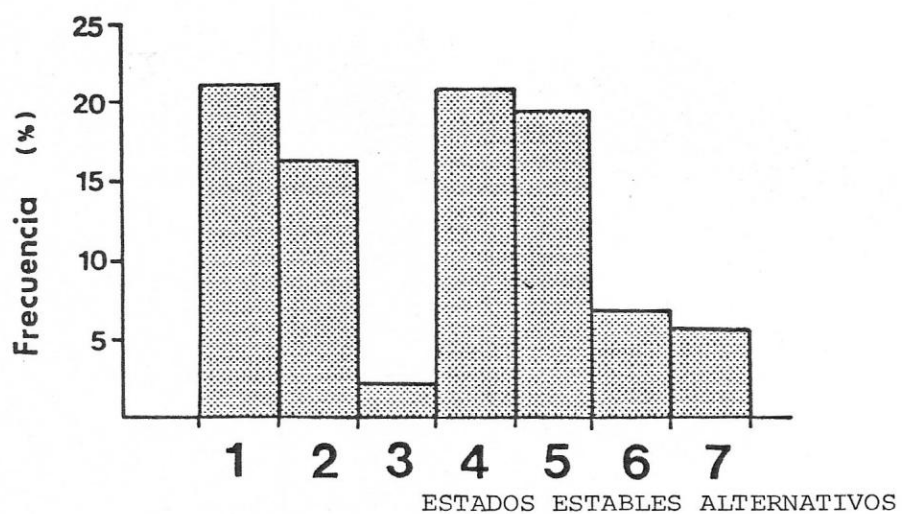
experimental versus el segundo control evalúa el efecto del dosel de L. trabeculata en la persistencia de un sustrato dominado por P. moerchi.

RESULTADOS

1. CUANTIFICACION DE LOS ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA.

Un total de 278 observaciones en el área de estudio, muestran que Lessonia (22.6%), algas crustosas calcáreas (23.0%) y Phragmatopoma - Lessonia (20.1%) son los parches de más alta frecuencia en un huiral submareal de L. trabeculata (Fig. 3.1). Parches monoespecíficos de Glossophora, tienen una representatividad de un 17.3% y los de Gelidium un 7,2%. La asociación Gelidium - Glossophora (6.5%), y las colonias de Phragmatopoma sin un dosel de L. trabeculata (2.1%), también existen en el huiral subsuperficial pero con una baja frecuencia. El área ocupada por estos parches depende de las dimensiones del sustrato, pudiendo variar entre pocos centímetros (Gelidium) o grandes extensiones de fondo (algas crustosas calcáreas y Lessonia trabeculata).

FIG. 3.1 FRECUENCIA DE ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS
EN UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA.



1. FONDOS DOMINADOS POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS
2. FONDOS DOMINADOS POR GLOSSOPHORA KUNTHI
3. FONDOS DOMINADOS POR PHRAGMATOPOMA MOERCHI
4. FONDOS DOMINADOS POR LESSONIA TRABECULATA
5. FONDOS DOMINADOS POR LESSONIA - PHRAGMATOPOMA
6. FONDOS DOMINADOS POR GELIDIUM CHILENSE
7. FONDOS DOMINADOS POR GELIDIUM - GLOSSOPHORA

2. SUSTRATOS DOMINADOS POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS.

La Fig. 3.2, muestra los resultados de la exclusión de T. tridentata y T. niger de un fondo rocoso dominado por algas crustosas calcareas. La exclusión de ambos herbívoros bénticos generó una pradera monoespecífica de Glossophora kunthi, que a los 8 meses de iniciado el experimento, alcanzó coberturas superiores al 80%. Por el contrario, las áreas control permanecieron con coberturas de algas crustosas calcáreas cercanas al 100%. En estas áreas, las densidades de T. tridentata y T. niger se mantuvieron estables durante el período experimental, con valores cercanos a 50 y a 15 individuos en 0.25 m^2 respectivamente. En las áreas de exclusión de herbívoros, no se registraron reclutamientos de L. trabeculata durante los experimentos.

3. SUSTRATO DOMINADO POR GLOSSOPHORA KUNTHI.

La continuidad de las pradera de G. kunthi, generada por exclusión de los herbívoros, fue interrumpida experimentalmente en agosto de 1987 mediante la incorporación de T. niger. El número de erizos agregados, correspondió a las densidades previas a los experimentos de exclusión (Fig. 3.3). Durante cada visita al área de

FIG. 3.2 EXCLUSION EXPERIMENTAL DE TEGULA TRIDENTATA Y DE TETRAPHYGUS NIGER DE UN FONDO DOMINADO POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS. ($\bar{X} \pm 2 EE$)

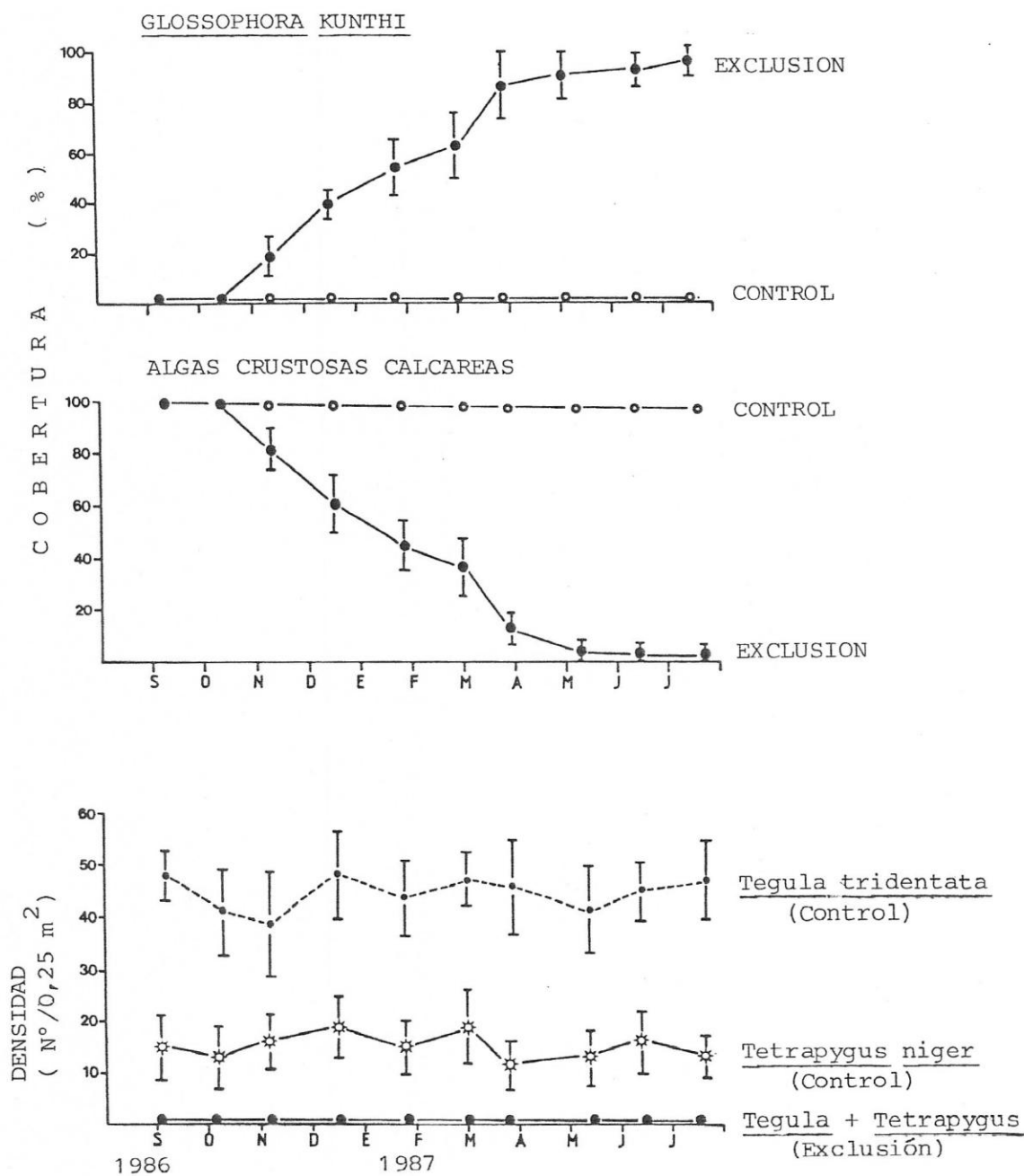
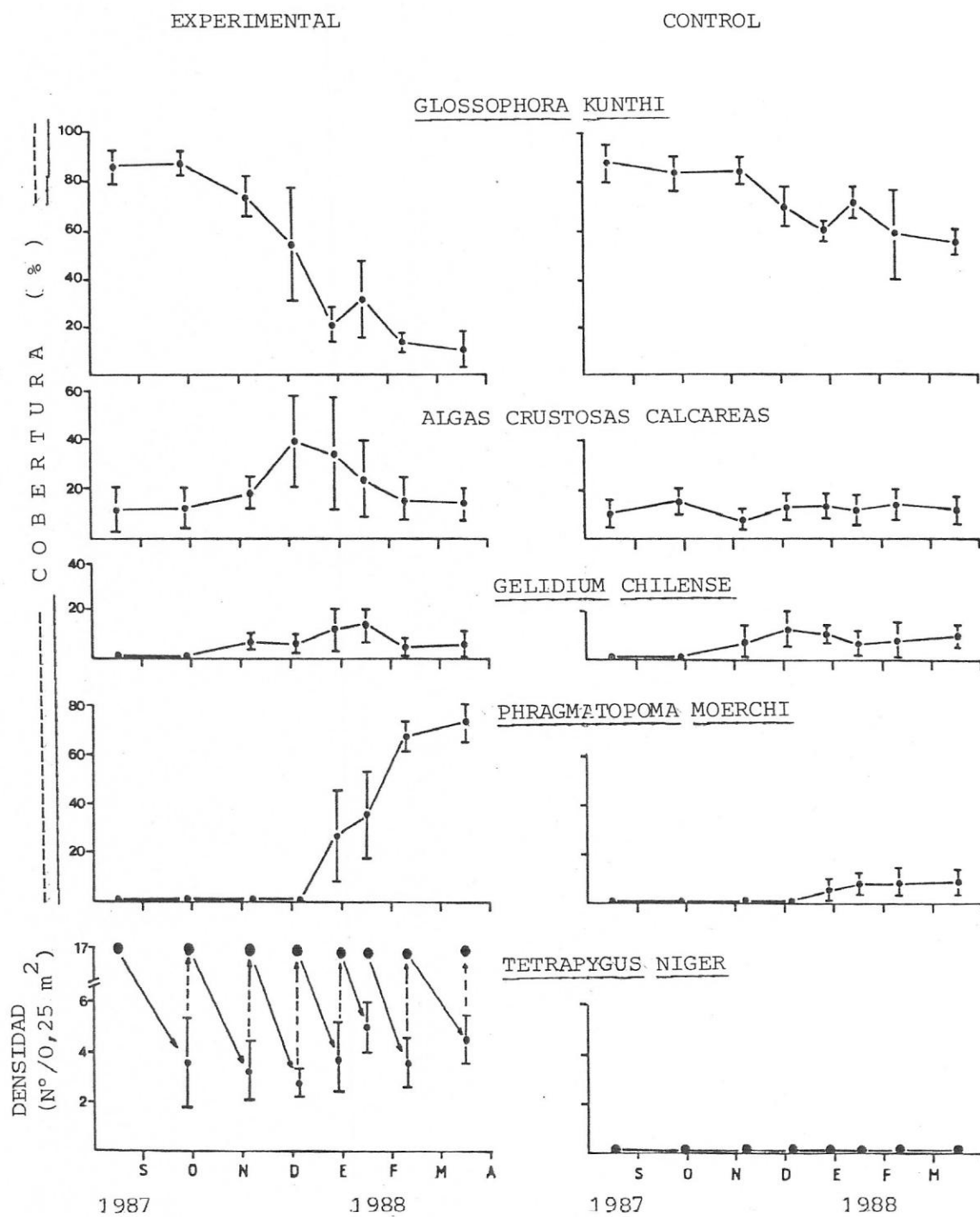


FIG. 3.3 ADICION EXPERIMENTAL DE TETRAPHYGUS NIGER EN UN FONDO DOMINADOS POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



estudio fué necesario reestablecer la densidad original de los erizos en el terreno (promedio de 17 individuos/0,25 m²), ya que estos desaparecían entre un muestreo y el siguiente. La incorporación de erizos produjo una disminución de la cobertura de G. kunthi, hasta valores cercanos al 10%. Esto permitió que Glossopora kunthi fuera reemplazada por colonias de P. moerchi (Fig. 3.3). Contrariamente a lo esperado, no hubo una reversión hacia un área dominada por algas crustosas calcáreas. Tampoco se registró reclutamiento de L. trabeculata durante los 8 meses de duración del experimento. Por el contrario, los individuos de P. moerchi reclutan en las áreas de control, a los 5 meses de iniciado el experimento (Fig. 3.3).

Los resultados obtenidos en estos experimentos sugieren que la presión de pastoreo de erizos negros, sobre G. kunthi, facilita el asentamiento de colonias de P. moerchi. Sin la presencia de herbívoros pastoreadores fondos dominados por G. kunthi, aunque tardíamente también muestran reclutamientos de P. moerchi (Fig. 3.3 área control). Así, los resultados del control experimental sugieren que esta progresión de estados alternativos puede manifestarse "naturalmente", dependiendo de la oferta de propágulos y de los ciclos de vida de las especies fundadoras de los parches. En consecuencia, el

efecto más relevante de los herbívoros en fondos de G. kunthi es la facilitación del asentamiento larval de P. moerchi, interfiriendo la temporalidad de posibles procesos sucesionales inherente a estos parches.

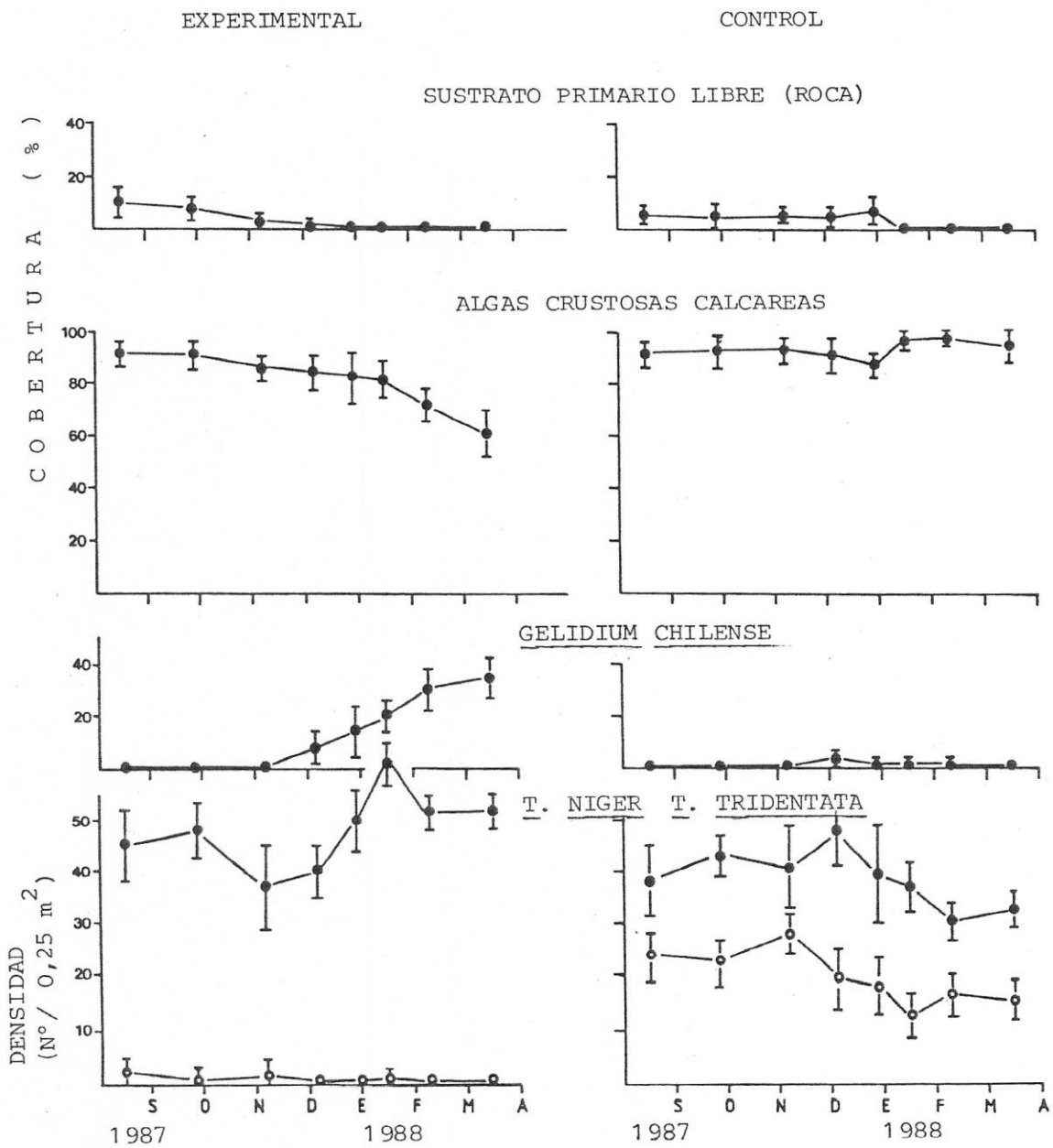
La exclusión del erizo negro de un fondo dominado por algas crustosas calcáreas no produce cambios como los observados en la exclusión conjunta de T. tridentata y T. niger (Fig 3.4). Un aumento de la cobertura de Gelidium chilense, hasta valores cercanos al 30%, reduciendo la expresión de las costras, fue el único cambio observado en diversidad y abundancia de las macroalgas, luego de la exclusión de erizos negros. Tanto en el área control, como en los experimentos, las densidades de T. tridentata se mantuvieron sobre los 160 individuos por m².

4. SUSTRATOS DOMINADOS POR: PHRAGMATOPOMA MOERCHI Y PHRAGMATOPOMA MOERCHI-LESSONIA TRABECULATA.

Con el objeto de estudiar: a) la función de P. moerchi en el reclutamiento y persistencia de Lessonia trabeculata, y b) el efecto del dosel de L. trabeculata en la persistencia de las colonias de poliquetos tubícolas, se

FIG. 3.4 EXCLUSION EXPERIMENTAL DE TETRAPYGUS NIGER DE UN FONDO DOMINADO POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS.

Tegula tridentata (●) ($\bar{X} \pm 2 EE$)
Tetrapygnus niger (○)



manipularon experimentalmente fondos rocosos donde coexisten este invertebrado sésil filtrador y plantas adultas de L. trabeculata.

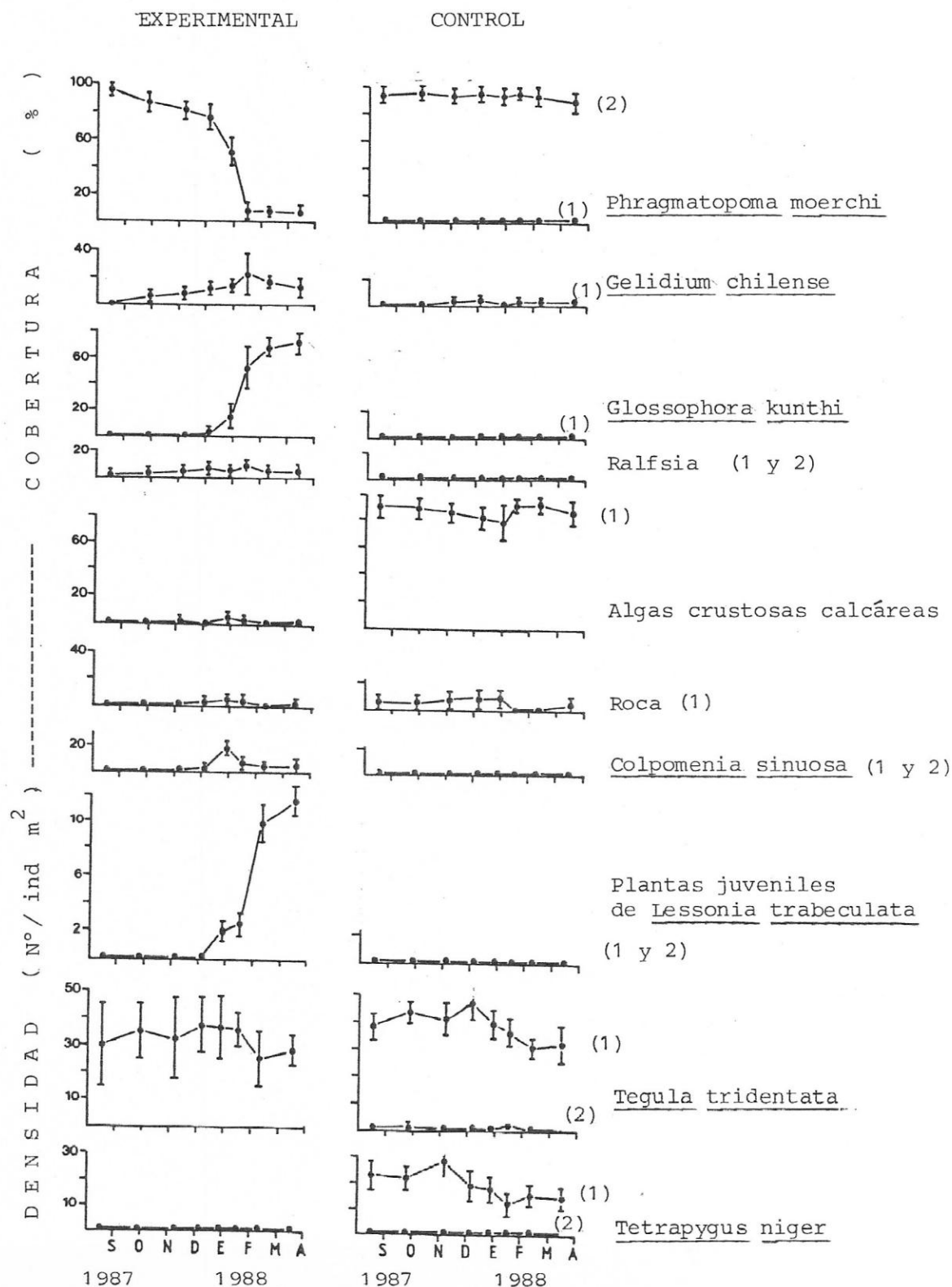
4.1 EFECTO DE PHRAGMATOPOMA. MOERCHI EN EL RECLUTAMIENTO ALGAL.

La evaluación, durante 8 meses, de fondos dominados por Phragmatopoma moerchi, mostró una disminución en la ocupación del sustrato primario (Fig. 3.5). Reclutamientos de G. chilense, G. kunthi y L. trabeculata ocurrieron en intersticios de los tubos y sobre el arrecife de P. moerchi (Fig. 3.5). Después de 8 meses de seguimiento, el sustrato fue dominado por G. kunthi, cubriendo el 70% del área. Reclutamientos de L. trabeculata ocurrieron a los 5 meses de iniciado el experimento, coincidiendo con una reducción en cobertura de P. moerchi en un 50%. Otras organismos como Ralfsia sp y algas crustosas calcáreas que reclutaron sobre sustrato rocoso libre y Colpomenia sinuosa que se asentó sobre los tubos de P. moerchi, no excedieron en conjunto el 20% de cobertura de las áreas experimentales. En contraste, Ralfsia sp y C. sinuosa no fueron observada en las áreas de control. Las densidades promedios de T. tridentata permanecieron sin grandes variaciones (aprox. 30 indiv/0.25 m²), a diferencia de la ausencia permanente de T. niger durante todo el transcurso del experimento (Fig. 3.5).

FIG. 3.5 EFECTO DE LAS COLONIAS DE PHRAGMATOPOMA MOERCHI EN EL
ASENTAMIENTO Y CRECIMIENTO DE PROPAGULOS DE ALGAS.

$$(\bar{X} \pm 2 \text{ EE})$$

- (1) Sustrato dominado por algas crustosas calcáreas.
Control para libre acceso a pastoreadores
- (2) Sustrato dominado por Ph. moerchi bajo el dosel de L. trabeculata.



Las áreas de control (Control 1) con libre acceso de erizos negros, mantuvieron la cobertura inicial de algas crustosas calcáreas. A diferencia de las áreas experimentales, las de control mantuvieron densidades de erizos en densidades entre 10 y 15 indiv/0.25 m². Las densidades promedios de T. tridentata (entre 30 y 50 indiv/0,25 m²) permanecieron en densidades relativamente constantes y comparables a las de la situación experimental.

A pesar de la evidente relación negativa entre la abundancia relativa de las colonias de poliquetos y las algas que emerge de las manipulaciones experimentales, la densidad de pastoreadores en las áreas experimentales y de control parece ser clave para la interpretación de los resultados. La diversidad algal que recluta sobre el arrecife de P. moerchi se produce por un escape espacial a los herbívoros bénticos, principalmente de T. niger. Esto, evidencia la facilitación de P. moerchi en el reclutamiento algal, la que se relaciona con la heterogeneidad de la barrera natural producida por los tubos de la colonia, dificultando las actividades de pastoreo de T. tridentata y T. niger. La disminución de la cobertura de P. moerchi y consecuente destrucción de sus colonias, se produce por efecto del reclutamiento y del crecimiento de las macroalgas que se asientan sobre estas.

4.2 EFECTO DEL DOSEL DE LESSONIA TRABECULATA EN LA PERSISTENCIA DE COLONIAS DE PHRAGMATOPOMA MOERCHI.

Tres eventos resaltan de la comparación entre colonias de P. moerchi sin dosel (experimental) y con dosel de L. trabeculata s (Control 2) (Fig. 3.5). El dosel de frondas y estipes de L. trabeculata sobre la colonia: a) Inhibe el reclutamiento algal sobre y entre los tubos de P. moerchi, b) Reduce el acceso de T. tridentata a las formaciones del poliqueto y a las plantas adultas de L. trabeculata y c) Evita la destrucción de la colonia, favoreciendo la formación de nuevos tubos y disminuyendo el desmembramiento de los ya existentes. En este contexto, la destrucción de las colonias de P. moerchi parece estar determinada principalmente por la acción ramoneadora de T. tridentata y por el reclutamiento y crecimiento de las algas. El sobrecrecimiento de las macroalgas, debería reducir significativamente los mecanismos de obtención del alimento de este organismo sésil filtrador.

La baja frecuencia de parches monoespecíficos de P. moerchi, en contraste con la alta representatividad del estado Lessonia - Phragmatopoma en huirales submareales de L. trabeculata y sus reclutamientos sobre y entre los tubos de P. moerchi, sugieren un proceso de sucesión de

fondos dominados por P. moerchi a sustratos dominados por L. trabeculata. La inhibición del pastoreo de T. niger y la facilitación del reclutamiento de L. trabeculata que genera la heterogeneidad espacial de las colonias , apoya fuertemente esta hipótesis.

DISCUSION

En huirales submareales subsuperficiales de L. trabeculata, Tetrapyqus niger y Tegula tridentata aparecen como importantes en la regulación de la cobertura algal. Los experimentos de manipulación de la densidad y diversidad de estos pastoreadores, muestran que si se pretende una recuperación de fondos dominados por algas crustosas calcáreas, es indispensable una remoción de ambos organismos. Esto determina que en un huiral de L. trabeculata, el efecto de la presión de herbivoría deba ser analizado como función de la densidad de ambas especies y no sólo de los erizos. En contraste, en huirales superficiales en el hemisferio boreal, los erizos parecen ser los responsables directos y únicos de la persistencia o cambio de los estratos vegetacionales (vease revisiones de Schiel y Foster 1986; Harrold y Pearse, 1987).

Generalmente, el efecto de la herbivoría de caracoles gastrópodos, como algunas especies de Tegula, ha sido desestimado en comunidades submareales de macroalgas. En este contexto, Moreno y Sutherland (1982) concluyen que Tegula atra no altera la persistencia y estabilidad de Macrocystis pyrifera en el sur de Chile, ya que T. atra

solo ingiere algas efímeras. Aunque las manipulaciones experimentales de T. tridentata muestran el efecto de estos organismos en la cobertura de algas bénticas, el tamaño y la estrategia reproductiva de T. tridentata, dificultó exclusiones experimentales comparables a las de T. niger. En consecuencia, y dada la abundancia de estos organismos en comunidades submareales de fondos duros, se requieren de diseños experimentales más adecuados que permitan conocer con mayor exactitud la función ecológica de estos organismos, y que determinen su importancia en la estabilidad de huirales submareales del litoral chileno.

La transformación de fondos dominados por algas crustosas calcáreas en áreas dominadas por macroalgas, de igual forma que la progresión anteriormente analizada en el Capítulo 2, no sucede por una vía de progresión directa. De los experimentos de manipulación de la densidad y diversidad de los herbívoros que mantienen fondos dominados por algas crustosas calcáreas, resultan diferentes parches de organismos, que pueden ser interpretados como estados alternativos o intermedios entre los dos estados estables alternativos propuestos. La Fig. 3.6, resume la direccionalidad de los cambios entre estados intermedios y alternativos, en función de la diversidad y densidad de herbívoros pastoreadores y de algunos mecanismos que organizan un huiral subsuperficial de L. trabeculata.

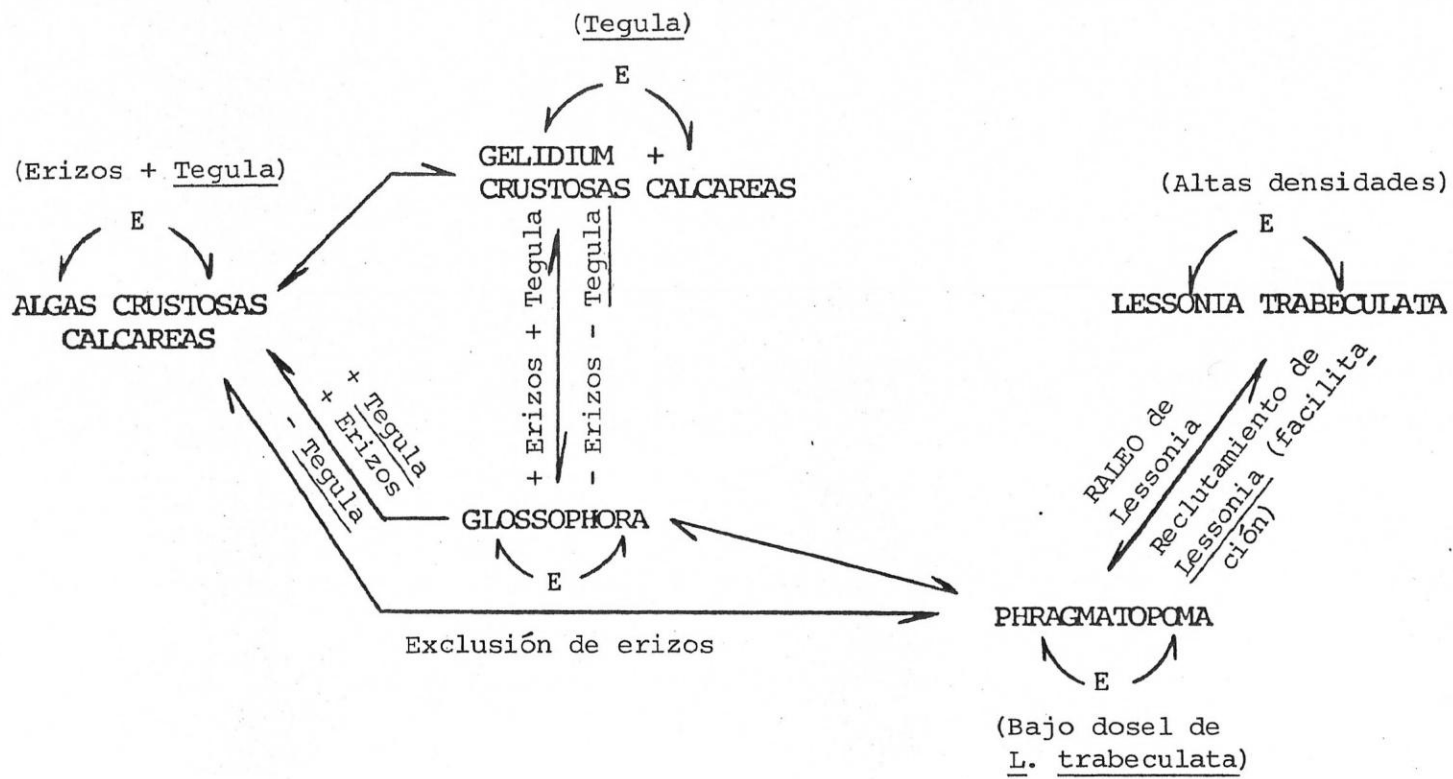


FIG. 3.6 MODELO FUNCIONAL DE LA PROGRESION DE FONDOS DOMINADOS POR ALGAS CRUSTOSAS CALCAREAS HACIA OTROS ESTADOS ESTABLES ALTERNATIVOS.

factores físicos y biológicos que determinarán la estabilidad y la persistencia de estos estados intermedios alternativos.

La manifestación y persistencia de los dos estados estables y alternativos propuestos para huirales submareales (Simenstad et al., 1978; Moreno y Sutherland, 1982; Harrold y Reed, 1985), han sido generalmente explicados en función de eventos no predecibles en tiempo ecológico o a través del resultado de eventos que generan consecuencias catastróficas para la población dominante (Breen y Mann, 1976b; Pearse et al., 1977; Mattison et al., 1977; Lissner, 1980; Harrold y Reed, 1985). Esto, ha llevado generalmente a estudiar las expresiones terminales (post-perturbación) de las comunidades, de forma que los resultados representan la interpretación de situaciones extremas. Los resultados de este estudio sugieren que en un huiral de L. trabeculata existen múltiples estados estables alternativos y que la progresión entre uno y otro estado puede ser predecible en función de la abundancia y diversidad de herbívoros pastoreadores. Estos cambios parecen suceder frecuentemente y sin consecuencias "catastróficas" para la población. Por otro lado, a pesar de que los experimentos de manipulación realizados en este estudio son de tipo "pulso" (sensu Bender et al., 1984), las

especies más importantes en densidad y biomasa estuvieron reproductivas durante todo el año. Esto reduce las eventuales diferencias en la interpretación de los resultados y que pudieran surgir de diseños experimentales del tipo "presión" (sensu Bender et al., 1984).

Finalmente, la inferencia realizada del efecto de los erizos en comunidades submareales (Simenstad et al., 1978; Moreno y Sutherland, 1982; Harrold y Pearse 1987), maximizada principalmente por la dependencia de los numerosos estudios realizados en Macrocystis pyrifera (véase revisión de Harrold y Reed, 1987), parece ser un problema de escala temporal y espacial. En este contexto, y en el estudio de los mecanismos que estructuran y organizan una comunidad submareal, parece ser evidente la necesidad de considerar la morfología de la planta dominante y la diversidad que caracterizan los huirales submareales.

C A P I T U L O 4

MECANISMOS DE REGULACION POBLACIONAL DE HERBIVOROS
ASOCIADOS A UN HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA.

INTRODUCCION

Numerosos trabajos documentan el efecto de los depredadores en la regulación poblacional de los herbívoros asociados a comunidades submareales de macroalgas (ver revisión de Schiel y Foster, 1986; Harrold y Pearse, 1987). En este contexto, nutrias (e.g. Enhydra lutris), peces (e.g. Semicossyphus pulcher, Centrostephanus coronatus), estrellas de mar (e.g. Pycnopodia helianthoides, Patiria miniata) y langostas (e.g. Homarus americanus, Panulirus interruptus) han recibido especial atención como controladores naturales de las densidades poblacionales y de las conductas tróficas de los erizos (e.g. Strongylocentrotus spp). En el hemisferio boreal, E. lutris ha sido caracterizada como el depredador más importantes en el control de las densidades de erizos (Estes y Palmisano, 1974; Estes, 1980; Estes et al., 1978, 1981, 1982). En California la depredación de S. pulcher y C. coronatus es un factor importante en la regulación poblacional de los erizos (Himmelman y Steel, 1971; Nelson y Vance, 1979; Tegner y Dayton, 1981; Cowen, 1983). Pycnopodia miniata y P. helianthoides en el hemisferio norte y Cosmasterias lurida y Meyenaster gelatinosus en el hemisferio sur, han sido

considerados importantes en la regulación poblacional de equinoideos (Mauzey et al., 1968; Paine y Vadas, 1968; Dayton et al., 1977; Vásquez y Castilla, 1984). La depredación de P. interruptus en California, produce el mayor efecto sobre la abundancia, la distribución, la frecuencia de tallas y la conducta alimentaria de varias especies de Strongylocentrotus (Tegner y Dayton, 1981; Tegner y Levin, 1983). Resultados similares se han encontrado para Homarus americanus, en las costas de Nova Scotia en Canadá (Breen y Mann, 1976b; Bernstein et al., 1981, 1983).

Comparativamente, el Pacífico Sur Oriental y específicamente comunidades submareales de Chile Central han recibido menor atención. Los estudios se han concentrado en la zona Sur y Austral (Alveal et al., 1973; Dayton et al., 1973; Dayton, 1974, 1985b; Moreno y Sutherland, 1982; Ojeda y Santelices, 1984a; Villouta y Santelices, 1984, 1986; Vásquez et al., 1984; Vásquez y Castilla, 1984; Moreno y Jara, 1984; Contreras y Castilla, 1987), contemplando generalmente descripciones puntuales de la estructura de comunidades submareales dominadas por Macrocystis pyrifera. Excepciones a lo anterior lo constituyen las manipulaciones experimentales de la densidad de erizos hechas por Castilla y Moreno (1982) en Chile Austral y por la exclusión del dosel del alga dominante realizadas por Moreno y Sutherland

(1982) en Valdivia y por Santelices y Ojeda (1984a) en la zona del Canal Beagle.

Específicamente para comunidades submareales de macroalgas en el litoral chileno, los antecedentes sobre mecanismos (biológicos y/o físicos) que regulan las densidades poblacionales de los herbívoros bénticos asociados, son escasos. Se ha sugerido que si hay depredadores equivalentes a los del hemisferio norte, estos serían incapaces de controlar las densidades poblacionales de sus presas (Castilla y Bahamonde, 1979; Castilla y Moreno, 1982). Sin embargo, en ambientes submareales someros, coexisten especies de depredadores (Dayton et al., 1977; Fuentes, 1981, 1982; Nuñez y Vásquez, 1987), formando un gremio (sensu Root, 1967), los que en su alimentación incluyen a los herbívoros más conspicuos de ambientes submareales de fondos duros. Esto permite postular, que la depredación multiespecífica sobre herbívoros bénticos juega un papel preponderante en la regulación de sus poblaciones. En consecuencia, más que buscar equivalentes ecológicos de depredadores topes (sensu Paine [1966] y comunes para el hemisferio norte), en bosques submareales de L. trabeculata es necesario evaluar el efecto aditivo de un gremio de depredadores, sobre los los herbívoros que reducen la cobertura algal.

En este contexto, dada la importancia de T. tridentata y T. niger, en la persistencia y estabilidad de un huiral de L. trabeculata (Capítulos 2 y 3), este estudio documenta en primer lugar: el efecto de la depredación multiespecífica, sobre estos herbívoros pastoreadores. Para esto se cuantificó: a) la distribución temporal de las abundancias y b) los contenidos gástricos, de las principales especies de carnívoros presentes en el área de estudio.

Por otro lado, a pesar de la evidencia que muestra el efecto de los equinoideos sobre macroalgas submareales, se desconocen las causas que determinan la concentración y la persistencia de agregaciones masivas de estos organismos. La formación de agregaciones de erizos ha sido considerado como el principal factor en la destrucción de comunidades submareales de macroalgas (ver revisión de Harrol y Pearse, 1987). Se ha postulado que estos "frentes de erizos", son el resultado de conductas de defensa ante depredadores (Bernstein y Mann, 1982), y de concentración de alimento (Vadas et al., 1986). El movimiento de agua (olas y corrientes costeras), es también un factor importante que influye sobre la conducta, la morfología y la abundancia de muchas especies incluyendo anémonas (Kohel, 1977), esponjas (Watson, 1976), bivalvos (Harger, 1970; Price, 1982),

gastrópodos (Menge, 1978; Dethier, 1982), crustáceos (Hines, 1982), algas (Choat y Shield, 1982) y erizos (Russo, 1977; Cowen et al., 1982; Ebert, 1982; Lissner, 1983). Para algunas especies de erizos del género Strongylocentrotus del hemisferio boreal se ha demostrado que el movimiento de agua, reduce las abundancias locales de estos organismos. Esto permite la recuperación de la cobertura algal, por relajación de la presión de pastoreo (Lissner, 1980; Choat y Shield, 1982; Cowen et al., 1982; Dethier, 1982).

En áreas submareales someras del litoral norte y central de Chile continental, el erizo más abundante es Tetrapyqus niger (observación personal). Concentraciones de gran densidad de esta especie impiden el asentamiento de propágulos y mantiene extensas áreas dominadas por algas crustosas calcáreas (Capítulo 3). Por la incapacidad morfológica de T. niger para capturar y manipular algas a la deriva (Vásquez, 1986; Contreras y Castilla, 1987) y la importancia del movimiento de agua como transportador de material algal, este trabajo postula que en ambientes submareales dominados por L. trabeculata, la formación de agregaciones locales de erizos está directamente relacionada con intensidades locales de movimiento de agua. La formación de agregaciones de T. niger en áreas con mayor movimiento de agua favorecería la retención entre las

espinas de algas a la deriva, las que eventualmente podrían ser incorporadas a su alimentación. Así, este estudio, evalúa además, la importancia del movimiento de agua, en la formación de agregaciones de T. niger, por medio de correlaciones entre la abundancia de erizos y la intensidad de movimiento de agua en el interior de una comunidad submareal dominada por L. trabeculata.

MATERIALES Y METODOS

1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCION ESPACIAL

Entre agosto 1986 y diciembre 1987 en Playa El Francés se registró la abundancia, la distribución espacial y el espectro trófico de los organismos más conspicuos, asociados con L. trabeculata. Los organismos considerados en los muestreos, fueron elegidos por estar relacionados directa (herbívoros pastoreadores) o indirectamente (depredadores bentónicos y peces carnívoros), con la estructura y organización del huiral submareal de L. trabeculata.

La unidad básica de muestreo utilizada correspondió a los transectos permanentes descritos en el Capítulo 1. Para estudiar la abundancia y la distribución de los tamaños de los herbívoros más importantes en la comunidad, se utilizó un cuadrante de $0,25 \text{ m}^2$, elegido en función del tamaño de los individuos de las dos especies de pastoreadores bénticos predominantes. Este cuadrante, fue ubicado cada 10 m, a cada lado de la línea demarcatoria de los transectos permanentes. Todos los organismos incluidos en el cuadrante fueron recolectados en bolsas de malla

(trama 1 mm) etiquetadas, y llevados al laboratorio donde fueron identificados, contados y medidos. Esto permitió evaluar la variación temporal y la distribución batimétrica de la densidad y de los tamaños promedios de los herbívoros bénticos asociados con L. trabeculata.

Los transectos permanentes de muestreo en Playa El Francés, sirvieron como referencia para evaluar por medio de un censo visual, la composición y abundancia relativa de la fauna ictica. A lo largo de la línea demarcatoria de cada transecto, se establecieron cuatro estaciones de observación a 3, 6, 9 y 12 m de profundidad. En cada estación un buzo permaneció durante de 5 minutos, registrando la riqueza de especies y el número de individuos por especie, las que fueron transformadas en abundancia relativa (número de individuos por 5 minutos de observación) de acuerdo con el método descrito por Kimmel (1985). Dada las condiciones oceanográficas del área de estudio y la metodología empleada, el límite promedio de visibilidad del observador debe estimarse en aproximadamente 25 m².

2. MOVIMIENTO DE AGUA

Con el objeto de evaluar el efecto del movimiento de agua (Corrientes locales producidas por el oleaje) en la

formación de agrupaciones de Tetrapyqus niger, durante mayo y junio de 1987 (meses de mayor oleaje en el área de estudio), se cuantificó la relación entre densidad de erizos ($N \text{ ind/m}^2$) e intensidades locales del movimiento de agua, en el interior del huiral submareal. En el presente estudio, movimiento de agua se refiere a las corrientes de fondo generadas por las olas, en zonas de baja profundidad.

Para medir movimiento de agua se utilizó el método indirecto, descrito por Doty (1971), evaluando el porcentaje de disolución de bloques de carbonato de calcio, expuestos a corrientes locales de fondo. Cubetas plásticas para hielo, fueron utilizadas como moldes, produciendo así bloques de igual forma y tamaño. Los bloques fueron pegados sobre planchas de acrílico, etiquetados y estandarizados a peso constante por 48 hr a 60° C. Grupos de 3 bloques de CaCO_3 , individualmente amarrados a plomos utilizados en buceo, fueron puestos sobre rocas, en 9 sitios en el interior del huiral subsuperficial. Los bloques fueron retirados a las 24 hr y nuevamente estandarizados a peso constante en el laboratorio. La pérdida de peso de cada bloque de CaCO_3 , fue determinado por diferencia.

La densidad de erizos fue cuantificada usando cuadrantes de fierro (1 m^2), lanzados al azar desde una

embarcación, en cada una de las áreas en que se midió movimiento de agua, en las inmediaciones de los bloques de CaCO_3 . Este método se utilizó por la escasa abundancia de estratos vegetacionales altos en los sitios de medición de movimiento de agua. Esto, habría dificultado la posición de los cuadrantes sobre el sustrato.

3. ESPECTRO TROFICO DE HERBIVOROS PASTOREADORES Y PECES CARNIVOROS ASOCIADOS A LESSONIA TRABECULATA.

Entre diciembre de 1986 y diciembre de 1987, 5 recolecciones fueron usadas para determinar el contenido gástrico de Tetrapyqus niger y de Tegula tridentata. Trimestralmente, 10 T. tridentata y 10 T. niger fueron inyectados en el terreno con formaldehído al 8%, y llevados al laboratorio para su análisis. Previa disección, los contenidos gástricos de los erizos fueron vertidos en una cápsula de Petri, reticulada con 100 puntos de intersección. La cuantificación de las presas se realizó de acuerdo al método descrito por Vázquez et al., (1984). La evaluación de los contenidos gástricos de T. tridentata, se realizó de manera similar. Sólo se reemplazó la cápsula de Petri por un portaobjeto reticulado con 20 puntos de intersección.

Dada la abundancia y la frecuencia de Meyenaster gelatinosus en el área de estudio, se cuantificó la dieta in situ de este asteroideo. Un buzo recorrió una distancia de 200 m, durante cada visita al área de estudio, registrando su densidad, y la diversidad y el número de presas en los estómagos evertidos. Las evaluaciones realizadas entre agosto de 1986 y diciembre de 1987, permitieron cuantificar la abundancia, la distribución batimétrica y el espectro trófico de M. gelatinosus.

La amplitud trófica de los peces carnívoros más abundantes en el área, se cuantificó por el análisis de sus contenidos gástricos. Los peces fueron capturados con arpón (buceo apnea) y con red de enmalle calada por intervalos de 12 horas. Mediante estas metodologías, se recolectaron entre julio de 1986 y agosto de 1987, 63 Semicossyphus maculatus, 76 Mugiloides chilensis y 81 Cheylodactylus variegatus. Los individuos recolectados, fueron inyectados en terreno con formaldehído al 8% y llevados al laboratorio para el recuento e identificación de presas.

RESULTADOS

1. ABUNDANCIA, DISTRIBUCION ESPACIAL Y ESPECTRO TROFICO DE
TETRAPYGUS NIGER.

Tetrapyqus niger tiene una distribución discontinua en el huiral de L. trabeculata, formando agrupaciones sobre sustrato rocoso estable. La Fig. 4.1, resume la distribución de T. niger, en el área de estudio, durante 18 meses de muestreo. El erizo negro concentra su abundancia entre los 20 y 40 m del transecto permanente de muestreo. Sólo algunos encuentros aislados y poco frecuentes de individuos juveniles, fueron registrados en el interior de los discos de fijación de adultos de L. trabeculata. A los 20 m del inicio del transecto de muestreo, se encontraron las densidades máximas de erizos adultos, constituyendo una de las numerosas situaciones de "fondos blanqueados" ("barren ground", sensu Lawrence, 1975). Estos fondos, se presentan como parches en el huiral, y se caracterizan por una cobertura cercana al 100% de algas crustosas calcáreas y por grandes densidades de erizos negros asociados. Temporalmente, las densidades más bajas de T. niger, se manifiestan durante los meses de invierno (Fig. 4.2). Por el contrario, durante el periodo primavera-verano,

FIG. 4.1 TETRAPYGUS NIGER: DISTRIBUCION DE LA DENSIDAD EN
LOS TRANSECTOS DE MUESTREO EN PLAYA EL FRANCÉS.
(octubre 1986 - diciembre 1987)
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)

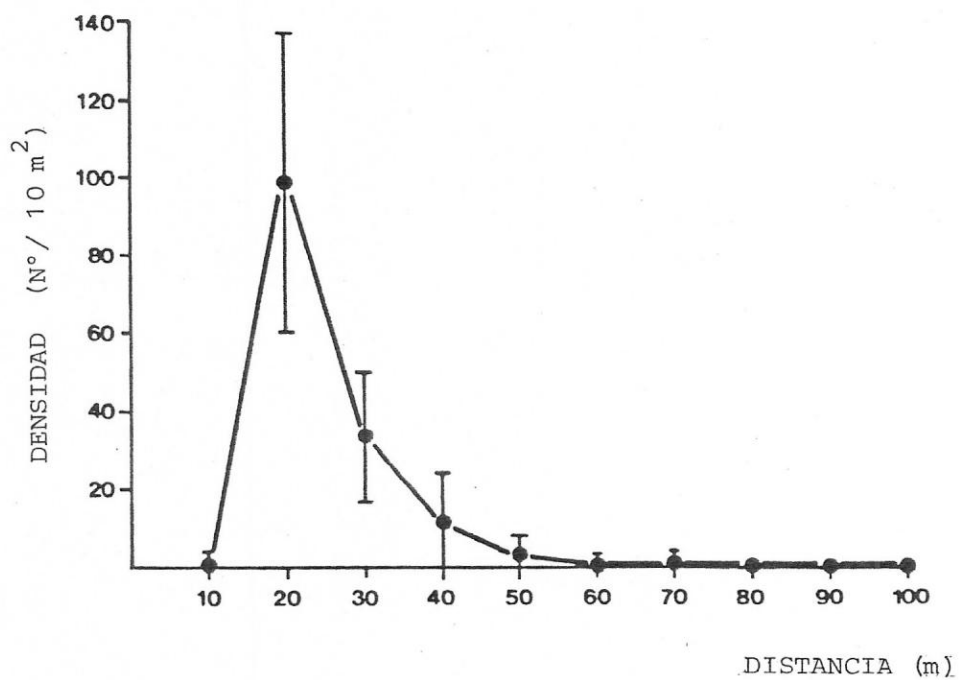
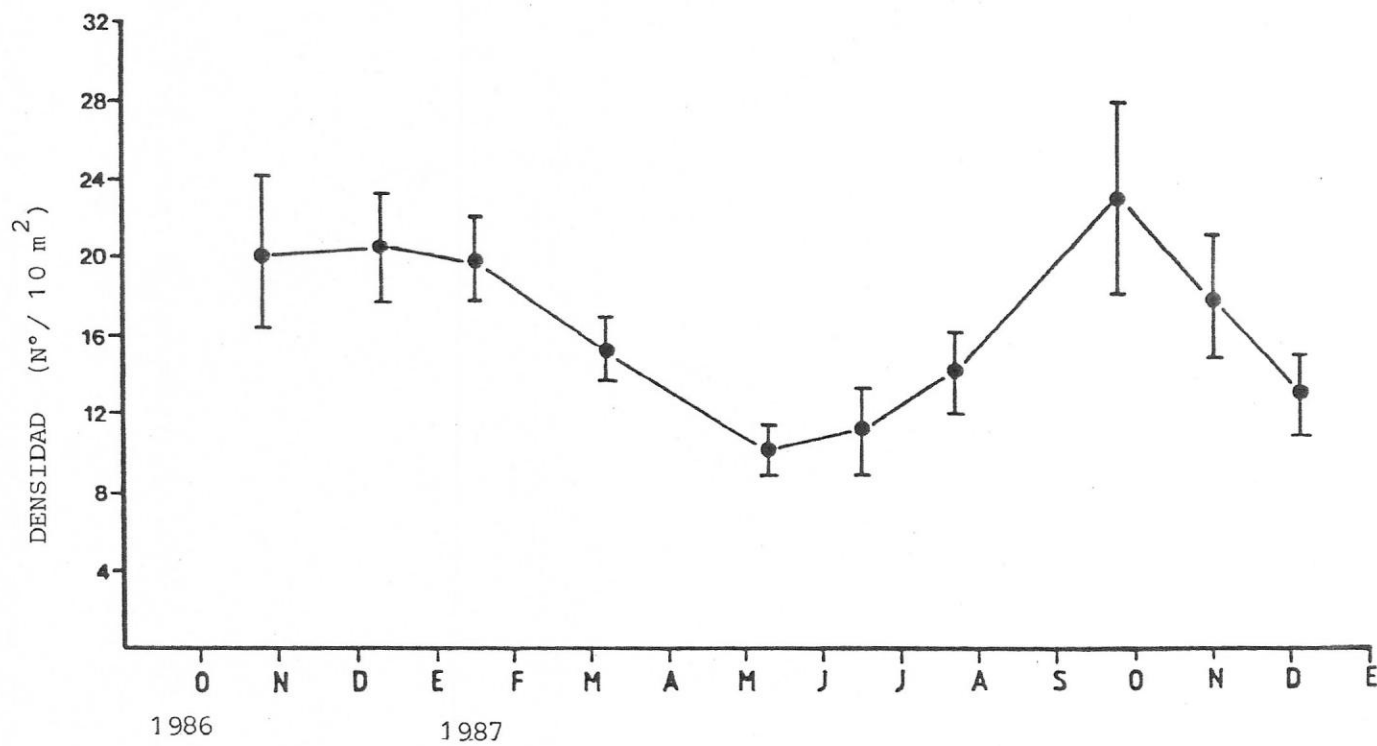


FIG. 4.2 TETRAPYGUS NIGER: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA DENSIDAD
EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCES.
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)



se hallan las densidades máximas, con valores promedios de 20 ind/10 m² (octubre y diciembre 1986) y de 22 ind/10 m² (octubre 1987).

El seguimiento temporal de los tamaños promedios de erizos negros (Fig. 4.3), muestra una distribución homogénea de sus tallas. Esto sugiere, que los máximos en densidad que se observaron durante primavera-verano, no pueden ser explicados en función de reclutamiento de organismos juveniles. Es más, en el área de estudio, no se observó reclutamiento masivo de individuos juveniles, durante los 18 meses de muestreo. Por el contrario, en zonas intermareales de Playa El Francés y áreas cercanas, se observó intensos reclutamientos de T. niger (< 20 mm), durante Febrero y Marzo. Los tamaños observados y la escasa variabilidad de los valores promedios (Fig. 4.3), sugieren que las poblaciones de T. niger en el huiral de L. trabeculata, están formadas casi exclusivamente por organismos adultos.

La concentración de individuos adultos de T. niger podrían ser explicadas por conductas migratorias, como respuesta a perturbaciones generadas por movimiento de agua. La Fig. 4.4, muestra la correlación entre la densidad de erizos (N ind/m²) y el movimiento de agua, medido como porcentaje de disolución de bloques de carbonato de calcio.

FIG. 4.3 TETRAPYGUS NIGER: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LOS
TAMAÑOS PROMEDIOS EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCES.
($\bar{X} \pm 2 EE$)

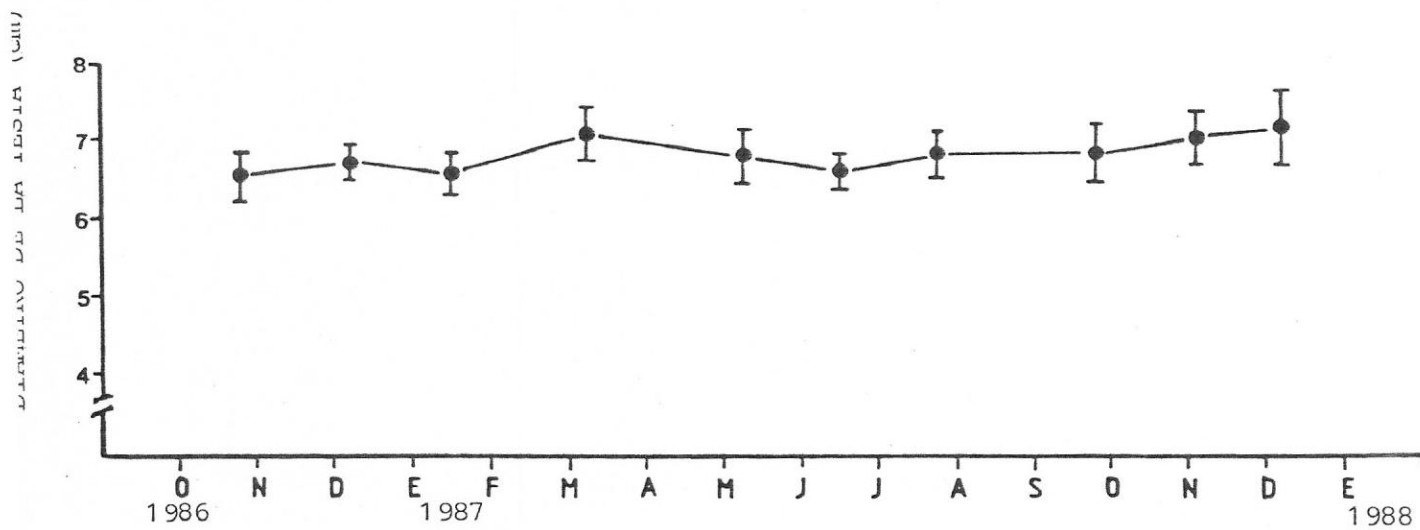


FIG. 4.4 ANALISIS DE CORRELACION ENTRE LA DENSIDAD DE TETRAPYGUS NIGER Y LA INTENSIDAD DE LAS CORRIENTES DE FONDO (medido como porcentaje de disolución de bloques de CaCO_3).

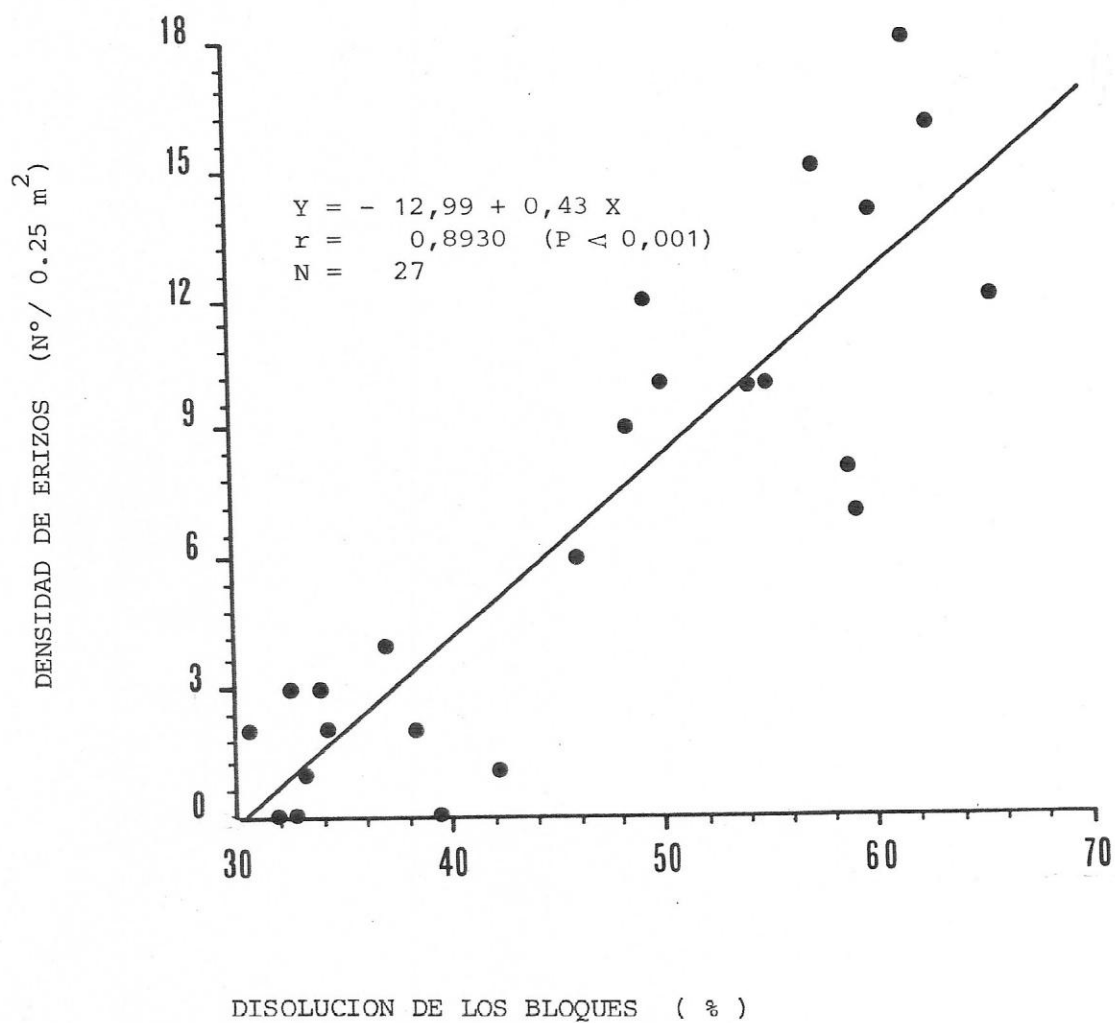


TABLA 4.1 TETRAPYGUS NIGER: ESPECTRO TROFICO Y RESULTADO DE LOS
ANALISIS DE LOS CONTENIDOS GASTRICOS.

ITEM	N	AR (%)
<u>Lessonia trabeculata</u>	915	18,3
<u>Gelidium chilensis</u>	64	1,3
<u>Halopteris variegatus</u>	201	4,0
<u>Corallina officinalis</u>	606	12,1
<u>Polisiphonia sp</u>	83	1,7
Algas crustosas calcáreas	1.337	26,7
Sin contenido	1.794	35,9
TOTAL	5.000	100,0

N = Número de observaciones (puntos de intersección en la placa de Petri) en 50 individuos analizados.

AR (%) = Abundancia relativa de las presas en el total de los contenidos gástricos analizados.

pequeñas piedras sobre sustrato arenoso. Las mayores densidades se observan entre los 50 y 60 m del transecto, 7 a 8 m de profundidad, donde T. tridentata alcanza densidades cercanas a los 50 ind/0.25 m² (Fig. 4.5).

La variación temporal de la abundancia de Tegula tridentata en el área de estudio (Fig. 4.6), indica que las menores densidades se observaron en los meses de otoño de 1987.

La variación temporal de los tamaños promedios de Tegula tridentata (Fig. 4.7), muestra una constancia en las tallas durante el período de muestreo, con un leve descenso en julio de 1987. El análisis de los histogramas de frecuencia de tamaños (Fig. 4.8) muestra un episodio de reclutamiento de individuos pequeños durante este mismo período. Aunque el reclutamiento de enero de 1987 se confirma por la disminución de los tamaños promedios, los histogramas de frecuencia (Fig. 4.8), muestran la presencia permanente de tallas pequeñas de T. tridentata entre enero y diciembre de 1987. Esto sugiere, que el reclutamiento de juveniles ocurre durante todo el año, y que la falta de individuos juveniles de T. tridentata durante octubre y diciembre de 1986 se deba, probablemente a deficiencias en el muestreo, relacionadas con la recolección de organismos tan pequeños.

FIG. 4.5 TEGULA TRIDENTATA: DISTRIBUCION DE LA DENSIDAD EN LOS TRANSECTOS DE MUESTREO EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCÉS. (octubre 1986 - diciembre 1987) ($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)

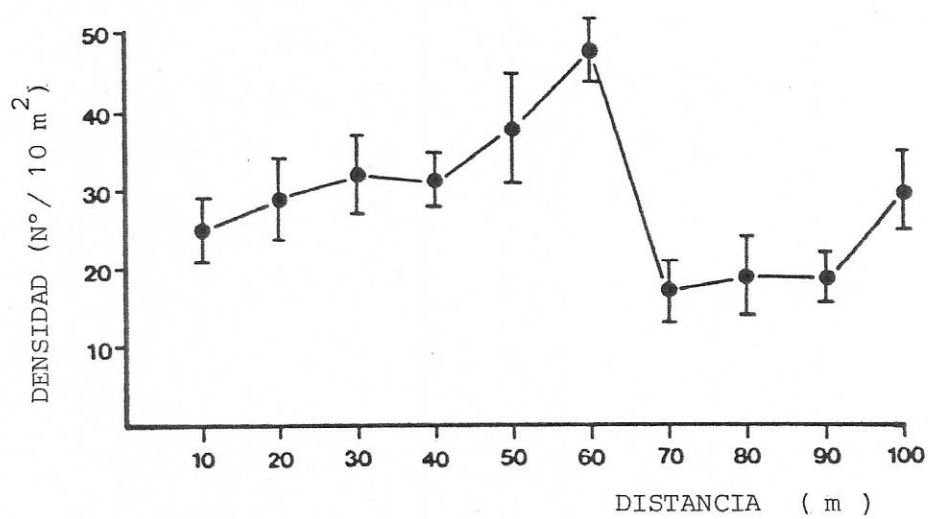


FIG. 4.6 TEGULA TRIDENTATA: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA DENSIDAD
EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCES.
($\bar{X} \pm 2 EE$)

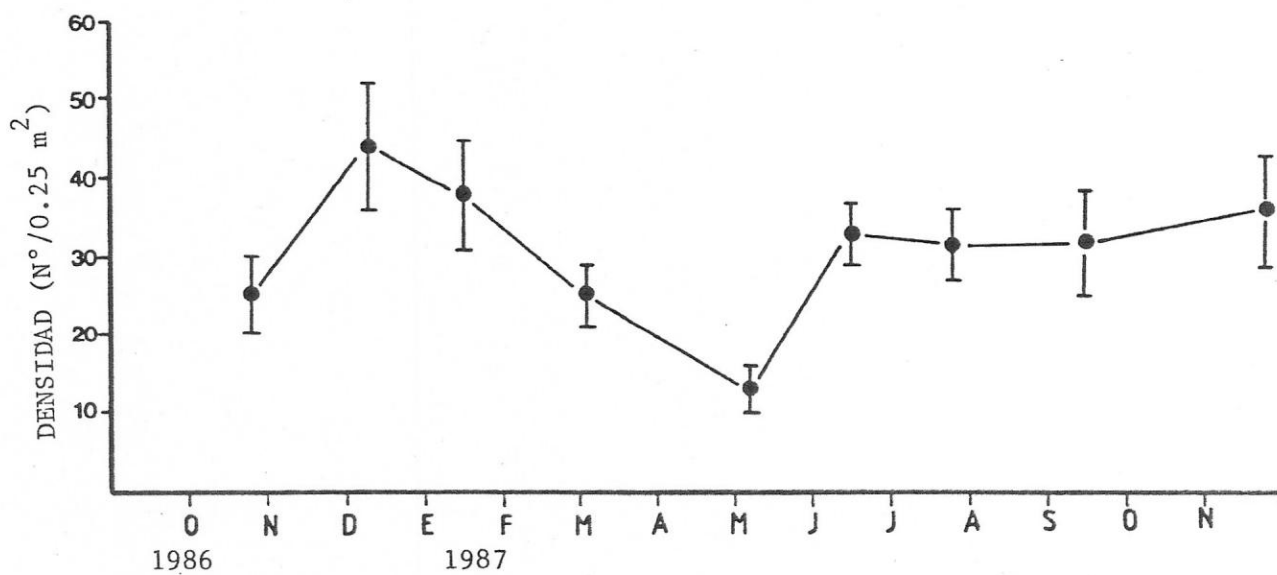


FIG. 4.7 TEGULA TRIDENTATA: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LOS TAMAÑOS PROMEDIOS EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCÉS ($\bar{X} \pm 2 EE$)

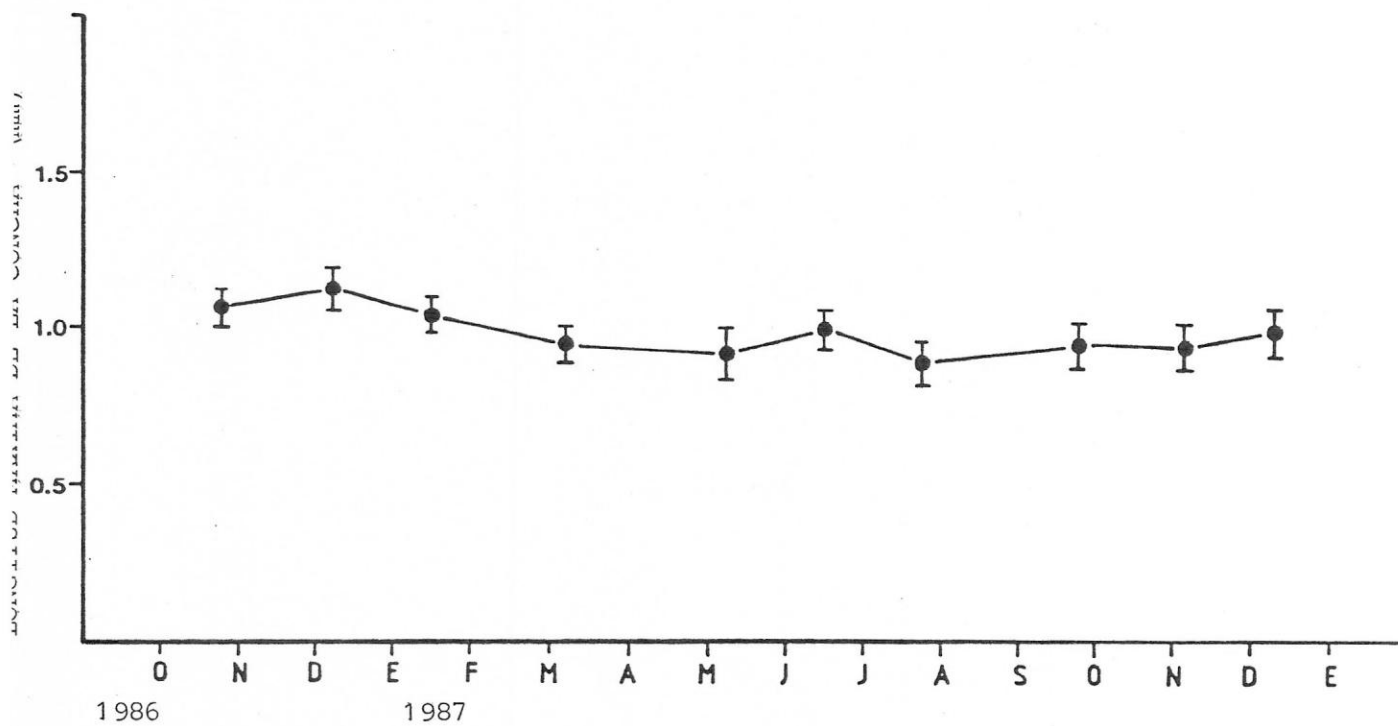
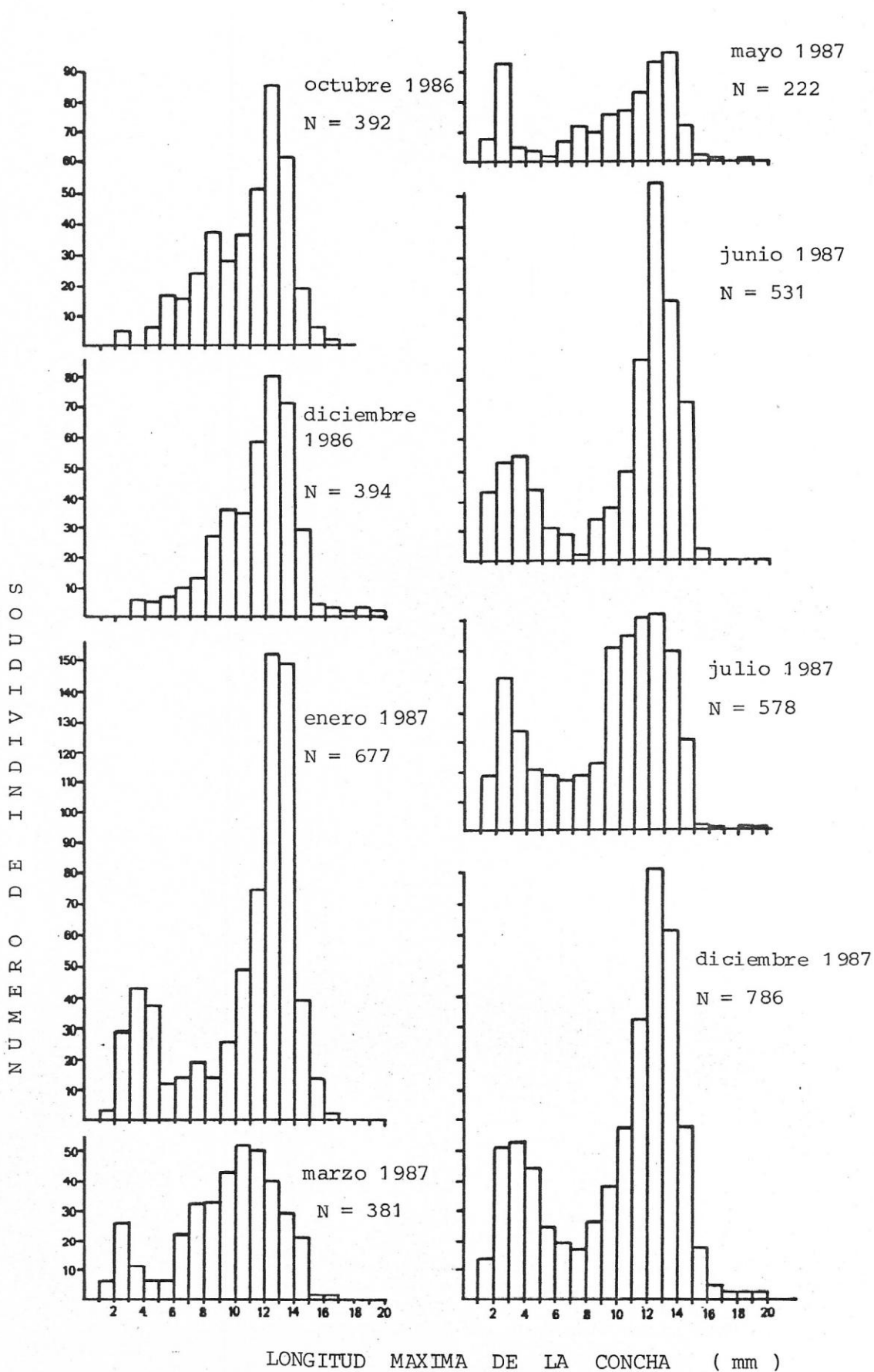


FIG. 4.8 *TEGULA TRIDENTATA*; DISTRIBUCION TEMPORAL DE LAS FRECUENCIAS DE TAMAÑO EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCÉS.



La Tabla 4.2 muestra a T. tridentata como un organismo omnívoro, que tiene un espectro trófico de 19 presas, que incluyen invertebrados y algas. En los contenidos gástricos analizados, algas crustosas calcáreas y L. trabeculata son las presas más abundantes.

3. ABUNDANCIA, DISTRIBUCION ESPACIAL Y ESPECTRO TROFICO DE MEYENASTER GELATINOSUS.

Meyenaster gelatinosus, es el asteroideo más abundante y frecuente en el huiral de L. trabeculata en Playa El Francés. Las mayores densidades se encuentran entre 3 y 4 m de profundidad (30 m del transecto de muestreo) (Fig. 4.9A), relacionándose positivamente con la distribución de Tetrapyqus niger (Fig. 4.1), que es la presa más frecuente en sus estómagos evertidos (Tabla 4.3). La distribución espacial de M. gelatinosus está correlacionada positivamente con la distribución ($r=0.94$ $P<0.001$), y con la abundancia ($r=0.64$ $P<0.005$) de T. niger (Figs. 4.2 y 4.10). La frecuencia de ocurrencia de M. gelatinosus, en las áreas de su mayor densidad, alcanzan a un 70% durante el periodo de estudio (Fig. 4.9B). La frecuencia y las densidades promedios de M. gelatinosus, disminuyen hacia

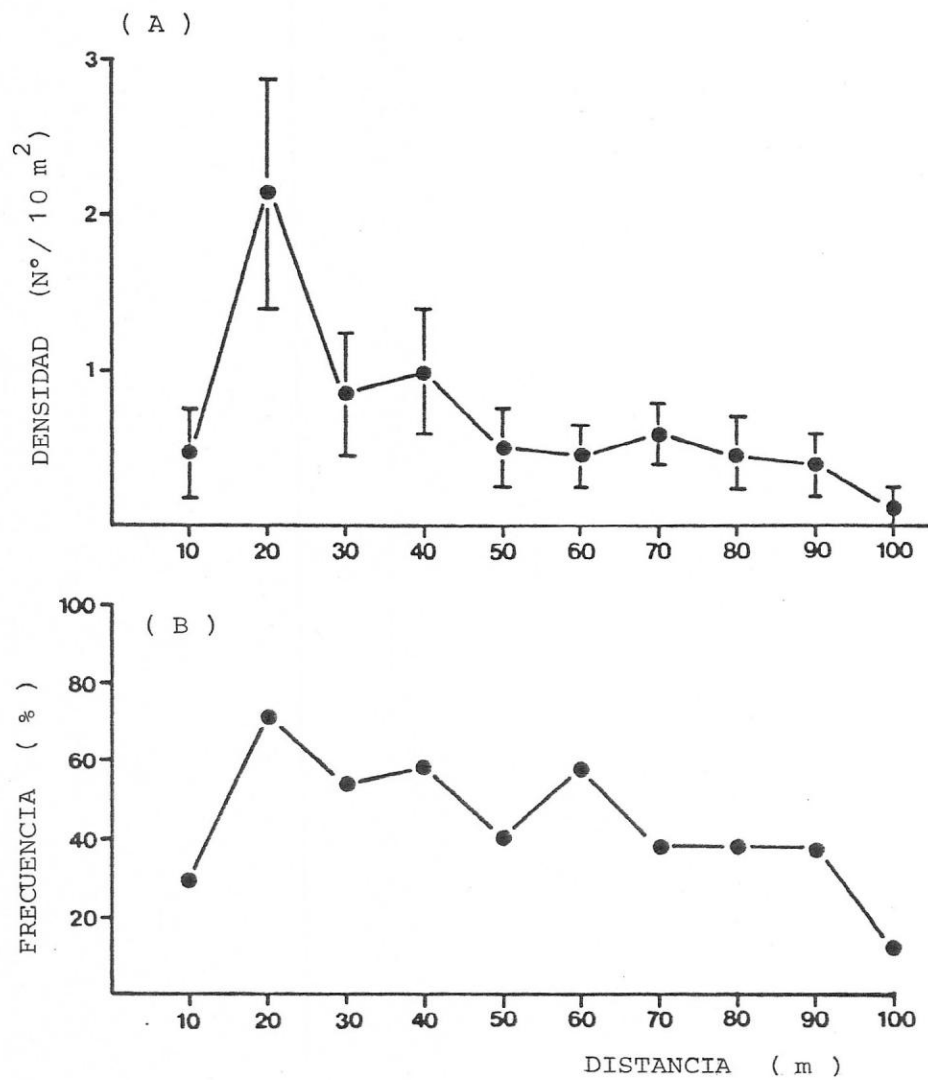
TABLA 4.2 TEGULA TRIDENTATA: ESPECTRO TROFICO Y RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO.

ITEM	N	AR (%)
<u>Lessonia trabeculata</u>	107	10,7
<u>Enteromorpha</u> sp	32	3,2
<u>Gelidium chilensis</u>	76	7,6
<u>Hildenbrandtia</u> sp	21	2,1
<u>Polysiphonia</u> sp	15	1,5
<u>Glossophora kunthi</u>	41	4,1
Algas crustosas calcáreas	284	28,4
Algas unicelulares ramificadas	32	3,2
Ulvoides	56	5,6
Diatomeas	78	7,8
Briozoos	27	2,7
Foraminíferos	50	5,0
Nemátodos	22	2,2
Ostrácodos	15	1,5
Cirripedios	13	1,3
Esponjas	38	3,8
Anfípodos	27	2,7
Detrito	30	3,0
Sin contenido	36	3,6
TOTAL	1.000	100,0

N = Número de observaciones (puntos de intersección en la placa de Petri) en 50 individuos analizados.

AR (%) = Abundancia relativa de las presas en los contenidos gástricos analizados.

FIG. 4.9 MEYENASTER GELATINOSUS: DISTRIBUCION DE LA DENSIDAD (A) Y DE LA FRECUENCIA DE OCURRENCIA (B) EN EL HUIRAL DE PLAYA EL FRANCÉS.
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)



ambos extremos de distribución batimétrica de L. trabeculata (Fig. 4.9). La densidad de este asteroídeo (Fig. 4.10), decrece durante los meses de verano (0,4-0,5 ind/10 m²), alcanzando valores máximos a fines de invierno y primavera.

El análisis in situ de los estómagos evertidos de M. gelatinosus (418 observaciones durante 17 meses de muestreo), muestra un espectro trófico que incluye a 17 presas (Tabla 4.3). Como la mayoría de los asteroídeos sometidos a este tipo de análisis trófico, numerosos individuos (273) fueron observados sin presas en sus estómagos evertidos. Si estos individuos se excluyen del análisis, T. niger es sin duda la presa más frecuente (43.4%). Balanus sp. (11.0%), Tegula tridentata (9.6%), Semele solida (8.3%) y Crassilabrum crassilabrum (8.3%) siguen en importancia al erizo negro. Las 12 presas restantes, representan menos del 20% en la alimentación de M. gelatinosus. Además de incluir en su dieta a otros asteroídeos como Heliaster helianthus y Stichaster striatus, M. gelatinosus depreda sobre organismos de su misma especie (Tabla 4.3).

Los resultados del análisis cuantitativo del espectro trófico de M. gelatinosus sugieren, que la depredación sobre T. niger podría ser considerada importante

FIG. 4.10 MEYENASTER GELATINOSUS: DISTRIBUCION TEMPORAL
DE LA DENSIDAD EN EL HUICAL DE PLAYA EL FRANCÉS.
($\bar{X} \pm 2 EE$)

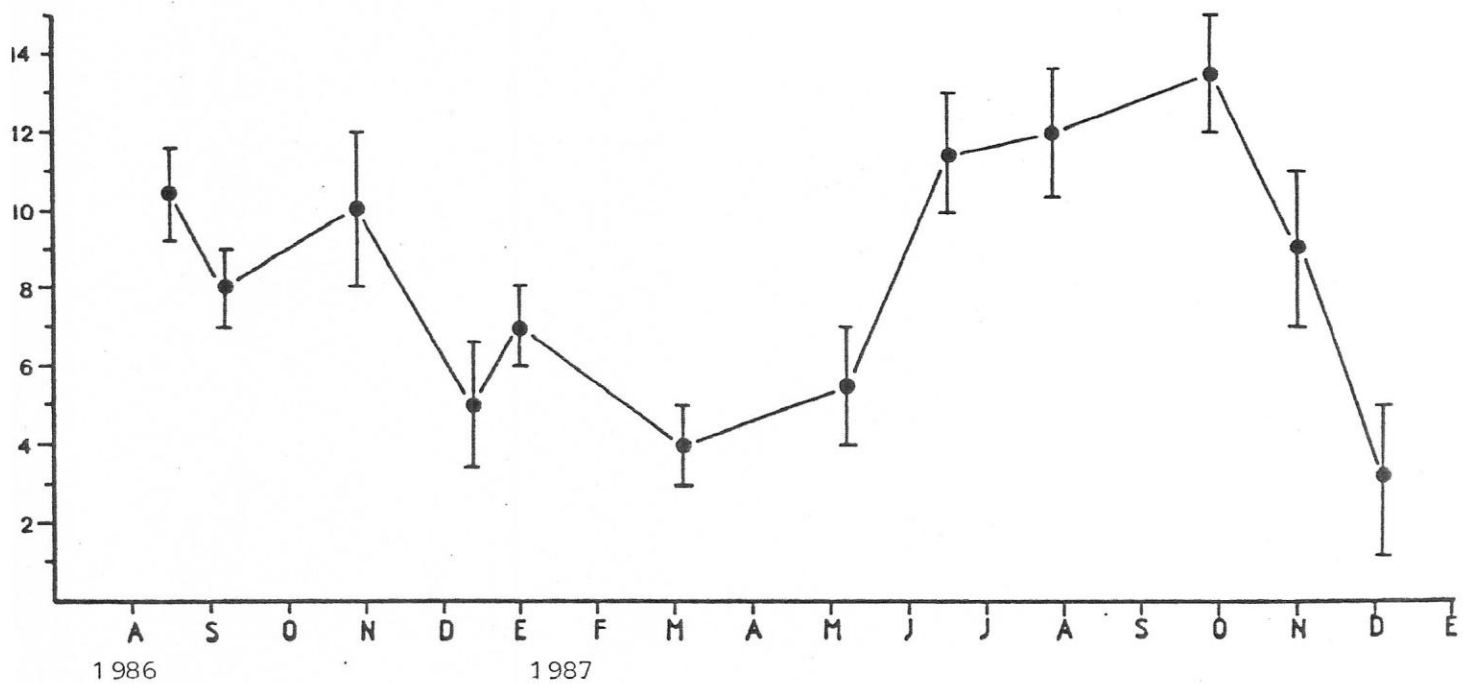


TABLA 4.3 MEYENASTER GELATINOSUS: ESPECTRO TROFICO Y RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO (IN SITU).

PRESAS	N	F	F*
<u>Tetrapyqus niger</u>	63	15,5	43,4
<u>Brachidontes granulata</u>	1	0,3	0,7
<u>Semele solida</u>	12	2,9	8,3
<u>Crassilabrum crassilabrum</u>	12	2,9	8,3
<u>Tegula tridentata</u>	14	3,3	9,6
<u>Crepipatela dilatata</u>	3	0,7	2,1
<u>Chiton sp</u>	5	1,2	3,4
<u>Heliaster helianthus</u>	3	0,7	2,1
<u>Stichaster striatus</u>	2	0,5	1,7
<u>Meyenaster gelatinosus</u>	3	0,7	2,1
<u>Fissurella sp</u>	1	0,2	0,7
<u>Nassarius gayi</u>	6	1,4	4,4
<u>Balanus sp</u>	16	3,8	11,0
<u>Homalaspis plana</u>	1	0,2	0,7
<u>Petrolisthes sp</u>	1	0,2	0,7
<u>Taliepus dentatus</u>	1	0,2	0,7
Carroña	1	0,2	0,7
Sin contenido	273	65,3	
TOTAL	418	100,0	

N = Número de observaciones

F = Frecuencia de las presas en los estómagos, sobre el total de observaciones (N).

F* = Frecuencia de las presas sin considerar a los individuos sin contenido en sus estómagos evertidos.

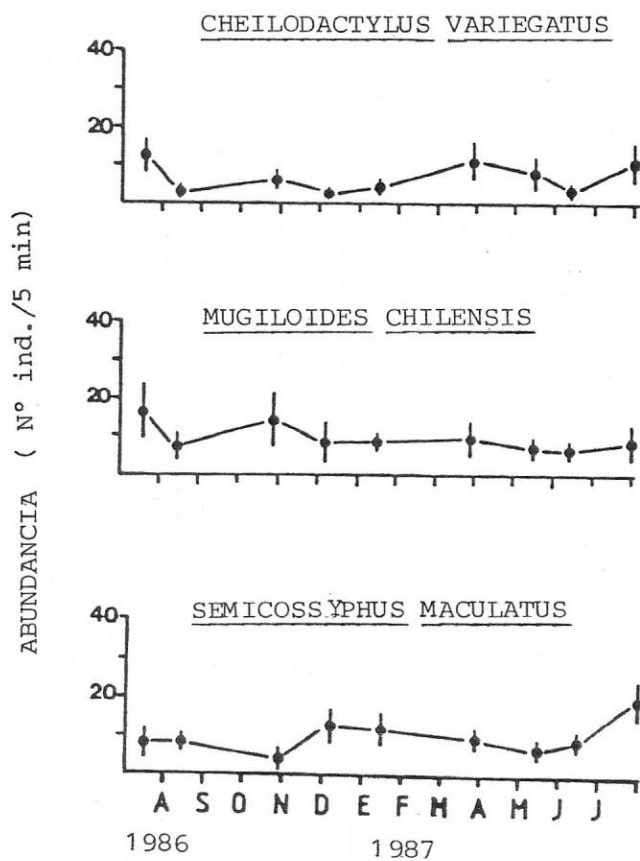
en la manifestación de sus abundancias locales, especialmente de organismos adultos. Considerando el efecto de T. niger sobre la cobertura algal, la disminución de sus abundancias por depredación, debería reducir la presión de pastoreo de estos organismos sobre macroalgas bénticas.

4. ABUNDANCIA, DISTRIBUCION ESPACIAL Y ESPECTRO TROFICO DE PECES CARNIVOROS ASOCIADOS A LESSONIA TRABECULATA.

Entre julio de 1986 y julio de 1987 se registró la abundancia y la distribución espacial de peces asociados al huiral de L. trabeculata en Playa El Francés. Siete especies de peces son las más frecuentes y abundantes: Aploactylus punctatus, Cheilodactylus variegatus, Mugiloides chilensis, Chromis crusma, Semicossyphus maculatus, Isacia conceptionis y Paralabrax humeralis. Entre estas especies, C. variegatus, M. chilensis y S. maculatus son los carnívoros de mayor frecuencia y abundancia en el área.

La Fig. 4.11, ilustra la variación temporal de la abundancia (N ind/ 5 minutos de observación) de las 3 especies de carnívoros mencionadas. No hay tendencias estacionales marcadas, y sus patrones de distribución y abundancia son variables durante el periodo de estudio.

FIG. 4.11 DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA RELATIVA DE TRES PECES CARNIVOROS ASOCIADOS AL HUIRAL DE LESSONIA TRABECULATA EN PLAYA EL FRANCÉS.
 $(\bar{X} \pm 2 \text{ EE})$



La abundancia relativa de las 3 especies de peces carnívoros aumentan con la profundidad, observándose las mayores concentraciones entre 9 y 12 m, y se relaciona con la mayor abundancia de plantas de L. trabeculata (Fig. 4.12).

La Tabla 4.4, muestra los resultados del análisis de los contenidos gástricos de 76 Mugiloides chilensis. Poliquetos (5 spp), moluscos (16 spp), crustáceos (16 spp), equinodermos (2 spp) y equiuridos (1 sp) constituyen el espectro trófico de esta especie, incluyendo 40 taxa de invertebrados. Los moluscos representan en conjunto el 32,9% del número total de presas. En este grupo de invertebrados, Nassarius gayi es el más frecuente (13,2%) en los estómagos analizados. Los crustáceos constituyen el 47,4% del número total de presas, donde el grupo de los porcelánidos representan 52,9% de su abundancia. Tetrapyqus niger, es la segunda presa numéricamente más abundante y la de mayor frecuencia (34,2%) en los contenidos gástricos de M. chilensis.

El espectro trófico, la frecuencia y la abundancia relativa de las presas, en los contenidos gástricos de 81 Cheilodactylus variegatus se muestran en la Tabla 4.5. La diversidad de presas está constituida por poliquetos (spp

FIG. 4.12 DISTRIBUCION BATIMETRICA DE TRES PECES CARNIVOROS ASOCIADOS AL HUIRAL DE LESSONIA TRABECULATA EN PLAYA EL FRANCES.
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)

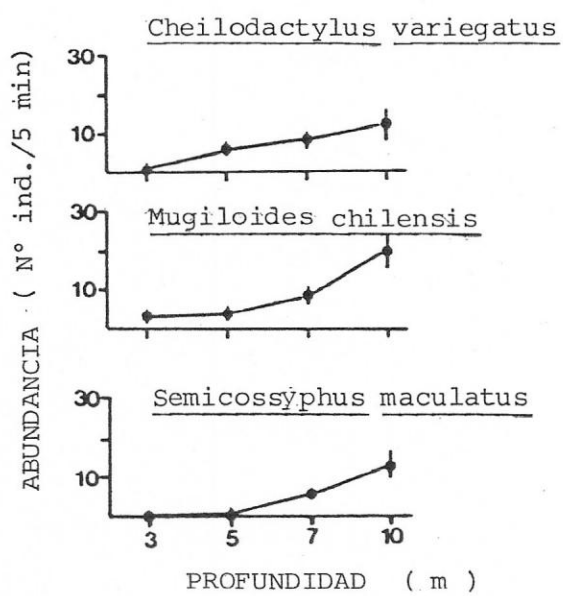


TABLA 4.4 MUGILOIDES CHILENSIS: ESPECTRO TROFICO Y
RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO.

PRESAS	N	AR(%)	F	F(%)
POLYCHAETA				
Lumbrineridae	4	1,1	1	1,3
Arabellidae	1	0,3	1	1,3
Capitellidae	2	0,6	1	1,3
Gliceridae	1	0,3	1	1,3
Indeterminados	15	4,2	3	3,9
MOLLUSCA				
<u>Nassarius gayi</u>	37	10,3	10	13,2
<u>Mitrella unifasciata</u>	8	2,2	3	3,9
<u>Rissonia inca</u>	13	3,6	2	2,6
<u>Chiton sp</u>	8	2,2	8	10,5
<u>Chiton cumingsi</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Turritella sp</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Oliva peruviana</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Crassilabrum crassilabrum</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Nucella sp</u>	11	3,1	2	2,6
<u>Fissurella sp</u>	5	1,4	4	5,3
<u>Crepipatella dilatata</u>	1	0,3	1	1,3
Gastrópodos Indeterminados	12	3,3	1	1,3
<u>Semele solida</u>	9	2,5	5	6,6
<u>Semimytilus algosus</u>	7	2,0	4	5,3
<u>Chlamys purpurata</u>	1	0,3	1	1,3
Bivalvos Indeterminados	2	0,6	1	1,3

Continuación TABLA 4.4

CRUSTACEA

<u>Gaudichaudia gaudichaudi</u>	4	1,1	3	3,9
<u>Allopetrolisthes spinifrons</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Sinalpheus spinifrons</u>	6	1,7	3	3,9
<u>Cancer sp</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Pilumnoides perlatus</u>	15	4,2	9	11,8
<u>Rhynchocinetes typus</u>	30	8,4	18	23,7
<u>Liopetrolisthes mitra</u>	15	4,2	7	9,2
<u>Petrolisthes sp</u>	47	13,1	13	17,1
<u>Allopetrolisthes sp</u>	27	7,5	6	7,9
<u>Petrolisthes violaceus</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Paraxantus barbiger</u>	6	1,7	5	6,6
<u>Petrolisthes desmaresti</u>	2	0,6	2	2,6
<u>Euripodium sp</u>	2	0,6	2	2,6
<u>Petrolisthes tuberculatus</u>	1	0,3	1	1,3
<u>Taliepus sp</u>	1	0,3	1	1,3
Indeterminados	11	3,1	6	7,9

ECHINODERMATA

<u>Tetrapyqus niger</u>	44	12,3	26	34,2
<u>Stichaster striatus</u>	1	0,3	1	1,3

ECHIUROIDEA

<u>Urechis chilensis</u>	4	1,1	4	5,3
--------------------------	---	-----	---	-----

N = Número de presas en el total de estómagos analizados.

AR(%) = Abundancia relativa de las presas en el total de estómagos analizados.

F = Frecuencia de las presas en el total de estómagos analizados.

F(%) = Frecuencia relativa de las presas.

n = 76 individuos.

TABLA 4.5 CHEILODACTYLUS VARIEGATUS: ESPECTRO TROFICO Y
 RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO.

PRESAS	N	AR(%)	F	F(%)

POLYCHAETA				
Indeterminados	39	7,6	11	13,6
MOLLUSCA				
<u>Collisella</u> sp	11	2,2	1	1,2
<u>Fissurella</u> sp	9	1,8	1	7,4
<u>Tegula tridentata</u>	3	0,6	2	2,5
<u>Nassarius gayi</u>	17	3,4	3	3,7
<u>Rissonia inca</u>	12	2,3	3	3,7
<u>Chiton</u> sp	5	1,0	5	6,2
<u>Mitrella unifasciata</u>	3	0,6	2	2,5
<u>Caliptraea trochiformis</u>	7	1,4	3	3,7
<u>Semele solida</u>	24	4,7	5	6,2
<u>Hiatella</u> sp	32	6,3	14	17,3
<u>Semimytilus algosus</u>	3	0,6	3	3,7
<u>Brachidontes granulata</u>	6	1,2	5	6,2
Indeterminados	15	2,3	8	9,9

Continuación TABLA 4.5

CRUSTACEA

<u>Petrolisthes</u> sp	16	3,1	5	6,2
<u>Pagurus</u> sp	1	0,2	1	1,2
<u>Rhynchocinetes typus</u>	1	0,2	1	1,2
<u>Allopetrolisthes punctatus</u>	5	1,0	4	4,9
<u>Allopetrolisthes</u> sp	9	1,8	4	4,9
<u>Paraxanthus barbiger</u>	4	0,8	2	2,5
<u>Cancer</u> sp	1	0,2	1	1,2
<u>Taliepus dentatus</u>	2	0,4	1	1,2
<u>Pilumnoides perlatus</u>	33	6,4	17	21,0
<u>Euripodium</u> sp	1	0,2	1	1,2
Indeterminados	4	0,8	3	3,7
<u>Balanus</u> sp	6	1,2	2	2,5
Anphipodos	152	29,7	14	17,3

ECHINODERMATA

<u>Tetrapygus niger</u>	92	18,0	27	33,3
-------------------------	----	------	----	------

N = Número de presas en el total de estómagos analizados.

AR(%) = Abundancia relativa de las presas en el total de estómagos analizados.

F = Frecuencia de las presas en el total de estómagos analizados.

F(%) = Frecuencia relativa de las presas.

n = 81 individuos analizados.

indeterminadas), moluscos (12 spp), crustáceos (13 spp) y equinodermos (1 sp). Con excepción de Hiatella sp., la incidencia en número y en frecuencia de los moluscos en los contenidos gástricos de Ch. variegatus, es poco relevante pese a consumir 12 taxa. Entre los crustáceos, Pilumnoides perlatus es el más frecuente (21%). Los amphipodos son los organismos de mayor importancia numérica (29,7%), sin embargo, sólo fueron registrados en 14 de los 81 individuos analizados. El organismo más frecuente en los estómagos de Ch. variegatus es Tetrapyqus niger (33,3%). El aporte numérico de los erizo (17,9%), representa la segunda presa en importancia relativa.

La Tabla 4.6, ilustra el análisis del contenido gástrico de 63 Semicossyphus maculatus. Esta especie tiene un espectro trófico de 22 taxa de invertebrados, que incluyen moluscos (12 spp) y crustáceos (10 spp). I. tridentata es sin duda la presa de mayor importancia numérica (50,5%) y junto a Chiton spp. son los organismos más frecuentes en los contenidos gástricos. Los crustáceos son infrecuentes en su dieta y su abundancia relativa (14,2%) no es comparable al aporte numérico de los moluscos (85,0%).

TABLA 4.6 SEMICOSSYPHUS MACULATUS: ESPECTRO TROFICO Y
RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO.

PRESAS	N	AR(%)	F	F(%)

MOLLUSCA				
<u>Tegula tridentata</u>	339	50,4	18	28,6
<u>Turritella</u> sp	2	0,2	1	1,6
<u>Nassarius gayi</u>	53	7,9	6	9,5
<u>Mitrella unifasciata</u>	20	3,0	3	4,8
<u>Fissurella</u> sp	1	0,2	1	1,6
<u>Caliptraea trochiformis</u>	1	0,2	1	1,6
<u>Chiton</u> spp	87	13,0	22	35,0
Gastrópodos Indeterminados	1	0,2	1	1,6
<u>Brachidontes granulata</u>	19	2,8	3	4,8
<u>Semimytilus algosus</u>	41	6,1	5	7,9
Bivalvos Indeterminados	4	0,6	2	3,2
CRUSTACEA				
<u>Paraxanthus barbiger</u>	1	0,2	1	1,6
<u>Pagurus</u> sp	19	2,8	5	7,9
<u>Pilumnoides perlatus</u>	6	0,9	2	3,2
<u>Petrolisthes</u> sp	8	1,2	4	6,3
<u>Petrolisthes desmaresti</u>	1	0,2	1	1,6
<u>Sinalpheus spinifrons</u>	4	0,6	2	3,2
<u>Taliepus</u> sp	1	0,2	1	1,6
<u>Allopetrolisthes punctatus</u>	2	0,3	1	1,6
<u>Allopetrolisthes</u> sp	4	0,6	1	1,6
Indeterminados	49	7,3	10	15,9

N = Número de presas en el total de estómagos analizados.

AR(%) = Abundancia relativa de las presas en el total de estómagos analizados.

F = Frecuencia de las presas en el total de estómagos analizados.

F(%) = Frecuencia relativa de las presas.

n = 63 individuos analizados.

DISCUSION

Dos herbívoros, Tetrapyqus niger y Tequila tridentata son los pastoreadores bénticos de mayor abundancia y frecuencia en el huiral de Lessonia trabeculata en Playa El Francés.

Tetrapyqus niger, tiene una distribución discontinua a lo ancho del huiral, formando agregaciones sobre sustrato rocoso estable. Las fluctuaciones en su abundancia y distribución se correlacionan con las fluctuaciones de abundancia y de distribución de Meyenaster gelatinosus. El 50% de la dieta de esta estrella de mar está constituida por organismos adultos de T. niger. En el área, la distribución de los tamaños promedios de T. niger, indican que esta población está formada por individuos adultos. Durante el período de muestreo, no se registraron reclutamiento de juveniles. El análisis de los contenidos gástricos de T. niger, muestran que algas crustosas calcáreas, es el alimento más frecuente y abundante en la dieta de este herbívoro.

Tetrapyqus niger, forma agrupaciones de alta densidad en zonas con mayor movimiento de agua (corrientes

costeras). Un fenómeno poco estudiado en comunidades submareales de macroalgas, son las causas que promueven la concentración de herbívoros pastoreadores (Shield y Foster, 1986). La formación de agregaciones de erizos, principalmente del género Strongylocentrotus, han sido postuladas como el principal factor que genera destrucciones de huirales submareales (vease revisión de Harrold y Pearse, 1987). Bernstein et al. (1983), demostraron que las concentraciones de erizos son el resultado de conductas de defensa ante la presencia de crustáceos depredadores. Recientemente Vadas et al. (1986), han documentado que las agrupaciones de erizos sólo se producen en función de concentración de alimento en el interior de las parcelas experimentales, y por lo tanto los resultados de Bernstein et al. (1982), son producto del diseño experimental. Harrold y Reed (1985), han propuesto que algas a la deriva constituyen un importante recurso alimentario, y que su abundancia y predictibilidad, disminuyen la presión de herbivoría sobre macroalgas bénticas. Aparentemente, los equinoideos del hemisferio boreal tienen las adaptaciones morfológicas para capturar y utilizar este recurso. Tetrapyqus niger el erizo más abundantes en comunidades submareales rocosas de Chile Central es incapaz de utilizar este tipo de alimento. Vásquez (1986) y Contreras y Castilla (1987), analizando la morfología de los podios, han

demostrado la baja eficiencia de estas estructuras, para capturar algas a la deriva. En el terreno, esta deficiencia morfológica puede ser en parte suplida por el agrupamiento de estos organismos. En consecuencia, la formación de agregaciones de altas densidades de T. niger en zonas con mayor movimiento de agua, debería aumentar la probabilidad de retener entre las espinas, material algal a la deriva. Así, los resultados de este estudio, apoyan los obtenidos por Vadas et al. (1986), en la explicación de la formación de agregaciones de erizos. Sin embargo, aunque en ambos casos las agregaciones de erizos parecen responder a necesidades tróficas, los resultados de este estudio sugieren que el principal inductor de las agregaciones de T. niger en huirales submareales de Lessonia trabeculata son las corrientes costeras de fondo.

Las agregaciones de T. niger en los ambientes someros estudiados, se contraponen a los resultados obtenidos en ambientes costeros de baja profundidad del hemisferio boreal. En estos ambientes, valores extremos de movimiento de agua produce desprendimientos masivos de los erizos, generando altas mortalidades (Lissner, 1980, 1983). Russo (1977), Cowen et al. (1982) y Ebert (1982), han demostrado que la exposición a intenso movimiento de agua, disminuye la abundancia y modifica la conducta trófica de los erizos.

Además, los impactos de olas y corrientes costeras pueden limitar la actividad de pastoreo (Himmelman y Steel, 1971; Mann y Breen, 1972; Mann, 1973; Lissner, 1980; Choat y Shield, 1982) y afectar significativamente las tasas de anuales de sobrevivencia y el tamaño corporal de muchas especies de erizos (Ebert, 1982).

En huirales submareales de L. trabeculata, el agrupamiento de erizos en sectores con mayor intensidad de movimiento de agua, reduce la presión de pastoreo en áreas con menor movimiento de agua, favoreciendo allí el asentamiento de propágulos. Consecuentemente, donde se producen altas concentraciones de erizos negros, la cobertura vegetal disminuye drásticamente, generando parches dominados exclusivamente por algas crustosas calcáreas (Capítulo 3).

Aunque la intensidad del movimiento de agua, promueve el agrupamiento de T. niger, en contraste con lo documentado para otros erizos en el hemisferio boreal, el efecto agregado del fenómeno, parece tener consecuencias comunitarias similares. En este contexto, la reducción de pastoreadores (por migración o mortalidad) en áreas submareales o la disminución de las habilidades ramoneadoras de los erizos por movimiento de agua, tienen efectos

significativos en las comunidades bénticas de fondos duros. Así, el efecto del movimiento de agua (olas y corrientes de fondo) puede generar refugios temporales y espaciales al pastoreo, permitiendo el asentamiento y crecimiento de propágulos de macroalgas, análogos a los propuestos por Lubchenco y Gaines (1981).

Tegula tridentata, se encuentra en todo el huiral de L. trabeculata, distribuyéndose sobre sustrato rocoso estable y adherida a pequeñas piedras sobre sustrato arenoso. Las menores abundancias de este organismo, se encuentran durante los meses de otoño. El análisis de los tamaños promedios, sugieren reclutamientos constantes a lo largo del año. La amplitud trófica de Tegula tridentata, indica que es omnívora, incluyendo en su dieta a 19 presas entre algas e invertebrados bénticos.

La estrella de mar Meyenaster gelatinosus, y los peces carnívoros Mugiloides chilensis, Cheilodactylus variegatus y Semicossyphus maculatus, son los depredadores de mayor importancia en la comunidad de L. trabeculata. Todos los carnívoros analizados, incluyen a T. niger y T. tridentata en sus dietas, por lo que tendrían un efecto aditivo en la abundancia de estos herbívoros. M. gelatinosus depreda sobre los adultos de T. niger. Por el contrario, las

dimensiones de las estructuras bucales de los peces, restringen la ingestión de sus presas a tamaños pequeños. Esto es evidente para M. chilensis y Ch. variegatus, donde los tamaños máximos de T. niger en sus contenidos gástricos, no sobrepasan los 20 mm de diámetro de testa. Si se considera la abundancia de los peces carnívoros en el área de estudio, la depredación selectiva de estos organismos sobre tallas pequeñas podría explicar la ausencia de individuos juveniles de T. niger en el área de estudio.

Aunque los análisis de los contenidos gástricos no permiten inferir sobre la regulación poblacional de sus presas, los resultados sugieren que la abundancia de los herbívoros más conspicuos asociados a L. trabeculata, está afectada por la depredación de un gremio de carnívoros (sensu Root, 1967). Esto difiere de lo propuesto para huirales submareales del hemisferio norte, donde un depredador clave (sensu Paine, 1966) regula la densidad poblacional de los pastoreadores (Lowry y Pearse, 1973; Mann, 1977; Estes et al., 1978, 1982; Duggins, 1980; Tegner y Dayton, 1981; Bernstein et al., 1982; Tegner y Levin, 1983).

CAPITULO 5

EFFECTO DE APLODACTYLUS PUNCTATUS EN UN
HUIRAL SUBMAREAL DE LESSONIA TRABECULATA.

INTRODUCCION

La herbivoría ha sido reconocida como una estrategia alimentaria común en peces de ambientes tropicales (Backus, 1969; Ogden y Lobel, 1978; Wheeler, 1980). En contraste, esta ha sido considerada infrecuente entre los peces de ambientes someros de mares templados (Backus, 1969; Wheeler, 1980). Sin embargo, representantes de Mugilidae, Stiechidae, Blenniidae, Monacanthidae y Aplodactylidae son herbívoros comunes y abundantes en aguas templadas, consumiendo una gran variedad de algas (Horn et al., 1982).

Quast (1968) ha sugerido que la presencia de algas en los estómagos de muchos peces de huirales submareales es accidental al ser ingeridas junto a invertebrados asociados a macroalgas. Por otro lado, el consumo de macrófitas de peces de aguas templadas, ha sido fisiológicamente cuestionado, en relación al aporte nutritivo de las algas (Quast, 1968; Burge y Scultz, 1973; Wheeler, 1980). En este contexto, algunos autores sugieren que la ausencia aparente de enzimas endógenas celulolíticas, (Cowey y Sargent, 1972; Stickney y Shumway, 1974) y la falta

de una microflora capaz de degradar los polisacáridos de las algas (Trust y Sparrow, 1974; Prejs y Blaszczyk, 1977), imposibilitaría su asimilación.

Aploactylus punctatus Valenciennes, es uno de los peces herbívoros más abundantes en aguas costeras del norte y centro del litoral chileno (Moreno et al., 1979; Nuñez y Vásquez, 1987). Benavides et al., (1986) han demostrado que esta especie es capaz de asimilar energía y materia orgánica de dos macroalgas bénticas, en condiciones de laboratorio. Por otro lado, el análisis de los contenidos gástricos de A. punctatus, han demostrado que esta especie es capaz de remover gran cantidad de macroalgas (Pizarro, 1981; Nuñez y Vásquez, 1987), situándola además como un herbívoro ecológicamente importante. De acuerdo con esto, y como que se ha postulado que la herbivoría de peces es infrecuente y de poca importancia en la estructura y organización de asociaciones submareales de macroalgas en aguas templadas (Choat, 1982), este estudio evalúa el consumo de A. punctatus sobre el alga dominante e infiere sobre su efecto en un huiral de Lessonia trabeculata.

MATERIALES Y METODOS

1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCION BATIMETRICA DE APLODACTILUS PUNCTATUS.

Durante 13 meses, entre julio de 1986 y julio de 1987, se evaluó en Playa El Francés ($30^{\circ} 05'S - 71^{\circ} 26'W$) la abundancia y la distribución espacial de Aplodactylus punctatus, asociados a un huiral de Lessonia trabeculata. Se establecieron 4 estaciones de observación a los 3, 6, 9 y 12 m de profundidad, en el interior del huiral. En cada estación un buzo permaneció durante 5 minutos, registrando la cantidad de individuos de A. punctatus. Estas observaciones fueron transformadas en abundancia relativa (número de individuos en 5 minutos de observación) por el método descrito por Kimmel (1985). Dada las condiciones oceanográficas del área, el límite promedio de visibilidad del observador fue de aproximadamente 25 m^2 .

2. ESTIMACION DE LA BIOMASA DE LESSONIA TRABECULATA

La biomasa de Lessonia trabeculata fue estimada por extrapolación de los valores mensuales de la densidad de plantas en los transectos de muestreo (Capítulo 1) y la relación morfométrica entre el diámetro mayor del disco basal y el peso total de la planta. Esto permitió calcular la biomasa húmeda total en el área de estudio y la distribución de la biomasa en el transecto de muestreo.

3. ESPECTRO TROFICO DE APLODACTYLUS PUNCTATUS

El espectro trófico y su variación temporal, se cuantificó por el análisis de los contenidos gástricos de 111 individuos capturados con una red de enmalle, calada por intervalos de 12 h en cada visita. Los ejemplares de A. punctatus capturados, fueron inyectados en terreno con formaldehído al 8%. En el laboratorio, los contenidos gástricos se transfirieron a cápsulas de Petri, reticuladas con 100 puntos de intersección. Las presas fueron identificadas y la abundancia relativa porcentual, se calculó en función del número de presas en cada intersección de puntos, sobre el total de puntos en la grilla.

4. EVALUACION DEL CONSUMO DE A. PUNCTATUS EN CONDICIONES DE LABORATORIO.

Para evaluar, indirectamente, el efecto de la presión de herbivoría de Aplodactylus punctatus sobre la población de Lessonia trabeculata, se determinó su tasa de diaria de consumo en laboratorio. Para esto se utilizó un estanque con 5.000 l de capacidad, con recambio agua de mar y flujo de aire permanente. El estanque fué seccionado en cuatro corrales, con una malla plástica de 3 cm de trama. Tres de estos compartimentos incluyeron un ejemplar de A. punctatus. Los individuos experimentales fueron alimentados exclusivamente con Lessonia trabeculata durante 14 días. La cantidad de alga consumida por cada pez se estimó diariamente por diferencia de peso. Las algas fueron renovadas con igual periodicidad. Los corrales experimentales constituyeron réplicas entre sí. Un corral sin peces y con algas, fue mantenido como control durante el tiempo que duró el experimento. Los resultados se expresaron como consumo promedio en g por individuo y por día.

RESULTADOS

1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCION BATIMETRICA DE A. PUNCTATUS.

Las mayores abundancias de Aplodactylus punctatus se concentran en profundidades entre los 9 y 12 m (Fig. 5.1.1), alcanzando abundancias realtivas entre 10 y 25 ind/ 5 min de observación. La distribución temporal de la abundancia de A. punctatus, muestra patrones irregulares (Fig. 5.1.2), las menores abundancias relativas se observaron durante los meses de verano.

2. ESTIMACION DE LA BIOMASA DE L. TRABECULATA.

La biomasa promedio estimada de Lessonia trabeculata, a lo largo del transecto de muestreo, presenta patrones irregulares de distribución (Fig 5.2.1). Las mayores biomاسas de Lessonia ($\text{kg} / 2 \text{ m}^2$) se concentran en el límite externo del huiral, a profundidades entre 9 y 12 m y corresponden a valores cercanos a 16 kg en 2 m^2 .

Durante los meses de muestreo, la biomasa total estimada de la población submareal de L. trabeculata,

FIG. 5.1 APLODACTYLUS PUNCTATUS: DISTRIBUCION TEMPORAL (1) Y BATIMETRICA (2) DE LA ABUNDANCIA RELATIVA DURANTE UN CICLO ANUAL.
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)

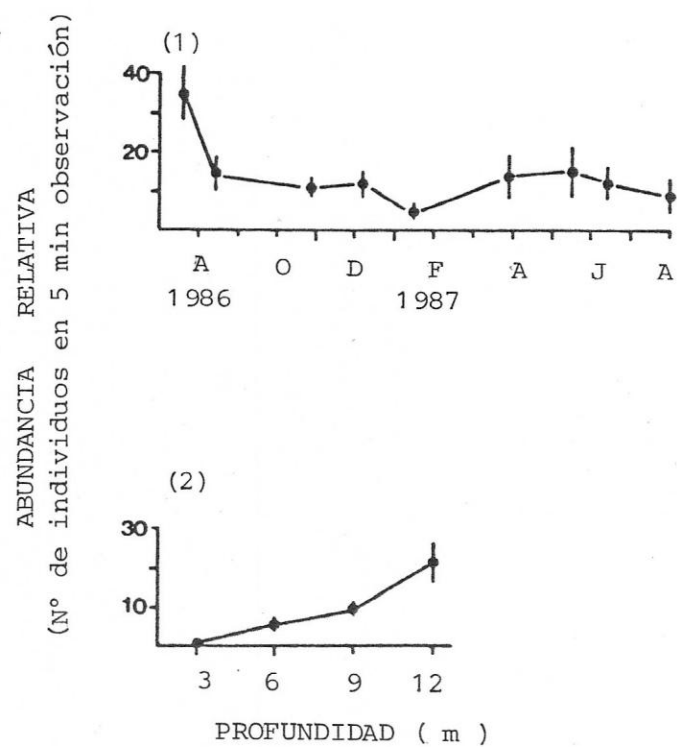
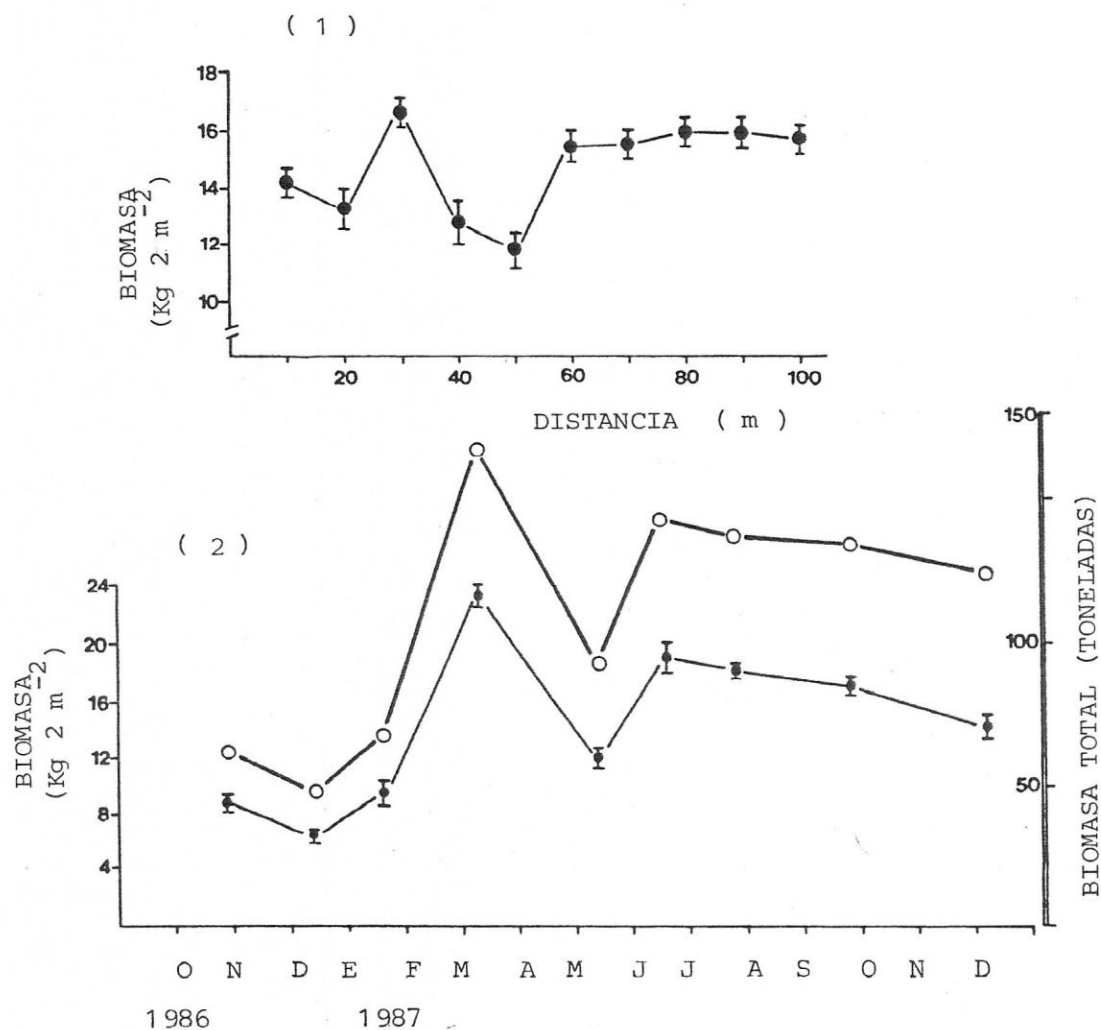


FIG. 5.2 LESSONIA TRABECULATA: (1) DISTRIBUCION DE LA BIOMASA EN LOS TRANSECTOS DE MUESTREO EN PLAYA EL FRANCÉS. (2) DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA BIOMASA EN EL TRANSECTO DE MUESTREO (●) Y DEL HUIRAL (○) EN PLAYA EL FRANCÉS. ($\bar{X} \pm 2 EE$)



muestra sus mayores valores de abundancia durante los meses de otoño e invierno (Fig. 5.2.2). En el área estudiada, la biomasa promedio mensual corresponde a 110,6 toneladas húmedas de Lessonia. Este valor promedio fluctúa entre 50 ton húmedas durante los meses de verano y 170 ton húmedas en los de otoño (Fig. 5.2.2). No obstante, las extrapolaciones de la biomasa de L. trabeculata en las dos estaciones de verano consideradas, difieren entre sí en más de 50 ton húmedas.

3. ESPECTRO TROFICO DE A. PUNCTATUS.

La Tabla 5.1 muestra los resultados del análisis del contenido gástrico de 111 Aplodactylus punctatus. Lessonia trabeculata, constituye el 48.1% del total de los ítem presas en los estómagos. Gelidium sp, es el segundo ítem más abundante (25.3%). Otras presas, representa menos del 27% y aparecen en baja frecuencia en los contenidos estomacales de esta especie (Tabla 5.1 - Fig. 5.3). En general, L. trabeculata es más del 50% del contenido de los estómagos analizados, excepto en junio de 1987, durante el cual Gelidium sp es la presa más abundante (Fig. 5.3).

TABLA 5.1 APLODACTYLUS PUNCTATUS: ESPECTRO TROFICO Y
 RESULTADO DE LOS ANALISIS DEL CONTENIDO GASTRICO.

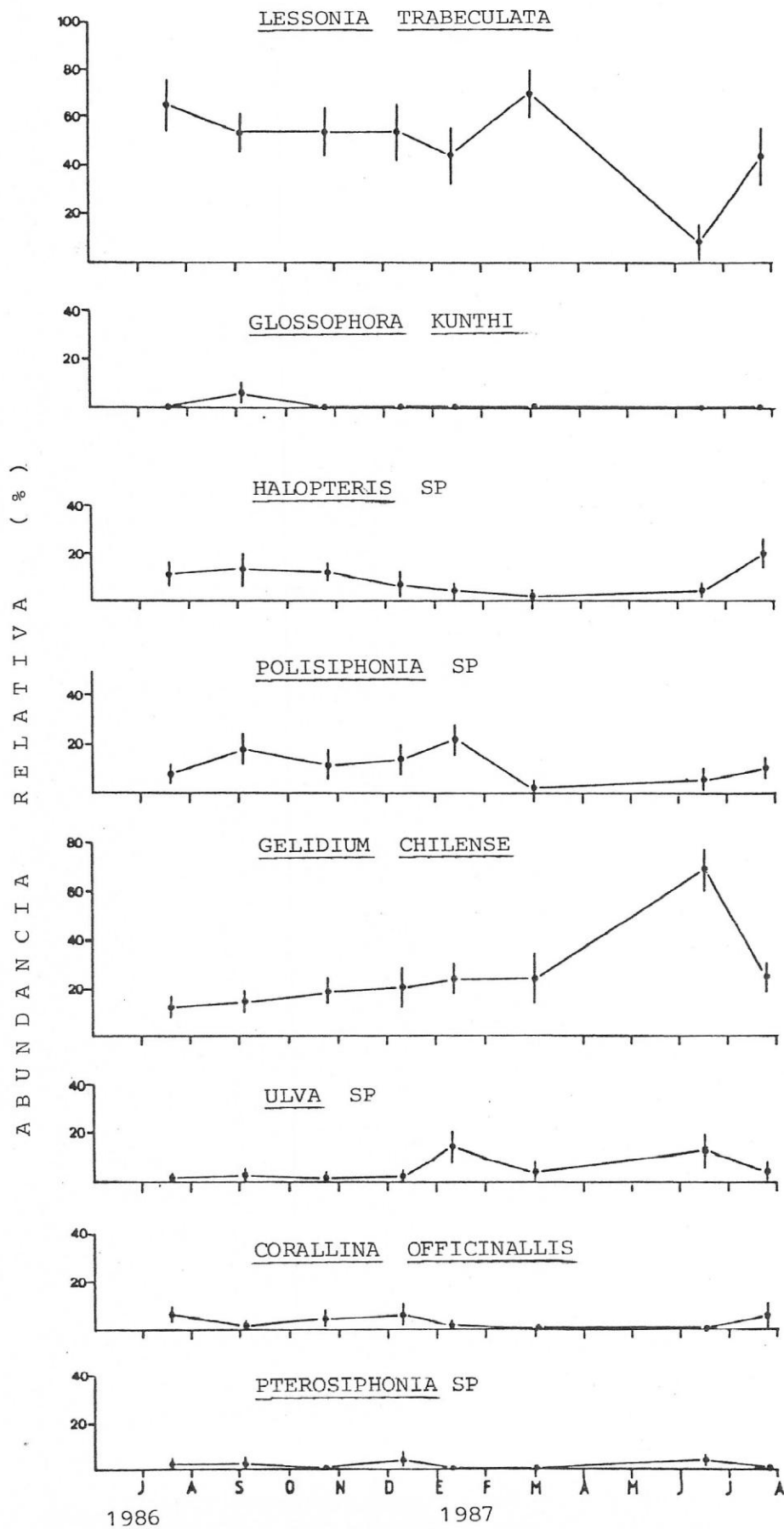
PRESAS	N	F (%)
<u>Lessonia trabeculata</u>	5.334	48,1
<u>Glossophora kunthi</u>	301	0,3
<u>Halopteris ordacea</u>	933	8,4
<u>Polysiphonia sp</u>	1.172	10,5
<u>Gelidium sp</u>	2.811	25,3
<u>Ulva sp</u>	475	4,3
<u>Corallina officinalis</u>	234	2,1
<u>Pterosiphonia sp</u>	111	1,0
TOTAL	11.571	100,0

N = Número de puntos de intersección con la presa, sobre el total de puntos en todos los individuos analizados.

F (%) = Frecuencia relativa de las presas sobre el total de individuos analizados.

n = 111 individuos analizados.

FIG. 5.3 APLODACTYLUS PUNCTATUS: DISTRIBUCION TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS ÍTEMES PRESAS EN LOS CONTENIDOS GASTRICOS. ($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)

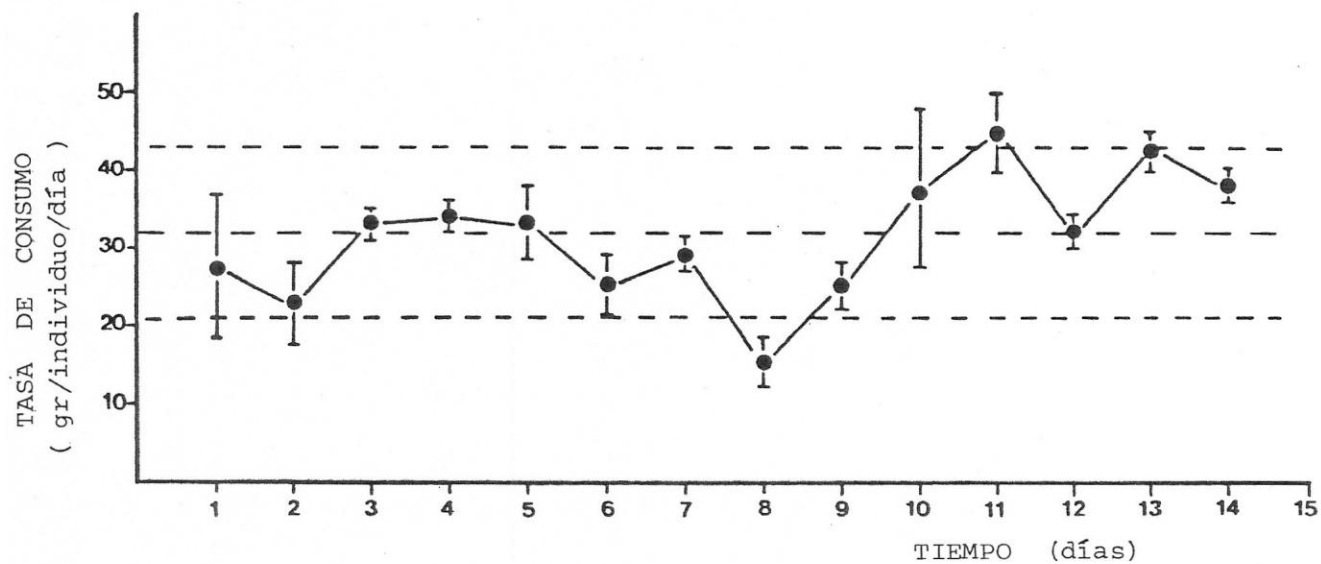


4. EVALUACIONES DE LA TASA DE CONSUMO DE A. PUNCTATUS

La Fig. 5.4 muestra la tasa de consumo promedio (g/ind/día) de tres individuos de Aplodactylus punctatus, durante 14 días. Aunque los resultados varían entre los 18 y 45 g/ind/día, la tasa de consumo promedio indica que un individuo de A. punctatus consume 32 g/ind/día de Lessonia trabeculata.

Si se extrapolan los valores de abundancia, las tasas de consumo diario de A. punctatus en condiciones de laboratorio y la extensión del bosque submareal preferentemente ocupado por la población, podemos obtener la biomasa algal removida por A. punctatus. Como el censo visual reporta un promedio de 15 individuos de A. punctatus en aproximadamente 25 m², en 15.000 m² de huiral submareal (extensión del área ocupada por A. punctatus), se puede estimar una población de 9.000 individuos. Si un individuo de Aplodactylus consume 32 g de Lessonia por día, la población estimada de esta especie podría remover unos 288 kg diarios de alga. Dado que sólo el 50% del contenido estomacal de A. punctatus corresponde a Lessonia trabeculata, la biomasa de esta macroalga removida durante un ciclo anual equivaldría a 52,5 toneladas.

FIG. 5.4 APLODACTYLUS PUNCTATUS: TASA DE CONSUMO PROMEDIO
(gr/individuo/día) EVALUADA EN CONDICIONES DE
LABORATORIO.
($\bar{X} \pm 2 \text{ EE}$)



Si se supone un efecto homogéneo de la población estimada de Aplodactylus punctatus durante el año, mensualmente la población submareal de L. trabeculata estaría siendo disminuida en 4,37 toneladas. Este valor representa una remoción estimada del 4% de la biomasa mensual promedio de la población de Lessonia trabeculata existente en Playa El Francés.

DISCUSION

Existen escasos antecedentes en la literatura sobre la función de los peces herbívoros en áreas costeras de Chile. Aplodactylus punctatus, uno de los peces herbívoros más frecuentes y abundantes en ambientes costeros al norte de San Antonio (Moreno et al., 1979) es capaz de remover anualmente, una biomasa estimada de 52,5 ton húmedas de Lessonia trabeculata, en Playa El Francés. Este valor representa el 4% de la biomasa húmeda mensualmente disponible de L. trabeculata en el área de estudio. En este contexto, y en función de los resultados obtenidos, la presión de herbivoría de A. punctatus, podría ser desestimada como factor que incide en la biomasa del huiral estudiado. Por otro lado, aunque no se dispone de valores de productividad neta, la presencia de plantas reproductivas durante 17 meses de muestreo (Capítulo 1), sugieren una alta tasa de recambio y una alta productividad de la población de L. trabeculata.

Si se compara la remoción generada por A. punctatus, esta podría ser desestimada, si consideramos que las marejadas desprenden aproximadamente 10 ton húmedas de L. trabeculata, en un lapso de 10 días durante los meses de

invierno (representado el 10% de la biomasa mensual de la población, Capítulo 2). Aunque las estimaciones de la herbivoría de A. punctatus, sugieren un efecto poco significativo en la población de L. trabeculata en términos de su productividad, es importante considerar este efecto en conjunto con la remoción algal que generan Tetrapyqus niger y Tegula tridentata (Capítulo 3 y 4).

En función de la abundancia relativa de Aplodactylus punctatus, y de los valores estimados de la biomasa algal en Playa El Francés, estos resultados concuerdan con la hipótesis de que la herbivoría de peces en ambientes templados no sería importante en la estructura y organización de huirales submareales de macroalgas (ver revisión de Choat, 1982). No obstante, antecedentes puntuales en áreas de cultivo de Gracilaria sp, muestran a A. punctatus como una plaga, que disminuye la productividad de las plantaciones (Pizarro, comunicación personal).

Las evidencias confirman que Aplodactylus punctatus es un herbívoro verdadero. Esto no solo de un punto de vista ecológico, por la remoción de algas del ambiente, sino que también fisiológicamente como lo han demostrado Benavides et al. (1986). Aunque los resultados de

este estudio se han obtenido por extrapolación de evaluaciones en terreno y laboratorio, este trabajo representa la primera evidencia cuantitativa de la función de un pez herbívoro, en la estructura de un huíral submareal subsuperficial del litoral chileno.

DISCUSION GENERAL

En los capítulos precedentes, se ha discutido algunos procesos y mecanismos que estructuran y organizan comunidades submareales de macroalgas. De esta manera, el análisis de la literatura, se ha centrado en las hipótesis que tienen relación con los eventos estudiados. Esta discusión general, pretende caracterizar y comparar las asociaciones submareales de macroalgas, estableciendo diferencias entre hemisferios y entre huirales submareales con distinta configuración espacial. El primer nivel de comparación, corresponde al análisis de los mecanismos que estructuran y organizan huirales submareales en ambos hemisferios (Tabla DG-1). El segundo nivel de comparación está referido a los mecanismos más importantes que determinan estructura y organización de huirales submareales superficiales, y de huirales submareales subsuperficiales (Tabla DG-2).

DIFERENCIAS ENTRE HUIRALES SUBMAREALES DE AMBOS HEMISFERIOS.

Aunque la mayoría de los estudios sobre asociaciones submareales de macroalgas se concentran en el hemisferio boreal (HB), trabajos descriptivos y experimentales realizados recientemente en el hemisferio austral (HA), permiten establecer algunas diferencias estructurales y funcionales (ver revisiones de Lawrence, 1975; Dayton et al., 1984; Dayton et al., 1985a,b; Schiel y Foster, 1986; Harrold y Pearse, 1987). La Tabla DG-1 resume estas diferencias, las que se discuten a continuación.

Druehl (1981), Gaines y Lubchenco (1982), Dayton (1985a) y Johnson y Mann (1988) entre otros han documentado que los huirales submareales del HB son más diversos, que asociaciones de macroalgas similares del HA (Santelices y Ojeda, 1984 a,b). Estas diferencias en diversidad, no solamente están relacionadas con la mayor diversidad de especies que estructuran los huirales, sino que además existe una mayor diversidad en cada estrato vegetal. En este contexto, Foster (1975) documenta una mayor diversidad algal en huirales de Macrocystis pyrifera de Monterrey en California, en comparación con huirales submareales de M. pyrifera en Isla Navarino (Santelices y Ojeda, 1984a). Esto pudiera estar relacionado, con las

TABLA DG.1 DIFERENCIAS ENTRE HUIRALES SUBMAREALES DEL
HEMISFERIO BOREAL Y DEL HEMISFERIO AUSTRAL.

HEMISFERIO NORTE

HEMISFERIO SUR

1. DIVERSIDAD

Comunidades más diversas
Mayor número de especies
que estructuran el huiral,
mayor número de especies por
estrato y mayor número de
organismos asociados.

Comunidades menos diversas.
Menor número de especies
que estructuran el huiral,
menor número de especies
por estrato y menor número
organismos asociados.

2. ERIZOS

Los erizos ocupan microhábitat
crípticos.

Los erizos ocupan todos los
microhábitat bénticos.

Erizos utilizan algas a la
deriva como recurso alimenta-
rio. Abundancia y predictibi-
lidad de este recurso dismi-
nuye fuertemente la presión
de herbivoría.

Erizos (T. niger) por su
morfología de podios, usan
parcialmente las algas a la
deriva, sólo en estados de
agregación. Abundancia y
predictibilidad de este
recurso, no disminuye la
presión de herbivoría.

3. HERBIVORIA

La presión de herbivoría ejer-
cida por los erizos determina
dos estados estables alterna-
tivos. Uno dominado por macro
algas y otro dominado por
erizos y algas crustosas
calcáreas.

Remoción del dosel superfi-
cial, promueve el florecimien-
to de estratos vegetacionales
inferiores.

La presión de herbivoría
ejercida por los erizos,
puede determinar múltiples
estados alternativos. Estos
estados (parches) pueden
progresar en distintos
sentidos.

Remoción del dosel superfi-
cial, promueve el recluta-
miento del alga dominante.

4. DEPRADACION

Un depredado clave
regula la densidad de los
erizos (sensu Paine, 1966)

Gremio de depredadores que
incluyen en su dieta a los
herbívoros más abundantes
(sensu Root, 1967).

El efecto sinérgico de la
depredación multiespecífica
podría eventualmente regular
la densidad poblacional de
los herbívoros.

perturbaciones a las que han estado sometidos ambos hemisferios en tiempo evolutivo. En este contexto, Estes y Steinberg (1988) postulan que los huirales de Laminariales habrían tenido su centro de radiación en el Pacífico Norte, a finales del Cenozoico. Esta hipótesis, está basada en primer lugar en que la variación espacial de la intensidad de la herbivoría de erizos en sistemas frío-templados del HB, ha estado fuertemente determinada por la depredación de las nutrias. Segundo, erizos, nutrias y otros mamíferos marinos depredadores bénticos, estuvieron presentes en el HB desde, al menos, finales del Mioceno. Según Estes y Steinberg (1988), las regiones templadas del HA no tuvieron la influencia de depredadores comparables durante este mismo período de la historia de la tierra. Un resultado probable de esta diferencia, pudo haber sido la variabilidad en la intensidad de pastoreo, cuando la flora de estas regiones evolucionaron. Esta variación en la intensidad de herbivoría, pudo haber sido un factor de selección de las algas que ocuparon los diferentes hábitat en áreas frío-templadas.

Para la fauna asociada a huirales submareales del HB, la evidencia muestra diferencias similares a las mostradas por los estratos vegetacionales (Dayton et al., 1984; Vázquez et al., 1984, Vázquez y Castilla, 1984; Dayton,

1985a; Schiel y Foster, 1986; Harrold y Pearse, 1987; Castilla y Paine, 1987)). En este sentido, por ejemplo, emergen claras diferencias del análisis de la diversidad de la fauna ictica asociada a huirales de M. pyrifera en California, donde la diversidad de peces sobrepasa las 125 especies (Quast, 1971; Ebeling et al., 1980; Cowen, 1983). Por el contrario, huirales de M. pyrifera en Chile Austral, coexisten sólo 18 especies de peces, de las cuales 9 pertenecen a una familia (Moreno y Jara, 1984).

Dos características, estrechamente relacionadas, diferencian y caracterizan las comunidades submareales de macroalgas de ambos hemisferios. En el HB, los erizos ocupan hábitat cripticos (Harrold y Pearse, 1987), a diferencia del HA donde los erizos ocupan todos los microhábitat bénticos de fondos duros en el interior de un huiral (Vásquez et al., 1984). Esto parece estar estrechamente relacionado con la eficiencia de los depredadores de herbívoros en el hemisferio norte, los que habrían tenido un mayor tiempo evolutivo para fortalecer las relaciones depredador-presa (Estes y Steinberg, 1988). Segundo, se ha postulado que las comunidades submareales de macroalgas del HA no tienen depredadores claves (sensu Paine, 1966) de herbívoros bénticos. En este contexto, Castilla y Moreno (1982) y Vásquez et al., (1984) sugieren

que en comunidades de Macrocystis pyrifera de Puerto Toro, no hay una especie clave que regule las densidades de los erizos como las documentadas por Estes et al. (1974, 1978, 1982) para Alaska y costas de California y por Mann (1977) y Bernstein et al. (1982) para Canadá. Este estudio, muestra que en huirales de L. trabeculata, existen por lo menos 4 especies de carnívoros que incluyen a los erizos en sus dietas y que pueden producir un efecto sinérgico de mortalidad por depredación (Capítulo 4). Sin embargo, la presión de depredación de este gremio de carnívoros, sobre los erizos, no ha sido suficiente como para inducir conductas de escape en estas comunidades de macroalgas.

Se ha sugerido que los erizos no regulan la abundancia ni la diversidad de plantas en huirales del HA (Fricke, 1979; Castilla y Moreno, 1982; Moreno y Sutherland, 1982). Por el contrario, se ha postulado que la presión de pastoreo de los erizos en el HB, genera dos estados estables alternativos; uno dominado por huirales y el otro dominado por erizos y algas crustosas calcáreas. Esto último, ha llevado a generalizar que el efecto de los erizos en comunidades submareales de fondos duros, produce un efecto del "todo o nada". Para comunidades dominadas por L. trabeculata, el pastoreo de herbívoros bénticos genera múltiples estados alternativos, sugiriendo que la

transformación de fondos dominados por macroalgas en áreas dominadas por erizos, no es posible por medio de una vía ecológica directa, como ha sido propuesta para el HB.

Aunque no hay evidencia que todas las especies de erizos del HB presenten adaptaciones morfológicas que les permitan capturar y manipular algas a la deriva, la utilización de este recurso parece ser un fenómeno generalizado para estas latitudes. La abundancia y predictibilidad de algas a la deriva, reduce la presión de pastoreo sobre propágulos y plantas adultas (Harrold y Reed, 1985). Observaciones de la morfología de estructuras alimentarias (podios y dientes de la Linterna de Aristóteles) y de conducta alimentaria (captura y manipulación de trozos de algas en condiciones de laboratorio) de Loxechinus albus y Tetrapyqus niger, muestran que T. niger (el más abundante en el litoral del Norte y centro de Chile), tiene una baja eficiencia para capturar y manipular algas arrastradas por movimiento de agua (Vásquez, 1986; Contreras y Castilla, 1987). Por otra parte, T. niger tiene una fortaleza de dientes que le permite ramonear sobre algas crustosas calcáreas, formar densas agregaciones sobre estos parches vegetacionales e impedir el asentamiento de cuerpos reproductivos de otras macroalgas. Esta evidencia cuestiona la importancia de las

algas a la deriva en la persistencia y estabilidad de huirales de L. trabeculata. En consecuencia, la abundancia y predictibilidad de este recurso no disminuiría la presión de herbivoría sobre plantas adheridas en estos huirales subsuperficiales. Para huirales superficiales de M. pyrifera de los canales sur patagónicos, donde L. albus es una de las especies de erizos más abundantes (Vásquez et al., 1984), la abundancia de algas a la deriva constituye un importante recurso alimentario (Castilla y Moreno, 1982). Puesto que, L. albus tiene podios morfológicamente aptos para capturar y manipular algas a la deriva (Vásquez, 1986; Contreras y Castilla, 1987), la abundancia y predictibilidad de este recurso (generada por condiciones oceanográficas locales) debería disminuir el efecto de los erizos en huirales australes. Esto, apoya a lo propuesto por Fricke (1979), Castilla y Moreno (1982) y Moreno y Sutherland (1982) quienes postulan que los erizos no regulan la abundancia ni la diversidad de algas en huirales superficiales del HA.

Otra diferencia importante entre ambos hemisferios es que la remoción del dosel de huirales submareales superficiales del HB, promueve el florecimiento de especies de algas que forman los estratos vegetacionales inferiores (Foster, 1975; Pearse y Hines, 1979; Dayton et al., 1984). En contraste, experimentos realizados en

huirales submareales de Macrocystis pyrifera en el Pacífico Sur Austral y de L. trabeculata en este estudio, demuestran que la remoción del alga dominante favorece el reclutamiento y crecimiento de conoespecíficos y no contribuye al aumento de la riqueza específica en el sistema (Santelices y Ojeda, 1984a; Capítulo 3).

DIFERENCIAS ENTRE HUIRALES SUBMAREALES SUPERFICIALES Y HUIRALES SUBMAREALES SUBSUPERFICIALES.

El segundo nivel de comparación considera las diferencias generadas por la configuración espacial de las asociaciones submareales de macroalgas. En general, los huirales están espacialmente estructurados en cuatro componentes verticales: 1. Plantas que alcanzan la superficie, 2. Algas que crecen bajo las anteriores, sin alcanzar la superficie formando estratos con doseles subsuperficiales, 3. Algas que se proyectan sobre el sustrato sólo algunos centímetros, formando estructuras acojinadas y 4. Algas incrustantes, que generan una densa cobertura sobre sustrato primario libre. Las especies que forman dosel de superficie y algas que crecen hasta un nivel medio de la columna de agua (2^{do} estrato), estructuran verticalmente el huiral y son generalmente algas pardas

pertenecientes al Orden Laminariales (Neushul, 1972; Foster, 1975; Neushul y Dahl, 1967). En este contexto, M. pyrifera caracteriza a huirales verticalmente estructurados y con un dosel flotante hasta la superficie. Por otro lado, L. trabeculata, puede caracterizar a un huiral subsuperficial, donde la planta dominante sólo ocupa una parte de la columna de agua. Diferencias globales, que involucran estas características estructurales, se resumen en la Tabla DG.2.

El alga dominante en huirales submareales superficiales presenta la más alta jerarquía competitiva, en función de la utilización de recursos limitantes como sustrato y la luz. Esto ha sido documentado mediante experimentos de remoción del dosel de superficie (e.g. Foster, 1975; Pearse y Hines, 1979). En contraste, las evidencias experimentales muestran que las plantas que forman los estratos vegetacionales de huirales subsuperficiales no presentan jerarquías competitivas claras. Dayton (1975) removió el dosel de varias especies de algas pardas en Alaska. Este autor demostró que la especie dominante Alaria fistulosa, no impide la invasión de Laminaria spp. y que ambas a la vez, disminuyen la cobertura de Agarum cribosum. Estos experimentos muestran que el dosel de ciertas macroalgas pueden condicionar la presencia de otras especie con morfologías equivalentes, sin una

TABLA DG.2 DIFERENCIAS ENTRE HUIRALES SUBMAREALES SUPERFICIALES Y HUIRALES SUBMAREALES SUBSUPERFICIALES.

HUIRALES SUPERFICIALES
(e.g. Macrocystis pyrifera)

HUIRALES SUBSUPERFICIALES
(e.g. Lessonia trabeculata)

Alga que estructura espacialmente el huiral, presenta la más alta jerarquía competitiva.

Alga que estructura espacialmente el huiral, no necesariamente tiene la más alta jerarquía competitiva.

En ausencia de herbívoros pastoreadores, competencia por luz es el principal factor que limita el florecimiento de estratos vegetacionales inferiores.

En ausencia de herbívoros pastoreadores el efecto látigo es el principal factor que limita el desarrollo de estratos vegetacionales inferiores.

La densidad del huiral produce efectos negativos en la población del alga dominante y positivos en la diversidad de la comunidad en función del movimiento de agua.

La densidad del huiral produce efectos positivos en la población del alga dominante y negativos en la diversidad de la comunidad en función del movimiento de agua.

El movimiento de agua, promueve cambios en la conducta alimentaria de los erizos, denudando estratos vegetacionales del huiral.

El movimiento de agua, facilita o impide (extremos) la herbivoría de los erizos, generando modificaciones en morfología del alga dominante.

El movimiento de agua como factor de mortalidad, genera huirales submareales con una estructura etaria similar.

El movimiento de agua como factor de mortalidad, y en función de las modificaciones inducidas por los erizos, genera huirales submareales con morfologías similares.

secuencia jerárquica determinada. Sin embargo, en estos experimentos el reclutamiento algal no fué claramente cuantificado. Así, las mediciones de cobertura algal no permitieron discriminar entre los reclutamientos post-experimentales, del crecimiento de plantas juveniles preexistentes. La evidencia experimental contenida en el Capítulo 2 de este estudio, sugiere que la disminución del dosel de L. trabeculata favorece el asentamiento de juveniles de la misma especie.

En huirales como los formados por M. pyrifera, y en ausencia de herbívoros bénticos, la luz parece ser el recurso que limita el crecimiento de estratos vegetacionales inferiores (Reed y Foster, 1984). Al contrario, en huirales como los estructurados por L. trabeculata, el principal factor que limita el desarrollo de los estratos inferiores es el efecto de barrido que producen las frondas del alga dominante. Esto impide el asentamiento de otras especies de algas, como también de conoespecíficos (Dayton, 1975; Capítulos 2 y 3).

En huirales superficiales, y en función del movimiento de agua, la abundancia del alga dominante generalmente produce efectos densodependientes negativos que a su vez favorecen la diversidad y crecimiento de estratos

vegetacionales inferiores. El movimiento de agua es un mecanismo que induce mortalidad en comunidades de macroalgas submareales superficiales. En huirales como los formados por Macrocystis y Nereocystis, la mayor fuente de mortalidad de plantas adultas la generan otras plantas, que derivan a través del bosque "enredando" y "despegando" plantas adultas (Rosenthal et al., 1974; Dayton et al., 1984). La remoción de plantas adultas con dosel superficial, disminuye la competencia interespecifica y permite el florecimiento de estratos vegetacionales inferiores. En contraste, en huirales subsuperficiales de L. trabeculata y en función del movimiento de agua, la densidad del alga dominante puede ser considerado como un mecanismo que reduce el efecto de pastoreadores bénticos (Capítulo 2 y 3). Por otro lado, este mecanismo, por el "efecto de látigo" de frondas y estipes (generado por la mínima distancia entre plantas y por movimiento de agua), impide el asentamiento de propágulos de algas e invertebrados y el crecimiento de estratos vegetacionales inferiores.

En huirales con dosel superficial, el movimiento de agua afecta la conducta alimentaria de los erizos, produciendo cambios en la diversidad y en la abundancia de los estratos vegetacionales (vease revisión de Schiel y Foster, 1986). Al contrario, en huirales

subsuperficiales, los movimientos de agua extremos pueden (dependiendo de la intensidad) facilitar o impedir el acceso de los erizos a las plantas. Como se ha documentado en el Capítulo 2, los erizos modifican la morfología de L. trabeculata mediante la poda diferencial de sus estipes periféricos. Estas modificaciones, se traducen en un engrosamiento de los estipes y en una reducción de la flexibilidad de la planta. En consecuencia, el efecto de draga del movimiento de agua afecta con mayor intensidad a estos morfos. Así, estos cambios morfológicos en los individuos e inducidos por herbivoría producen también consecuencias negativas en la persistencia de poblaciones submareales de L. trabeculata.

Por último, una diferencia importante es la que genera el movimiento de agua como un factor de mortalidad diferencial. En huirales como los formados por M. pyrifera, el movimiento de agua afecta mayoritariamente a las plantas adultas provenientes de una misma cohorte, generando huirales con una estructura etaria (Rosenthal et al., 1974; Schiel y Foster, 1986). En contraste, en huirales submareales subsuperficiales de L. trabeculata, y por las modificaciones morfológicas inducidas por los pastoreadores (Capítulo 2), el efecto de draga del movimiento de agua determina poblaciones con morfologías individuales definidas (Capítulos 1, 2 y 3).

Lo discutido, indica que las asociaciones de macroalgas que forman huirales, difieren geográfica y estructuralmente. Estas diferencias condicionan, en la mayoría de los casos, la estructura y la organización de estas comunidades submareales. En general, se ha tendido a extrapolar los mecanismos y estrategias observadas en huirales submareales superficiales (e.g. Macrocystis) a los huirales subsuperficiales, sin considerar las diferencias que impone su estructuración vertical. Lo mismo ha sucedido en un contexto geográfico, donde la abrumadora evidencia generada en el HB, ha enmascarado las diferencias particulares de las comunidades submareales del HA.

Las diferencias analizadas y los resultados de este estudio sugieren la necesidad de considerar un mayor número de fenómenos naturales que se relacionen con la estructura y la organización de estas comunidades (e.g. movimiento de agua, morfología de plantas, herbivoría, conducta reproductiva de peces). Este estudio demuestra que no sólo la identificación de los mecanismos estructuradores son importantes, sino que también el estudio experimental de las interacciones biológicas y físicas que organizan estas comunidades submareales. Esto, sin duda, permitirá un mejor entendimiento de una de las asociaciones de macroalgas de mayor importancia en ambientes rocosos submareales de mares templados y subpolares.

BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMSON, W.G. 1975. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56: 721-726.
- ACUNA, E., J. MORAGA & E. URIBE. 1988. La zona de Coquimbo: un sistema nerítico de alta productividad. En Resúmenes del Simposio sobre Recursos Vivos y Pesquerías del Pacífico Sudeste. Viña del Mar Chile, 9-13 Mayo 1988: 37.
- ALVEAL, K., H. ROMO & J. VALENZUELA. 1973. Consideraciones ecológicas de las regiones de Valparaíso y Magallanes. *Rev. Biol. Mar.* 15: 1-29.
- ANDREW, N.L. & J.H. CHOAT. 1982. The influence of predation and conspecific adults on the abundance of juvenile Evechinus chloroticus (Echinoidea: Echinometridae). *Oecologia* (Berlin) 54: 80-87.
- BACKUS, G.J. 1969. Energetics and feeding in shallow marine waters. *Int. Rev. General Experimental Zool.* 4: 275-369.
- BARRALES, H.L. & C.S. LOBBAN. 1975. The comparative ecology of Macrocystis pyrifera with emphasis on the forests of Chubut, Argentina. *J. Ecol.* 63: 657-677.
- BENAVIDES, A.G., F. BOZINOVIC, J.M. CANCINO & L. YATES. 1986. Asimilación de algas por dos especies de peces del litoral chileno: Sicyases sanguineus (Gobiesocidae) y Aplodactylus punctatus (Aplodactylidae). *Medio Ambiente* (Chile) 8: 21-26.

- BENDER, E. A., T. J. CASE & M. E. GILPIN. 1984. Perturbation experiment in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65: 1-13.
- BERNSTEIN, B. B., B. E. WILLIAMS & K. H. MANN. 1981. The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol.* 63: 39-49.
- BERNSTEIN, B. B., S. C. SCHOETER & K. H. MANN. 1983. Sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) aggregating behaviour investigating by a subtidal multifactorial experiment. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 40: 1975-1986.
- BLACK, R. 1977. The effects of grazing by the limpet *Acmaea insessa*, on the kelp *Egregia laevigata*, in the intertidal zone, *Ecology* 57: 265-277.
- BREEN, P. A., T. A. CARSON, J. B. FOSTER & E. A. STEWARD. 1982. Changes in subtidal community structure associated with British Columbia sea otter transplants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 13-20.
- BREEN, P. A. & K. H. MANN. 1976a. Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol.* 34: 137-142.
- BREEN, P. A. & K. H. MANN. 1976b. Destructive grazing of kelp by sea urchins in Eastern Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33: 1278-1283.

- BURGE, R.T. & S.A. SCHULTZ. 1973. The marine environment in the vicinity of Diablo Cove with special reference to abalones and bony fishes. Mar. Resour. Tech. Bull. Calif. Dep. Fish. Game (Sacramento) 19: 1-433.
- CANCINO, J. & B. SANTELICES. 1981. The ecological importance of kelp-like holdfast as a habitat of invertebrates in central Chile. II Factors affecting community organization. En T. Levring (ed.) Xth International Seaweed Symposium. Walter de Gruyter & Co., New York: 241-246.
- CANCINO, J. & B. SANTELICES. 1984. Importancia ecológica de los discos adhesivos de Lessonia nigrescens Bory (Phaeophyta) en Chile central. Rev. Chil. Hist. Nat. 56: 23-33.
- CASTILLA, J.C. & I. BAHAMONDE. 1979. Observaciones conductuales y ecológicas sobre Lutra felina (Molina) 1782 (Carnivora: Mustelidae) en las zonas central y centro norte de Chile. Arch. Biol. Med. Exper. 12: 119-132.
- CASTILLA, J.C. & C.A. MORENO. 1982. Sea urchins and Macrocystis pyrifera: An experimental test of their ecological relations in southern Chile. En J.M. Lawrence (ed.) International Echinoderm Conference. A.A. Balkema Rotterdam: 257-263.
- CASTILLA, J.C. & R.T. PAINE. 1987. Predation and community organization on eastern Pacific temperate zone, rocky intertidal shores. Rev. Chil. Hist. Nat. 60: 131-151.

- CHAPMAN, A.R.O. 1981. Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margaret Bay, eastern Canada. *Mar. Biol.* 82: 307-311.
- CHAPMAN, A.R.O. 1984. Reproduction, recruitment and mortality in two species of Laminaria in southwest Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18: 99-109.
- CHAPMAN, A.R.O. & J.S. CRAIGIE. 1977. Seasonal growth in Laminaria longicruris: relations with reserve carbohydrate storage and production. *Mar. Biol.* 46: 209-213.
- CESHIRE, A.C. & N.D. HALLAM. 1985. The environmental role of alginates in Durvillaea potatorum (Fucales: Phaeophyta). *Phycologia* 24: 147-153.
- CHOAT, J.H. 1982. Fish feeding and the structure of benthic communities in temperate waters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 423-449.
- CHOAT, J.H. & D.R. SCHIEL. 1982. Patterns of distribution and abundance of large brown algae and invertebrate herbivores in subtidal regions of northern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 60: 129-162.
- CONNELL, J.H. 1972. Community interaction on marine rocky intertidal shore. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.

- CONNELL, J.H. & R.O. SLATYER. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- CONNELL, J.H. & W.P. SOUSA. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121: 789-824.
- CONTRERAS, S. & J.C. CASTILLA. 1987. Feeding behaviour and morphological adaptations in two sympatric sea urchin species in central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 217-224.
- COWEN, R.K. 1983. The effect of sheephead (Semicossyphus pulcher) predation on red sea urchin (Strongylocentrotus franciscanus) populations: An experimental analysis. *Oecologia (Berlin)* 58: 249-255.
- COWEN, R.K., C.K. AGEGIAN & M.S. FOSTER. 1982. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 64: 189-201.
- COWEY, C.B. & J.R. SARGENT. 1979. Nutrition. En W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds.) *Fish Physiology* Vol. III Bioenergetics and growth. Academic Press Inc. New York: 1-69.
- CRAIGIE, J.S., E.R. MORRIS, D.A. REES & D. THOM. 1984. Alginate block structure in Phaeophyceae from Nova Scotia: Variation with species, environment and tissue-type. *Carbohydrate Polymers* 4: 237-252.

- DAVIS, A.N. & R.T. WILCE. 1987. Algal diversity in relation to physical disturbance: A mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. Mar. Ecol. Prog. Ser. 37: 229-237.
- DAYTON, P.K. 1974. Kelp communities of southern South America. Antarc. Jour. USA. 9:22.
- DAYTON, P.K. 1975. Experimental studies of algal canopy in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka Island Alaska. Fish. Bull. U.S. 73: 230-237.
- DAYTON, P.K. 1985a. Ecology of kelp communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 215-245.
- DAYTON, P.K. 1985b. The structure and regulation of some South American kelp communities. Ecol. Monogr. 55: 447-468.
- DAYTON, P.K., R.J. ROSENTHAL & L.C. MAHAN. 1973. Kelp communities in the Chilean archipelago: R/V Hero cruise 72-5. Antarc. Jour. USA. 8: 34-35.
- DAYTON, P.K., R.J. ROSENTHAL, L.C. MAHAN & T. ANTEZANA. 1977. Population structure and foraging biology of the predaceous Chilean asteroid Meyenaster gelatinosus and the scape biology of its prey. Mar. Biol. 39: 361-370.
- DAYTON, P.K., V. CURRIE, T. GERRODETTE, B.D. KELLER, R. ROSENTHAL & D. VENTRESCA. 1984. Patch dynamics and stability of some californian kelp communities. Ecol. Monogr. 54: 253-289.

- DAYTON, P.K. & M.J. TEGNER. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and stability in a southern California kelp communities. *Science* 224: 283-285.
- DAWSON, E.Y., M. NEUSHUL & R.I. WILDMAN. 1960. Seaweed associated with kelp beds along southern California and northwest Mexico. *Pacif. Nat.* 1: 1-81.
- DENNY, M.W., T.L. DANIELS & M.A. KOEHL. 1985. Mechanical limits to size in water swept organism. *Ecol. Monogr.* 55: 69-102.
- DETHIER, M.N. 1982. Pattern and process in tidepool algae: factors influencing seasonality and distribution. *Bot. Mar.* 25: 55-66.
- DOTY, M.S. 1971. Measurements of water movements in reference to benthic algal growth. *Bot. Mar.* 14: 32-35.
- DRUEHL, L.D. 1970. The pattern of Laminariales distribution in the northeast Pacific. *Phycologia* 9: 237-247.
- DRUEHL, L.D. 1978. The distribution of Macrocystis pyrifera in British Columbia as related to environmental parameters. *Can. J. Bot.* 56: 69-79.
- DRUEHL, L.D. 1981. Geographical distribution. In C.S. Lobban, M.J. Wynne (eds.) *The biology of seaweeds.* Univ. Calif. Press. Berkeley: 306-325

- DUGGINS, D.O. 1980. Kelp beds and sea otters : an experimental approach. *Ecology* 61: 447-453.
- DUGGINS, D.O. 1981a. Interspecific facilitation in a guild of benthic marine herbivores. *Oecologia* (Berlin) 48: 157-163.
- DUGGINS, D.O. 1981b. Sea urchins and kelp: the effects of short term changes in urchin diet. *Limnol. Oceanogr.* 26: 391-394.
- EBELING, A.W., R.J. LARSON, W.S. LEVISON & R.N. BRAY. 1980. Annual variability of reef-fish assemblages in kelp forest of Santa Barbara, California. *Fish. Bull. U.S.* 78: 361-377.
- EBELING, A.W., D.R. LAUR & R.J. ROWLEY. 1985. Severe storm disturbance and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Mar. Biol.* 84: 287-294.
- EBERT, T.A. 1977. An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rocky jetty. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 27: 1-22.
- EBERT, T.A. 1982. Longevity, life history and relative body wall size in sea urchins. *Ecol. Monogr.* 52: 353-394.
- ESTES, J.A. 1980. Enhydra lutris. *Mammalian Species* 133: 1-8.
- ESTES, J.A. & J.F. PALMISANO. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* 185: 1058-1060.

- ESTES, J.A., N.S. SMITH & J.F. PALMISANO. 1978. Sea otter predation and community organization in the western Aleutian Island, Alaska. *Ecology* 59: 822-833.
- ESTES, J.A., R.J. JAMESON & A.M. JOHNSON. 1981. Food selection and some foraging tactics of sea otters. En J.A. Chapman & D. Pursley (eds.). *The Worldwide Furbearer Conference Proceedings*: 606-641.
- ESTES, J.A., R.J. JAMESON & E.B. RHODE. 1982. Activity and prey selection in the sea otter: influence of population status on community structure. *Am. Nat.* 120: 242-258.
- ESTES, J.A. & P.D. STEINBERG. 1988. Predation, herbivory and kelp evolution. *Paleobiology* 14: 19-36.
- FIELD, J.G., C.L. GRIFFITHS, R.D. GRIFFITHS, N. JARMAN, P. ZOUTENDYK, V. VELIMIROV & A. BOWES. 1980. Variation in structure and biomass of kelp communities along the southwest Cape coast. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 44: 145-203.
- FOREMAN, R.E. 1977. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by Strongylocentrotus droebachiensis. *Helgol. Wiss. Merresunters.* 30: 468-484.
- FOSTER, M.S. 1975. Algal succession in a Macrocystis pyrifera forest. *Mar biol.* 32: 313-329.
- FRICKE, A.H. 1979. Kelp grazing by the common sea urchin Parechinus angulosus Leske in False Bay Cape. *South Afr. J. Zool.* 14: 143-148.

- FRISTCH, F.E. 1945. The structure and reproduction of algae. Vol 2, Cambridge Univ. Press, Cambridge, Great Britain.
- FUENTES, H.R. 1981. Feeding habit of Semicossyphus maculatus (Labridae) in coastal waters of Iquique in northern Chile. Japan. J. Ichthyol. 27: 309-315.
- FUENTES, H.R. 1982. Feeding habit of Graus nigra (Labridae) in coastal waters of Iquique in northern Chile. J. Japan. Ichthyol. 29: 95-98.
- GAGNE, J.A., K.H. MANN & A.R.O. CHAPMAN. 1982. Seasonal patterns of growth and storage in Laminaria longicruris in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. Mar. Biol. 69: 91-101.
- GAINES, S.D. & J. LUBCHENCO. 1982. A unified approach to marine plant-herbivory interactions. II Biogeography. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 111-138.
- GERARD, V.A. & K.H. MANN. 1979. Growth and production of Laminaria longicruris (Phaeophyta) population exposed to different intensities of water movement. J. Phycol. 15: 33-41.
- HARPER, J.L. 1977. The biology of plants. Academic Press, London.
- HARGER, J.R.E. 1970. The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. Veliger 12: 401-414.

- HARROLD, C. & D.C. REED. 1985. Food availability, sea urchin grazing and kelp forest community structure. *Ecology* 66: 1160-1169.
- HARROLD, C. & J.S. PEARSE. 1987. The ecological role of echinoderms in kelp forest. En M. Jangoux & J. Lawrence (eds.) *Echinoderm studies* 2: 137-233.
- HIMMELMAN, J.H. & D.H. STEEL. 1971. Foods and predation of the green sea urchin Stroglylocentrotus droebachiensis in Newfoundland waters. *Mar. Biol.* 9: 315-322.
- HINES, A.H. 1982. Coexistence in a kelp forest: size, population dynamics, and resource partitioning in a guild of spider crabs (*Brachyura*, *Majidae*). *Ecol. Monogr.* 52: 179-198.
- HOLLING, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- HORN, H.S. 1981. Succession. En R.M. May (ed.) *Theoretical Ecology*. 2nd Ed, Sinauer, Sunderland: 253-271.
- HORN, M.H., S.N. MURRAY & T.W. EDWARDS. 1982. Dietary selectivity in the field and food preferences in the laboratory for two herbivorous fishes (*Cebidichthys violaceus* and *Xiphister mucosus*) from a temperate intertidal zone. *Mar. Biol.* 67: 237-246.
- HULBERT, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.

- JACKSON, G.A. 1977. Nutrients and production of giant kelp Macrocystis pyrifera of southern California. *Limnol. Oceanogr.* 22: 979-995.
- JOHNSON, C.R. & K.H. MANN. 1988. Diversity patterns of adaptation and stability of Nova Scotian kelp beds. *Ecol. Monogr.* 58: 129-154.
- JONES, D.J. 1971. Ecological studies on macroinvertebrate populations associated with polluted kelp forests in North Sea. *Helgol. Wiss. Merresunters.* 22: 417-441.
- JONES, D.J. 1972. Changes in the ecological balance of invertebrate communities in kelp holdfast habitats of some polluted North Sea waters. *Helgol. Wiss. Merresunters.* 23: 248-260.
- JONES, D.J. 1973. Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forest in the North Sea. *Mar. Biol.* 20: 351-365.
- JONES, N.S. & J.M. KAIN. 1967. Subtidal algal colonization following the removal of Echinus. *Helgol. Wiss. Merresunters.* 15: 460-466.
- JUPP, B.P. & E.A. DREW. 1974. Studies on the growth of Laminaria hiperborea (Gunn.) Fosl. I Biomass and productivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15: 185-196.
- KAIN, J.M. 1962. Aspects of the biology of Laminaria hiperborea. I Vertical distribution. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 42: 377-385.

- KAIN, J.M. 1971. The biology of Laminaria hiperborea.
Some Norwegian populations. J. Exp. Mar. Biol.
Assoc. U.K. 51: 387-408.
- KAIN, J.M. 1977. The biology of Laminaria hiperborea. The
effect of depth on some populations. J. Exp. Mar.
Biol. Assoc. U.K. 57: 587-607.
- KAIN, J.M. 1979. A view of the genus Laminaria. Oceanogr.
Mar. Biol. Ann. Rev. 17: 101-161.
- KIMMEL, J.J. 1985. A. new species-time method for vissual
assesment of fishes and its comparison with
stablishes methods. Env. Biol. Fish. 12: 23-32.
- KNOX, G.A. 1960. Littoral ecology and biogeography of
southern oceans. Proc. Roy. Soc. London B, Biol.
Sc., 152: 577-598.
- KOEHL, M.A. 1977. Effects of sea-anemones on the flow forces
they encounters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 69:
87-105.
- KOEHL, M.A. 1982. The interaction of moving water and
sessile organism. Sci. Am. 247: 123-134.
- KOEHL, M.A. 1984. How benthic organisms withstand moving
water. Am. Zool. 24: 57-69.
- KOEHL, M.A. & S.A. WAINWRIGHT. 1977. Mechanical adaptation
of a giant kelp. Limnol. Oceanogr. 22: 1067-1071.
- LAWRENCE, J.M. 1975. On the relationships between marine
plants and sea urchin. Oceanogr. Mar. Biol. Ann.
Rev. 13: 213-286.

- LEWIS, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. Ecol. Monogr. 56: 183-200.
- LEWIS, S.M., J.N. NORRIS & R.B. SEARLES. 1987. The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. Ecology 68: 636-641.
- LISSNER, A.L. 1980. Some effects of turbulence on the activity of the sea urchin Centostephanus coronatus Verrill. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 48: 185-193.
- LISSNER, A.L. 1983. Relationship of water motion to the shallow water distribution and morphology of two species of sea urchins. J. Mar. Res. 41: 691-709.
- LOWRY, L.F. & J.S. PEARSE. 1973. Abalones and sea urchins in an area inhabited by sea otters. Mar. Biol. 23:213-228.
- LUBCHENCO, J. & B.A. MENGE. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. Ecol. Monogr. 48: 67-94.
- LUBCHENCO, J. & S.D. GAINES. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interaction. I Populations and communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 405-437.
- LUNNIG, K. 1980. Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three Laminaria species (Phaeophyceae). J. Phycol. 16: 1-15.

- MANN, K.H. 1972. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I Zonation and biomass seaweed. *Mar. Biol.* 12: 1-10.
- MANN, K.H. 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182: 975-981.
- MANN, K.H. 1977. Destruction of kelp-beds by sea urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation? *Helgol. Wiss. Merresunters.* 30: 455-467.
- MANN, K.H. 1982. Kelp, sea urchins and predators: A review of strong interaction in rocky subtidal systems of eastern Canada 1970-1980. *Netherl. J. Sea Res.* 16: 414-423.
- MANN, K.H. & P.A. BREEN. 1972. The relation between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29: 603-609.
- MATTISON, J.E., J.D. TRENT, A.L. SHANKS, T.B. AKIN & J.S. PEARSE. 1977. Movement and feeding activity of red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) adjacent to a kelp forest. *Mar Biol.* 39: 25-30.
- MAUZEY, K.P., C. BIRKELAND & K.P. DAYTON. 1968. Feeding behaviour of asteroids and escape responses of their prey in the Puget Sound region. *Ecology* 49: 603-619.
- McNAUGHTON, S.J. 1984. Grazing lawns: animal in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.* 124: 863-886.
- MENGE, B.A. 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. *Oecologia (Berlin)* 34: 1-16.

- MICHANEK, G. 1979. Phytogeographic provinces and seaweed distribution. *Bot. Mar.* 22: 375-391.
- MILLER, R.J. & A.G. COLODEY. 1983. Widespread mass mortalities of the green sea urchin in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.* 73: 263-267.
- MOORE, P.G. 1971. The nematode fauna associated with holdfast of kelp (Laminaria hiperborea) in Northeast Britain. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 51: 589-604.
- MOORE, P.G. 1972. Particulate matter in the subtidal zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 10: 59-80.
- MOORE, P.G. 1973. The larger crustacea associated with holdfast of kelp (Laminaria hiperborea) in Northeast Britain. *Cahiers Biol. Mar.* 14: 493-518.
- MORENO, C.A., W.E. DUARTE & J.H. ZAMORANO. 1979. Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica. *Arch. Biol. Med. Exper.* 12: 169-178.
- MORENO, C.A. & J.P. SUTHERLAND. 1982. Physical and biological processes in a Macrocystis pyrifera community near Valdivia, Chile. *Oecologia (Berlin)* 55: 1-6.
- MORENO, C.A. & A.F. JARA. 1984. Ecological studies on fish fauna associated with Macrocystis pyrifera belts in the north Fuegian Island, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 99-107.

- MUNTZ, L., F.J. EBLING & J.A. KITCHING. 1965. The ecology of Lough Ine. XVI Predatory activity of large crabs. *J. Anim. Ecol.* 34: 315-329.
- NELSON, B.V. & R.R. VANCE. 1979. Diel foraging patterns of the sea urchin Centrostephanus coronatus as predator avoidance strategy. *Mar. Biol.* 51: 251-258.
- NEUSHUL, M. 1972. Functional interpretation of benthic marine algal morphology. En I.A. Abbott & M. Kurogi (Eds.) *Contribution to the Systematic of Benthic Marine Algae of the North Pacific.* Japanese Soc. Phycol: 47-74.
- NEUSHUL, M. & A.L. DAHL. 1967. Composition and growth of subtidal parvosilvosa from californian kelp forest. *Helgol. Wiss. Merresunters.* 15: 480-488.
- NORTH, W.J. 1971. Introduction. En W.J. North (ed). *The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California,* *Nova Hedvigia* 32: 1-37.
- NORTON, T. 1978. The factors influencing the distribution of Saccorhiza polyschides in the region of Lough Ine. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 58: 527-536.
- NORTON, T., C. MATHISON & M. NEUSHUL. 1982. A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Bot. Mar.* 25: 501-510.

- PEARSE, J.S. & A.H. HINES. 1979. Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of red sea urchin. *Mar. Biol.* 51: 83-91.
- PIGOTT, C.D. 1968. Biological flora of the British Island. *J. Ecology* 56: 597-612.
- PREJS, A. & M. BLASZCZYK. 1977. Relationships between food and cellulase activity in freshwater fishes. *J. Fish. Biol.* 11: 447-452.
- PRICE, H.A. 1982. An analysis of factor determining seasonal variation in the byssal attachment strength of Mytilus edulis. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 62: 146-155.
- QUAST, J.C. 1968. Observation on the food of kelp-bed fishes. *Fish. Bull. Calif. (Sacramento)* 139: 109-142.
- QUAST, J.C. 1971. Fish fauna of the rocky inshore zone. En W.J. North (ed.) *The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California*. *Nova Hedvigia* 32: 481-507.
- REED, D. & M. FOSTER. 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in giant kelp (Macrocystis pyrifera) forest. *Ecology* 65: 937-948.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-348.

- ROSENTHAL, R.J., W.D. CLARKE & P.K. DAYTON. 1974. Ecology and natural history of a stand of giant kelp, Macrocystis pyrifera, off Del Mar, California. Fish. Bull. US. 72: 670-684.
- RUSSO, A.R. 1977. Water flow and the distribution and abundance of echinoids (Genus Echinometra) on an Hawaiian Reef. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 28: 693-702.
- SANTELICES, B. 1977. Ecología de algas marinas bentónicas: Efecto de factores ambientales. P. Universidad Católica de Chile, Vicerrectoría Académica, Dirección General de Investigación, 488 pp.
- SANTELICES, B. 1982. Bases biológicas para el manejo de Lessonia nigrescens (Phaeophyta, Laminariales) en Chile central. Monografías Biológicas (Chile) 2: 135-150.
- SANTELICES, B., J. CANCINO, J.C. CASTILLA & P. SCHMIEDE. 1980. Comparative ecology of Lessonia nigrescens and Durvillaea antarctica (Phaeophyta) in central Chile. Mar. Biol. 59: 119-132.
- SANTELICES, B. & F.P. OJEDA. 1984a. Population dynamics of coastal forest of Macrocystis pyrifera in Puerto Toro, Isla Navarino, southern Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 14: 175-183.
- SANTELICES, B. & F.P. OJEDA. 1984b. Recruitment, growth and survival of Lessonia nigrescens (Phaeophyta) at various tidal level in exposed habitats of central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 19: 73-82.

- SANTELICES, B., J.A. VASQUEZ & I. MENESES. 1986. Patrones de distribución y dietas de un gremio de moluscos herbívoros, en hábitat intermareales expuestos de Chile central. *Monografías Biológicas (Chile)* 4: 147-171.
- SCHEIBLING, R.E. & R.L. STEPHENSON. 1984. Mass mortality of Strongylocentrotus droebachiensis (Echinodermata: Echinoidea) of Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.* 78: 153-164.
- SCHIEL, D.R. & J.H. CHOAT. 1980. Effects of density on monospecific stands of marine algae. *Nature* 285: 324-326.
- SCHIEL, D.R. & M.S. FOSTER. 1986. The structure of subtidal algal stands in temperate waters. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 24: 265-307.
- SCHWENKE, H. 1971. Water movement: plants. In O. Kinne (ed) *Wiley, New York. Marine Biology Vol. 1 pt 2* 1091-1121.
- SEARLES, R.B. 1978. The genus Lessonia Bory (Phaeophyta, Laminariales) in southern Chile and Argentina. *British Phycol. J.* 13: 361-381.
- SHEPERD, S.A. & H.B.S. WOMERSLEY. 1981. The algal and seagrass ecology of Waterloo Bay, south Australia. *Aquatic Botany* 11: 305-371.
- SIMENSTAD, C.A., ESTES, J.A. & K.W. KENYON. 1978. Aleuts, sea otters and alternative stable-state communities. *Science* 200: 403-411.

- SKOTTSBERG, C. 1921. Botanische ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Fuerlande 1907-1909. VIII Marine Algae I. Phaophyceae. Kunglica Svenska Vetenskapsakedemiens Handlinglar 61, 56 pp.
- SKOTTSBERG, C. 1941. Communities of marine algae in subantarctic and antarctic waters. Kunglica Svenska Vetenskapsakedemiens Handlingar ser 3, 19, 92 pp.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1969. Biometry. Freeman & Co, San Francisco, 776 pp.
- SOUSA, W.P. 1979. Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 49: 227-254.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 353-391.
- STEINBERG, P.D. 1984. Algal chemical defenses against herbivores: allocation of phenolic compounds in the kelp Alaria marginata. Science 223: 405-407.
- STEEL, R.G.D. & J.H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach (2^{ed}) Mc Graw-Hill Co. London, 633 pp.
- STICKNEY, R.R. AND S.E. SHUMWAY. 1974. Ocurrence of cellulase activity in the stomachs of fishes. J. Fish. Biol. 6: 779-790.
- STRONG, D.R., D. SIMBERLOFF, L.G. ABELE & A.B. THISTLE. 1984. (Eds.) Ecological Communities: conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press Princeton, 613 pp.

- SUTHERLAND, J.P. 1974. Multiple stable point in natural communities. *Am. Nat.* 108: 859-873.
- SUTHERLAND, J.P. 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. *Am. Nat.* 118: 499-519.
- TEGNER, M.J. & P.K. DAYTON. 1981. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 255-268.
- TEGNER, M.J. & S.A. LEVIN. 1983. Spiny lobster and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 73: 125-150.
- TRUST, T.J. & R.A.H. SPARROW. 1974. The bacterial flora in the alimentary tract of freshwater salmonid fishes. *Can J. Microbiol.* 20: 1219-1234.
- VADAS, R.L. 1977. Preferential feeding: An optimization strategy in sea urchins. *Ecol. Monogr.* 47: 196-203.
- VADAS, R.L., R.W. ELNER, P.E. GARWOOD & I.G. BABB. 1986. Experimental evaluation of aggregation behaviour in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar. Biol.* 90: 433-448.
- VASQUEZ, J.A. 1986. Morfología de estructuras alimentarias como factores en la organización de comunidades submareales. *Biota (Chile)* 1: 104.

- VASQUEZ, J.A., J.C. CASTILLA & B. SANTELICES. 1984.
Distributional patterns and diets of four species
of sea urchins in a giant kelp forest (Macrocystis
pyrifera) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 19: 55-63.
- VASQUEZ, J.A. & J.C. CASTILLA. 1984. Some aspects of the
biology and trophic range of Cosmasterias lurida
(Asteroidea, Asteriinae) in belts of Macrocystis
pyrifera at Puerto Toro, Chile. Medio Ambiente 7:
47-51.
- VASQUEZ, J.A. & B. SANTELICES. 1984. Comunidades de
macroinvertebrados en discos adhesivos de Lessonia
nigrescens Bory (Phaeophyta) en Chile central.
Rev. Chil. Hist. Nat. 57: 131-154.
- VELIMIROV, B., J.G. FIELD, C.L. GRIFFITHS & P. ZOUTENDYK.
1977. The ecology of kelp bed communities in the
Benguela upwelling system. Helgol. Wiss.
Meeresunters. 30: 495-518.
- VELIMEROV, B. & C.L. GRIFFITHS. 1979. Wave induced kelp
movement and its importance for community
structure. Bot. Mar. 22: 169-172.
- VILLOUTA, E. & B. SANTELICES. 1984. Estructura de la
comunidad submareal de Lessonia (Phaeophyta,
Laminariales) en Chile norte y central. Rev. Chil.
Hist. Nat. 57: 111-122.
- VILLOUTA, E. & B. SANTELICES. 1986. Lessonia trabeculata
sp. nov. (Laminariales, Phaeophyta), a new kelp
from Chile. Phycologia 25: 81-86.

- WHARTON, W.G. & K.H. MANN. 1981. Relationships between destructive grazing by the sea urchin Strongylocentrotus droebachiensis and the abundance of american lobster, Homarus americanus. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1339-1349.
- WHEELER, A. 1980. Fish-algal relations in temperate waters. In J.H. Price, D.E. Irvine & W.F. Farnham (Eds.) The shore environment Vol. 2 Ecosystems 17: 677-697.
- WITMAN, J.D. 1987. Subtidal coexistence: Storms, grazing, mutualism and the zonation of kelps and mussels. Ecol. Monogr. 57: 167-187.