

VCH-FC
MAG-B
A185
C.2



ASPECTOS AUTOECOLOGICOS DE JUVENILES DE HELIASTER HELIANTHUS
(ASTEROIDEA: FORCIPULATIDA) EN EL INTERMAREAL
DE LAS CRUCES, CHILE CENTRAL

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

Facultad de Ciencias
por
Gladys M. Acosta Cárdenas

Profesor Guía: Dr. Juan Carlos Castilla Z.
Profesor Patrocinante: Prof. Cecilia Osorio R.

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

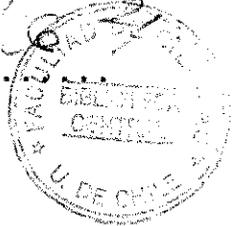
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

GLADYS MAGDALENA ACOSTA CARDENAS

Ha sido aprobada por la Comisión Informante de tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el exámen de defensa de tesis rendido el día 29 de Octubre de 1990.

Profesor Director de Tesis:

Dr. Juan Carlos Castilla Z.

J. C. Castilla
.....


Profesor Patrocinante de Tesis:

Prof. Cecilia Osorio R.

C. Osorio
.....

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan Cancino

Prof. Vivian Montecinos

Dra. Doris Soto

Prof. Irma Vila

J. Cancino
.....
V. Montecinos
.....
D. Soto
.....
I. Vila
.....

AGRADECIMIENTOS



Agradezco al Dr. J.C. Castilla y a la Prof. C. Osorio por su valiosa ayuda, comentarios y críticas durante el desarrollo de esta tesis. A todas las personas que, de un modo u otro, contribuyeron en la obtención de datos en terreno así como en la elaboración final de este trabajo. En especial, a E. Ortiz por su ayuda durante el análisis estadístico de los datos. Finalmente, a la Pontificia Universidad Católica de Chile por las facilidades de laboratorio en Santiago y Las Cruces. También, por el acceso a computación y financiamiento a través de los Proyectos a J.C. Castilla.

INDICE DE MATERIAS

	Pág.
LISTA DE TABLAS.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
RESUMEN.....	xv
INTRODUCCION.....	1
MATERIALES Y METODOS.....	6
1 Estudios de terreno.....	6
1.1 Sitios de estudio.....	6
1.2 Métodos generales.....	7
1.3 Análisis estadístico.....	9
1.4 Distribución batimétrica por tallas de la población de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	10
1.5 Densidad de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	12
1.6 Microhábitat de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	13
1.7 Densidad de juveniles de <u>H. helianthus</u> en diferentes tamaños de bolones en la zona intermareal.....	14

1.8 Actividad alimentaria de juveniles de <u>H.</u> <u>helianthus</u> en la zona intermareal.....	17
1.9 Dieta de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	18
2 Estudios de laboratorio.....	19
2.1 Métodos generales.....	19
2.2 Análisis estadístico.....	23
2.3 Actividad alimentaria de juveniles de <u>H.</u> <u>helianthus</u>	24
2.4 Crecimiento de juveniles de <u>H. helianthus</u>	25
RESULTADOS.....	28
1 Estudios de terreno.....	28
1.1 Distribución batimétrica por tallas de la población de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	28
1.2 Densidad de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	34
1.3 Microhábitat de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	36
1.4 Densidad de juveniles de <u>H. helianthus</u> en diferentes tamaños de bolones en la zona intermareal.....	39
1.5 Actividad alimentaria de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	41
1.6 Dieta de juveniles de <u>H. helianthus</u> en la zona intermareal.....	45

2 Estudios de laboratorio.....	49
2.1 Actividad alimentaria de juveniles de	
<u>H. helianthus</u>	49
2.2 Crecimiento de juveniles de <u>H. helianthus</u>	52
DISCUSION.....	66
BIBLIOGRAFIA.....	79

LISTA DE TABLAS

1. Areas y alturas promedios de mareas en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio. Las Cruces.
2. Tasas de crecimiento en talla de juveniles de la clase de tamaño pequeños (5-10 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C).
La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.
La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.
3. Tasas de crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño medianos (11-20 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y

sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C).

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.

4. Tasas de crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C). La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.
La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.

LISTA DE FIGURAS

1. Bandeja experimental con sistema de nivel de agua de mar fluctuante (NF). Los acuarios se disponen sobre una base de madera impermeabilizada (b) y situada a 4 cm sobre el fondo de la bandeja experimental (B). El agua de mar, que alcanza un nivel constante en el estanque (E), fluye a través de una manguera (Me) desde E a B. El nivel de agua de mar asciende gradualmente en B así como en el sifón (S) (conectado en la parte inferior de B) hasta alcanzar un nivel máximo (N.máx.). En este nivel, que está por sobre el borde superior de los acuarios, S comienza a descargar agua de mar desde B hacia el exterior a través de Ms y con un flujo mayor que el de entrada. El nivel del agua de mar en B desciende gradualmente hasta alcanzar un nivel mínimo (N.mín.). En este nivel, que está por debajo de b, cesa la descarga de agua de mar y se inicia nuevamente el ciclo de llenado y vaciado en B (basado en Aleem, 1949).

2. Distribuciones de frecuencias de las clases de tamaño de la población total de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.
3. Tallas medias (mm \pm 1 ES) de la población total de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.
4. Tallas medias (mm \pm 1 ES) de la población juvenil de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.
5. Densidades medias (No ind. m⁻² \pm 1 ES) de la población juvenil de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.
6. Frecuencia relativa (%) de juveniles de H. helianthus sobre las caras (microhábitats) superior, lateral e inferior de bolones, durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de

bolones.

Los números sobre las barras indican el número total de individuos juveniles observados.

7. Densidad media (No ind. 50 cm⁻² ±1 ES) de juveniles de H. helianthus en cuatro clases de tamaño de bolones en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de bolones.

Los números indican el número total de bolones donde se encontraron soles de mar juveniles.

8. Densidad media (No ind. 50 cm⁻² ±1 ES) y talla media (mm ±1 ES) de juveniles de H. helianthus en cuatro clases de tamaño de bolones.

Los números indican el número total de bolones donde se observaron soles de mar juveniles.

9. Frecuencia relativa (%) de juveniles activos (con estómagos evertidos) de H. helianthus, durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de bolones.

Los números sobre las barras indican el número total de individuos juveniles observados.

10. Frecuencia relativa (%) de los ítemes alimentarios sobre los cuáles juveniles de H. helianthus evierten su estómago cardíaco en marea alta y baja, tanto de día como de noche, en el mesohábitat de bolones.

Cirripedios (CIRR), algas (ALG), roca desnuda (RD), gastrópodos (GAS), bivalvos (BIV), serpúlidos (SER), arena (are) y anfípodos (ANF).

Los números entre paréntesis indican el número total de individuos juveniles activos observados.

11. Frecuencia relativa (%) de juveniles activos de las clases de tamaño pequeños (5-10 mm), medianos (11-20 mm) y grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con un sistema de nivel de agua de mar fluctuante (NF), donde fueron sometidos alternadamente a niveles máximos y mínimos de agua de mar, tanto de día como de noche, simulando el ciclo de mareas.

12. Crecimiento en talla de juveniles de la clase de tamaño pequeños (5-10 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres

tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios.

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

13. Crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño medianos (11-20 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios.

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

14. Crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios.

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de

mar, respectivamente.

RESUMEN

Heliaster helianthus es un asteroídeo típico en el intermareal rocoso de la zona norte y central de Chile. En etapas adultas, esta especie de asteroídeo es un depredador carnívoro de alto nivel trófico y una especie clave en la estructura de la comunidad en ciertos hábitats del intermareal rocoso. No obstante, es escaso el conocimiento referente a su autoecología en etapas tempranas de desarrollo (posteriores a la metamorfosis) o juveniles.

En esta tesis se estudian aspectos autoecológicos básicos sobre la población juvenil de H. helianthus de tallas ≤ 30 mm de diámetro máximo. Principalmente, interesa conocer cómo se distribuyen, dónde habitan y de qué se alimentan los juveniles de H. helianthus. Para ello se determina el patrón de densidad, utilización de microhábitat, actividad alimentaria, distribución espacial y la dieta de dichos juveniles. Estos dos últimos objetivos son de particular interés, pues antecedentes previos sugieren que los soles de mar juveniles difieren en densidad a través de la zona intermareal y que, a diferencia de soles de mar adultos, presentan una dieta herbívora, así como sucede con

juveniles de otras especies de asteroídeos.

El patrón batimétrico de densidad de la población juvenil de H. helianthus demuestran que las mayores abundancias de soles de mar juveniles se localizan en el intermareal superior y particularmente en el intermareal medio. Las diferencias en densidad y talla de soles de mar juveniles respecto del tamaño de los bolones sugieren que dicho patrón de densidad se podría deber a las diferentes frecuencias de perturbación física que experimentan los bolones de acuerdo con su localización en la zona intermareal.

Las variaciones en densidad y talla media de la población juvenil de H. helianthus a lo largo del período de muestreo permiten postular que el ingreso de nuevos individuos a la población juvenil de H. helianthus ocurriría preferentemente entre principios de primavera y de invierno. Por otra parte, tales variaciones sugieren que durante la época de invierno habría mortalidad de soles de mar juveniles, en particular de aquellos recién metamorfoseados.

La distribución de frecuencias de las clases de tamaño así como la talla media de la población de H. helianthus en una zonación batimétrica, demuestran una segregación espacial entre soles de mar juveniles y adultos a través de la zona intermareal. Los juveniles de H. helianthus se localizan preferentemente en el intermareal

medio y superior, mientras que los adultos en el intermareal inferior. Se postula que los soles de mar al crecer migrarían hacia el intermareal inferior y submareal somero.

Las frecuencias de ocurrencia de juveniles de H. helianthus en los microhábitats de bolones demuestran que el microhábitat utilizado por dichos juveniles es la cara inferior de bolones, tanto en el intermareal superior como medio. El uso de este microhábitat se discute en relación con el estado de la marea, ciclo día-noche y con el efecto combinado de estos dos factores.

La frecuencia de juveniles activos de H. helianthus (con estómago cardíaco evertido), tanto en laboratorio como en terreno, demuestran que los soles de mar juveniles se alimentan preferentemente de noche. La actividad de alimentación de dichos juveniles se discute en relación con el estado de la marea, ciclo día-noche así como con el efecto combinado de ambos factores.

Los resultados de terreno sobre la dieta de juveniles de H. helianthus sugieren que éstos tendrían una dieta herbívora. Sin embargo, los resultados de laboratorio sobre el crecimiento de juveniles de H. helianthus (de tallas entre 5-30 mm) demuestran que estos juveniles no se alimentan de algas (particularmente, Enteromorpha sp.). Los soles de mar juveniles no crecen e incluso experimentan una reducción en su talla y peso

corporal al ser mantenidos con una dieta de algas, así como sin alimento.

En base a los resultados anteriores y al hecho de que los juveniles de *H. helianthus* experimentan un crecimiento positivo al ser mantenidos con una dieta de cirripedios, que es el ítem alimentario más frecuente de estos juveniles, se discute el posible efecto ecológico que los soles de mar juveniles ejercerían sobre dicha población presa, la que junto con algas son los organismos sésiles más abundantes de la comunidad de bolones en el intermareal superior y medio del mesohábitat de bolones.

INTRODUCCION

Heliaster helianthus (Lamarck, 1816; Heliasteridae), conocido comúnmente como "sol de mar", es un asteroídeo característico del intermareal rocoso de la zona norte y central de Chile. Su rango de distribución geográfico se extiende desde Ecuador (2° N) hasta Chile central (33° S) (Madsen, 1956).

En la zona central de Chile, las mayores abundancias de soles de mar adultos se localizan en plataformas rocosas del intermareal medio e inferior; mientras que individuos aislados suelen ser encontrados en el submareal hasta 5-6 m de profundidad (Castilla, 1981).

Antecedentes bibliográficos sobre la biología básica, autoecología y sinecología de H. helianthus son escasos y están fundamentalmente basados en trabajos realizados sobre especímenes adultos. En estos trabajos se estudian aspectos relacionados con hábitat, distribución espacial, depredadores (Viviani, 1978; Castilla, 1981), estructura poblacional (Tokeshi et al., 1989), actividad alimentaria (Viviani, 1978; Castilla, 1981; Edding, in litteris), conductas de ataque a presas y de escape a depredadores (Viviani, 1978) y principalmente con alimentación (Viviani, 1978; Castilla, 1981; Edding, in

litteris; Tokeshi et al., 1989; Tokeshi, 1989), y con rol o impacto ecológico (Castilla, 1981; Paine et al., 1985).

Viviani (1978), Castilla (1981) y Edding (in litteris) indican que H. helianthus es un depredador carnívoro de alto nivel trófico y espectro trófico amplio. Entre sus presas destacan equinodermos, tunicados, gastrópodos y preferentemente mitílidos o cirripedios.

Por otra parte, Paine et al. (1985), a través de experimentos de manipulación en plataformas post-rompientes de la localidad de Las Cruces, demuestran que los individuos adultos de H. helianthus, como otras especies de asteroídeos en otras latitudes (Paine, 1969, 1971 y 1974; Duggins, 1983), son organismos claves en la estructuración de la comunidad intermareal. Así, la exclusión de H. helianthus de la zona intermareal provoca cambios en el patrón de distribución y abundancia de las poblaciones presas que utilizan sustrato primario (roca), el cuál a menudo se considera como recurso limitante en la zona intermareal rocosa (Castilla, 1988).

No obstante, en la literatura hay evidencias de que la dieta como la conducta alimentaria de algunas especies de asteroídeos varían en relación con la talla o etapa de desarrollo de éstos (Barker, 1979; Sloan, 1980; Tokeshi et al., 1989; Tokeshi, 1989). Así por ejemplo, las especies de asteroídeos Stichaster australis y Acanthaster planci son herbívoros hasta alcanzar un

diámetro máximo de 20-25 y 8 mm respectivamente, y a tallas mayores son exclusivamente carnívoros (Yamaguchi, 1974; Barker, 1979). Otras especies de asteroideos carnívoros como Asterias rubens y Pisaster ochraceus, consumen presas de tamaños cada vez mayores a medida que crecen (Lubchenco & Menge, 1974; Barker & Nichols, 1983). Una situación similar ocurre con las especies de asteroideos Pycnopodia helianthoides y Leptasterias hexactis; quienes a lo largo de su desarrollo ontogenético además adicionan nuevas especies presas a su dieta (Menge, 1972 b; Duggins, 1983).

Tales diferencias sugieren que el impacto ecológico que pueden ejercer los asteroideos en las comunidades intermareales podría variar de acuerdo con la etapa de desarrollo de éstos.

Sin embargo, el conocimiento que existe en la literatura referente a la autoecología y sinecología de diversas especies de asteroideos intermareales en etapas tempranas de desarrollo es escaso. Esto se debe principalmente a la dificultad para localizar asteroideos en etapas tempranas de desarrollo o juveniles en la costa; ya sea porque éstos reclutan en baja densidad (Barker, 1979; Ebert, 1983) o bien se localizan en lugares crípticos (Bay, 1975; Viviani, 1978; Barker, 1979; Sloan, 1980; Barker & Nichols, 1983; Tokeshi et al., 1989).

A la fecha, no hay publicaciones sobre la biología y ecología de H. helianthus de tallas inferiores a

50 mm de diámetro máximo. Ejemplares de tales tallas han sido encontrados en hábitats intermareales rocosos en playa de bolones y canales del litoral norte (Viviani, 1978; Edding, in litteris) y central de Chile (P. Sánchez y J.C. Castilla, com. pers.). Sin embargo, la información autoecológica referente a éstos, y por tanto a soles de mar juveniles, es escasa y limitada.

En consideración a esto y dado el impacto ecológico que los soles de mar adultos ejercen sobre la comunidad en ciertos hábitats intermareales rocosos, este trabajo tiene como propósito entregar información autoecológica básica sobre H. helianthus en etapas tempranas de desarrollo (posteriores a la metamorfosis) o juveniles. Principalmente, interesa averiguar cómo se distribuyen, dónde habitan y de qué se alimentan los soles de mar en dichas etapas de desarrollo.

Con estos fines, los objetivos que se plantean en este trabajo son estudiar el patrón de densidad, utilización de microhábitat, actividad alimentaria y principalmente conocer el patrón de distribución espacial así como la dieta de ejemplares juveniles de H. helianthus. Estos dos últimos objetivos son de particular interés puesto que observaciones preliminares en hábitats intermareales rocosos de bolones, sugieren que los soles de mar juveniles difieren en densidad a través de la zona intermareal y que, a diferencias de soles de mar

adultos, podrían presentar una dieta herbívora, como sucede con juveniles de otras especies de asteroídeos en otras latitudes (Yamaguchi, 1974; Barker, 1979).

El logro de dichos objetivos permitirá dar respuesta a las interrogantes antes formuladas. Junto con ello, la información obtenida contribuirá al conocimiento de la dinámica poblacional de H. helianthus y aportará antecedentes importantes para la evaluación futura del impacto ecológico que los juveniles de esta especie de asteroídeo podrían ejercer sobre la comunidad en la zona intermareal rocosa.

MATERIALES Y METODOS

1 Estudios de terreno

1.1 Sitios de estudio

El trabajo de terreno se realizó en la zona intermareal rocosa, en dos sitios localizados en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica de Chile; Las Cruces (33°32'S; 71°38'W), en Chile central.

Ambos sitios de estudio son moderadamente expuestos a la acción del oleaje (Castilla, com. pers.) y corresponden a canalones situados entre plataformas rocosas intermareales. Los canalones se extienden desde la franja intermareal superior a la franja intermareal inferior (Castilla, 1981) y se caracterizan por presentar un sustrato rocoso no consolidado de bolones. La principal característica de este tipo de sustrato es su fragmentación en unidades claramente delimitadas (bolones), las cuáles pueden diferir tanto en tamaño como en forma. En esta tesis, dicho sustrato se define como mesohábitat de bolones.

En los sitios estudiados se establecen tres franjas batimétricas, contiguas y paralelas a la línea

de costa, que se denominan franja intermareal superior, media e inferior y que corresponden aproximadamente al intermareal superior, medio e inferior, respectivamente (Castilla, 1981).

En dichas franjas intermareales, los organismos sésiles más abundantes sobre bolones son algas y cirrípedos. En las franjas intermareales superior y media dominan las algas Clorófitas, en particular Enteromorpha sp. En cambio, en la franja intermareal inferior domina un alga Rodófitas tetraspórica que corresponde a la especie Nothogenia fastigiata (Bory) Parkinson (M.E. Ramírez, com. pers.).

En la Tabla 1 se muestra el área y la altura promedio de marea sobre el nivel 0 (determinada según Emery (1961)), correspondientes a las franjas intermareales superior, media e inferior de cada uno de los sitios estudiados en este trabajo.

1.2 Métodos generales

Los muestreos de día se realizan entre las 14-18 h y de noche entre las 21-3 h, tanto en marea alta como baja.

En cada muestreo, los bolones son removidos para inspeccionar sus caras superior, lateral e

Tabla 1 Area y altura promedio de marea (sobre el nivel 0) en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio. Las Cruces.

SITIOS DE ESTUDIO (Canalones)	FRANJA INTERMAREAL	AREA (m ²)	ALTURA DE MAREA (m ± 1 ES)
A	Superior	10	1,01 ± 0,23
	Media	20	0,66 ± 0,02
	Inferior	18	0,32 ± 0,17
B	Superior	9	1,46 ± 0,12
	Media	12	1,03 ± 0,19
	Inferior	18	0,59 ± 0,17

inferior y posteriormente dejados en la misma posición y lugar.

Las caras del bolón se consideran como microhábitats diferentes, dado que hay evidencias en la literatura (McGuinness & Underwood, 1986) de que éstas en mareas bajas difieren en humedad e iluminación, entre otros factores abióticos.

La talla de los ejemplares de H. helianthus se determina midiendo el diámetro máximo de los individuos con un pie de metro con precisión de 1 mm.

Los soles de mar de tallas \leq 30 mm se consideran como juveniles, puesto que en especímenes de estas tallas no se observaron gónadas diferenciadas.

1.3 Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se efectuaron en la Pontificia Universidad Católica de Chile, utilizando un computador Digital Vax y el programa estadístico SAS, versión 1982.

Para el análisis estadístico de los datos se utiliza Análisis de Homogeneidad de Frecuencias (AHF) y Análisis de Varianzas (ANOVA) (Steel & Torrie, 1980; SAS, 1982).

El tipo de análisis así como el modelo

utilizado en éste, es especificado en materiales y métodos respectivos.

Para el ANOVA, los datos fueron previamente categorizados (Conover & Iman, 1981; SAS, 1982).

Para las comparaciones múltiples a posteriori se emplea el Test Tukey con un nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

1.4 Distribución batimétrica por tallas de la población de H. helianthus en la zona intermareal.

Con el propósito de conocer el patrón de distribución batimétrico de los soles de mar juveniles y si éstos se encuentran espacialmente segregados de los soles de mar adultos, se realizan 9 muestreos entre febrero de 1986 y 1988 en las franjas intermareales superior, media e inferior de ambos sitios de estudio. Estos muestreos, que se efectúan durante mareas bajas diurnas, consisten en inspeccionar cuadrantes de 1 m² (seleccionados al azar) y medir la talla de los ejemplares de H. helianthus allí encontrados. Se inspeccionan entre 60-80% del total de cuadrantes de 1 m² comprendidos en cada franja intermareal. Esto en consideración al número total de cuadrantes dentro de cada sitio de estudio y al tiempo disponible para

muestrear (dado los regímenes de mareas).

Posteriormente, se determina la estructura por talla y la talla media de la población total de H. helianthus. Además, se estima la talla media de la población juvenil de soles de mar.

La estructura por talla se determina estimando la frecuencia relativa de las siguientes clases de tamaño: (a) 1- 30 mm, (b) 31- 60 mm, (c) 61- 90 mm, (d) 91- 120 mm, (e) 121- 150 mm, (f) 151- 180 mm, (g) 181- 210 mm y (h) 211- 240 mm.

La distribución de frecuencias relativas de las clases de tamaño de la población total de H. helianthus se compara entre franjas intermareales en cada uno de los sitios estudiados, utilizando un modelo de ANF bifactorial (franja intermareal, período de muestreo).

La talla media de la población total de H. helianthus se compara entre franjas intermareales, usando un modelo de ANOVA trifactorial (sitio de estudio, período de muestreo, franja intermareal) con un diseño split-plot. En este diseño, los factores sitio de estudio, período de muestreo y franja intermareal corresponden a bloques, unidades totales y subunidades, respectivamente (Steel & Torrie, 1980). Este mismo tipo de análisis y modelo se utiliza para comparar la talla media de la población juvenil de H. helianthus entre franjas intermareales así como entre períodos de muestreos.

1.5 Densidad de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

Para conocer el patrón de densidad de la población juvenil de H. helianthus, se realizan 9 muestreos entre febrero de 1986 y 1988 en cada una de las tres franjas intermareales de los sitios estudiados. En estos muestreos, que se realizan durante marea baja diurna, se inspeccionan cuadrantes de 1 m² y contabilizan los ejemplares juveniles encontrados en aproximadamente 5 minutos. Esto con el objeto de uniformizar el área muestreada dentro de cuadrantes, ya que el número y tamaño de bolones difiere de un cuadrante a otro. El número de cuadrantes inspeccionados es especificado en la sección anterior (sección 1.4).

Posteriormente, se determina la densidad media de soles de mar juveniles (nº ind. m⁻²). Esta se compara entre franjas intermareales así como entre periodos de muestreos, utilizando un modelo de ANOVA trifactorial (sitio de estudio, periodo de muestreo, franja intermareal) con un diseño split-plot (ver sección 1.4).

1.6 Microhábitat de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal.

Para conocer el microhábitat del bolón utilizado por soles de mar juveniles, se realizan muestreos durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media de ambos sitios de estudio. En estas franjas intermareales, donde habitan preferentemente los soles de mar juveniles (ver en este trabajo), se examinan las caras superior, lateral e inferior del mayor número de bolones que permitan las condiciones del mar y se registra el número total de soles de mar juveniles observados en cada una de tales caras o microhábitats.

Posteriormente, para cada microhábitat se determina la frecuencia relativa de ocurrencia de soles de mar juveniles. Dado que éstas muestran un patrón similar en los dos sitios estudiados, los datos correspondientes a cada uno de éstos se reúnen. Luego, dichas frecuencias se comparan entre sí.

Una vez conocido el microhábitat utilizado por soles de mar juveniles, se compara la frecuencia de ocurrencia de juveniles en tal microhábitat entre franjas intermareales y en éstas entre niveles de marea, ciclo día-noche así como entre factores combinados de éstos. Esto con el fin de conocer si dichos factores influyen en la

localización de soles de mar juveniles en su microhábitat. Las comparaciones se realizan utilizando un modelo de ANF anidado, donde los factores nivel de mareas, ciclo día-noche y la interacción de ambos fueron anidados en franja intermareal, la que se consideró como factor principal.

1.7 Densidad de juveniles de H. helianthus en diferentes tamaños de bolones en la zona intermareal.

Con el fin de estimar la relación existente entre la densidad de soles de mar juveniles y el tamaño de los bolones, se realizan muestreos durante mareas bajas diurnas en la franja intermareal superior y media de los dos sitios estudiados. Estos muestreos consisten en seleccionar al azar diferentes tamaños de bolones e inspeccionar su cara inferior, que de acuerdo a evidencias en este trabajo es el microhábitat preferido de soles de mar juveniles. Si en dicha cara del bolón se observan soles de mar juveniles, entonces se procede a contabilizarlos y a estimar el tamaño del bolón.

El tamaño de los bolones se determina aproximando el área de su cara inferior a través de cuadrantes de distintos tamaños: 10, 14, 20 y 28 cm de lado (100 cm², 196 cm², 400 cm² y 784 cm², respectivamente).

Posteriormente, para cada tamaño de bolón (donde se encontraron ejemplares juveniles) se estima el número de individuos por 50 cm².

Los bolones de acuerdo con el área de su cara inferior, se separan en cuatro clases de tamaño: (a) ≤ 100 cm², (b) 101-196 cm², (c) 197-400 cm² y (d) 401-784 cm². Para cada una de estas clases de tamaño de bolones se determina la densidad media de soles de mar juveniles. Esta se compara entre franjas intermareales así como entre clases de tamaño de bolones, utilizando un modelo de ANOVA bifactorial (franja intermareal, clase de tamaño de bolones). Para este análisis se reúnen los datos correspondientes a cada sitio de estudio, dado que la densidad de soles de mar juveniles en bolones muestra un patrón similar en los dos sitios estudiados.

Un muestreo similar se realiza con posterioridad en la franja intermareal media del sitio de estudio B que, respecto del sitio A, presenta una mayor abundancia de soles de mar juveniles. Este muestreo tiene como objetivo conocer la relación de la densidad y talla de soles de mar juveniles con el tamaño de los bolones. Por consiguiente, en este muestreo además de contabilizar los soles de mar juveniles, se mide la talla de cada uno de éstos.

En este muestreo, el tamaño de los bolones se determina marcando el perímetro de la cara inferior del

bolón en una mica transparente. Luego de traspasarlo a papel, se estima el área con un planímetro electrónico digital (Ushikata Digi-Plan 220L) con precisión de 1 cm².

Los bolones de acuerdo con el área de su cara inferior se separan en las mismas cuatro clases de tamaño, antes mencionadas.

Posteriormente, para cada una de las clases de tamaño de bolones se determina tanto la densidad como la talla media de soles de mar juveniles. Estas se comparan separadamente entre clases de tamaño de bolones, utilizando en cada caso un modelo de ANOVA de 1 vía.

1.8 Actividad alimentaria de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

Con el propósito de estudiar el patrón de conducta alimentaria de soles de mar juveniles, se realizan muestreos durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media de ambos sitios de estudio. Estos muestreos consisten en inspeccionar el mayor número de bolones que permitan las condiciones del mar, examinar la superficie oral de soles de mar juveniles y registrar si éstos presentan o no el estómago cardíaco evertido. Esto en asteroídeos es signo de actividad alimentaria (Sloan, 1980).

Posteriormente, se determina la frecuencia relativa de soles de mar juveniles activos. Dado que ésta muestra un patrón similar en los dos sitios estudiados, los datos correspondientes a cada uno de éstos se agrupan. A continuación, dicha frecuencia se compara entre franjas intermareales y en éstas entre niveles de marea, ciclo día-noche así como entre los factores combinados de éstos. El tipo de análisis estadístico así como el modelo empleado en éste es similar al especificado en la sección 1.6.

1.9 Dieta de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal.

Con el objetivo de conocer los ítemes alimentarios sobre los cuáles ejemplares juveniles de H. helianthus everten el estómago cardíaco, se realizan muestreos durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media de ambos sitios de estudio. Estos muestreos consisten en inspeccionar el mayor número de bolones que permitan las condiciones del mar, examinar la superficie oral de soles de mar juveniles, identificar y registrar el ítem sobre el cuál los juveniles tienen su estómago cardíaco evertido.

Los ítemes alimentarios se clasifican en (a) organismos: cirripedios, algas, gastrópodos, bivalvos, serpúlidos y anfípodos y en (b) sustratos: roca desnuda y arena. La categoría (a) corresponde a aquellos organismos que por su tamaño son posibles de observar a simple vista en terreno, mientras que la categoría (b) corresponde a aquellos sustratos en donde no es posible a simple vista apreciar algún tipo de organismo. Esta última se incluye, puesto que no se puede descartar la alimentación de asteroídeos juveniles en base a detritus, microorganismos (bacterias, diatomeas), o bien en base a estadios tempranos de otros organismos (esporas, larvas).

Dado al reducido número de ejemplares

juveniles que fueron observados activos durante mareas altas, los datos correspondientes a cada franja intermareal se agrupan para cada uno de los sitios estudiados. Luego, se determina la frecuencia relativa de soles de mar juveniles activos sobre los diferentes ítemes alimentarios. Puesto que tales frecuencias muestran un patrón similar en ambos sitios de estudio, los datos correspondientes a cada uno de éstos se reúnen.

A continuación, la distribución de frecuencias relativas de los ítemes alimentarios de soles de mar juveniles se compara entre niveles de marea, ciclo día-noche así como entre los factores combinados de éstos. Para ello se emplea un modelo de AHF bifactorial (nivel de mareas, ciclo día-noche).

2 Estudios de laboratorio

2.1 Métodos generales

El trabajo de laboratorio se realizó en el laboratorio de ECIM, en Las Cruces.

En cada uno de los experimentos se utilizan acuarios plásticos de forma cónica truncada (diámetros mayor 12 cm y menor 8 cm; altura 8 cm), perforados y con tapa.

Los acuarios se disponen al azar en el interior de bandejas con agua de mar circulante y con un sistema de nivel de agua de mar ya sea constante (NC) o bien fluctuante (NF). La bandeja con sistema NC es de madera impermeabilizada y tiene una profundidad de 12 cm. En esta bandeja, el nivel del agua de mar se mantiene por sobre el borde superior de los acuarios. La bandeja con sistema NF (Fig.1) es de fibra de vidrio y tiene una profundidad de 14 cm. En esta bandeja, el nivel del agua de mar asciende y desciende gradualmente hasta alcanzar respectivamente un nivel máximo y mínimo, simulando el ciclo de las mareas. El nivel máximo está por sobre el borde superior de los acuarios, mientras que el nivel mínimo está por debajo de la base que los sustenta (Fig.1). Así en esta bandeja, los acuarios están sujetos a un periodo de inmersión y emersión cada 12 h. Esto fue ajustado de forma tal que niveles alternados máximos y mínimos ocurran tanto de día como de noche.

Los ejemplares juveniles de H. helianthus así como los ítemes alimentarios ofrecidos a éstos se recolectan en mesohábitats de bolones localizados fuera de ECIM y similares a los sitios utilizados en el estudio de terreno.

En los experimentos se utilizan soles de mar juveniles de tres clases de tamaño: (a) pequeños: 5-10 mm, (b) medianos: 11-20 mm y (c) grandes: 21-30 mm.

Fig. 1 Bandeja experimental con sistema de nivel de agua de mar fluctuante (NF). Los acuarios se disponen sobre una base de madera impermeabilizada (b) y situada a 4 cm sobre el fondo de la bandeja experimental (B). El agua de mar, que alcanza un nivel constante en el estanque (E), fluye a través de una manguera (Me) desde E a B. El nivel de agua de mar asciende gradualmente en B así como en el sifón (S) (conectado en la parte inferior de B) hasta alcanzar un nivel máximo (N.máx.). En este nivel, que está por sobre el borde superior de los acuarios, S comienza a descargar agua de mar desde B hacia el exterior a través de Ms y con un flujo mayor que el de entrada. El nivel del agua de mar en B desciende gradualmente hasta alcanzar un nivel mínimo (N.mín.). En este nivel, que está por debajo de b, cesa la descarga de agua de mar y se inicia nuevamente el ciclo de llenado y vaciado en B (basado en Aleem, 1949).

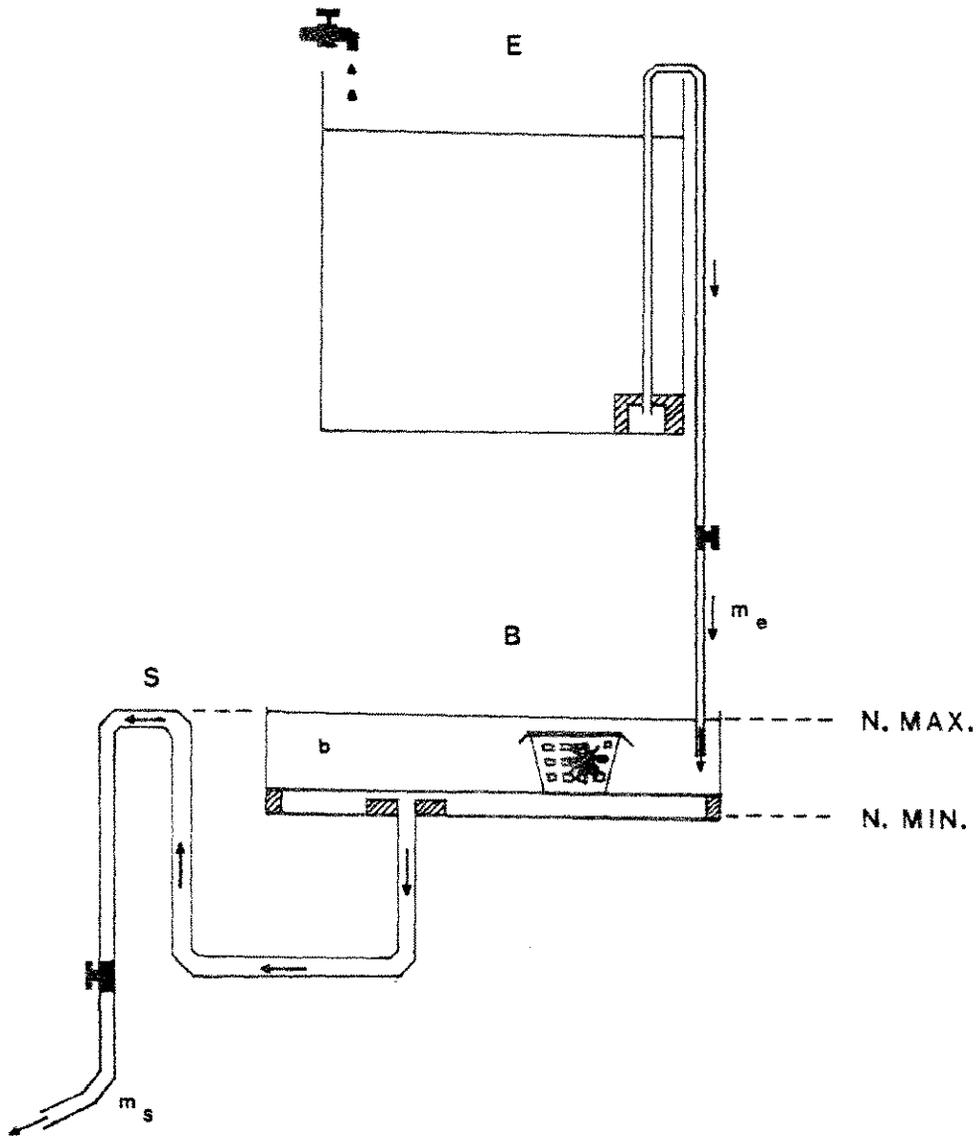


Fig. 1

La talla de éstos se mide con un pie de metro con precisión de 1 mm.

Los cirripedios (Chthamalidae) que se utilizan en los experimentos son de tallas ≤ 3 mm de longitud rostro carinal y se encuentran adheridos a valvas de Perumytilus purpuratus. Estos fueron adicionados a los acuarios experimentales conjuntamente con una roca pequeña y sin organismos (desnuda), con el fin de evitar que los acuarios flotaran.

2.2 Análisis estadístico

Para el análisis estadístico de los datos se utilizan Análisis de Homogeneidad de Frecuencias con factores repetidos (AHFfr); Análisis de Regresión Simple (ARS) y Análisis de Covarianza (ANCOVA) (Steel & Torrie, 1980; SAS, 1982).

El tipo de análisis y el modelo empleado en éste, es especificado en materiales y métodos respectivos.

Para el ARS y ANCOVA los datos fueron previamente categorizados (Conover & Iman, 1981; SAS, 1982).

2.3 Actividad alimentaria de juveniles de H. helianthus

Con el objetivo de conocer si la conducta alimentaria de soles de mar juveniles es función de la talla de éstos, del nivel de agua de mar, ciclo día-noche o bien del efecto combinado de estos factores, se realiza un experimento en la bandeja con sistema NF que tiene una duración de 16 días. En esta bandeja se mantienen 10 ejemplares de cada una de las clases de tamaño de juveniles de H. helianthus. Cada ejemplar es mantenido en un acuario individual (localizado en el interior de la bandeja) y en presencia de cirripedios que, según evidencias en este trabajo, es el ítem alimentario sobre el cuál se observa una mayor frecuencia de soles de mar juveniles activos (con estómago cardíaco evertido).

Previo a un período de aclimatación de 9 días, se procede a controlar la actividad alimentaria de cada uno de los individuos. Estos controles consisten en examinar la superficie oral de cada uno de ellos y registrar si tienen o no el estómago cardíaco evertido. Tales controles se realizan cada 6 h, tanto de día como de noche, durante 7 días. Los controles de día se efectúan a las 9 h y 15 h, mientras que de noche se realizan a las 21 h y 3 h. El nivel del agua de mar es máximo en los controles de 9 y 21 h y mínimo en los controles de 15 y 3 h.

Posteriormente, para cada día de observación se determina la frecuencia relativa de individuos activos. A continuación, ésta se compara entre clases de tamaños de juveniles, niveles de agua de mar, ciclo día-noche, así como entre los factores combinados de éstos. Dado que las observaciones no fueron independientes, en el análisis estadístico se utiliza un modelo de AHFfr trifactorial (clase de tamaño, nivel del agua de mar, ciclo día-noche). Para dicho análisis se selecciona al azar los datos correspondientes a un día de observación, puesto que las tendencias observadas entre un día a otro son muy similares.

2.4 Crecimiento de juveniles de H. helianthus

Con el fin de dilucidar si los soles de mar juveniles se alimentan exclusivamente de algas, en particular de aquellas más abundantes donde estos juveniles habitan preferentemente, se realiza un experimento en las bandejas con sistema NC y NF que tiene un tiempo máximo de duración de 6 meses. En cada tipo de bandeja se mantienen 24 ejemplares de cada clase de tamaño de juveniles de H. helianthus; cada uno de los cuáles es colocado en un acuario individual situado en el interior de la bandeja. Por cada clase de tamaño se seleccionan al azar 8

ejemplares para cada uno de los tratamientos de alimentación: con algas, con cirripedios y sin alimento.

Cada ejemplar en el tratamiento sin alimento se mantiene en presencia de rocas desnudas, mientras que en el tratamiento con algas se mantiene en presencia de rocas cubiertas con algas clorófitas (particularmente Enteromorpha sp.). Las rocas utilizadas son de tamaño (40-60 mm longitud máxima) y forma similar.

A lo largo del experimento, las rocas con algas y los cirripedios se renuevan de cada acuario experimental cada 7-10 días. En este mismo periodo de tiempo, las rocas desnudas son renovadas o cepilladas.

Cada 30 días, durante el transcurso del experimento, se determina la talla y el peso de cada ejemplar.

La talla de los individuos se mide estando éstos fuera (condición seca) así como dentro (condición húmeda) del agua de mar contenida en las bandejas.

El peso de los ejemplares medianos y grandes se estima en una balanza digital (Sartorius) con 0,01 g de precisión. El peso de los ejemplares pequeños, debido a la insuficiente precisión de la balanza, no es estimado.

Al finalizar el experimento, tanto para la bandeja NC como NF se determina la tasa de crecimiento experimentada por soles de mar juveniles pequeños, medianos

y grandes en cada uno de los tratamientos de alimentación.

Posteriormente, se prueba si las tasas de crecimiento son estadísticamente mayores que 0. Para ello se realizan ARS (talla vs tiempo). Las tasas de crecimiento estadísticamente mayores que 0 se comparan entre bandejas NC Y NF, utilizando un modelo de ANCOVA bifactorial (talla vs tiempo, bandeja experimental).

RESULTADOS

1 Estudios de terreno

1.1 Distribución batimétrica por tallas de la Población de H. helianthus en la zona intermareal

La Fig. 2 muestra las distribuciones de frecuencias de las clases de tamaño de la población total de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de ambos sitios de estudio. Los soles de mar juveniles (≤ 30 mm) son los individuos más abundantes de la población de H. helianthus en los dos sitios estudiados. Aunque, se observan soles de mar adultos (≥ 150 mm), éstos son relativamente escasos.

Los soles de mar juveniles se distribuyen a través de toda la zona intermareal, en cambio los soles de mar adultos se localizan en las franjas intermareales media e inferior.

La distribución de frecuencias relativas de las clases de tamaño de la población total de soles de mar difiere entre franjas intermareales en los dos sitios estudiados. La frecuencia de ocurrencia de soles de mar juveniles disminuye hacia la franja intermareal inferior, mientras que la de soles de mar adultos aumenta. Estas

Fig. 2 Distribuciones de frecuencias de las clases de tamaño de la población total de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.

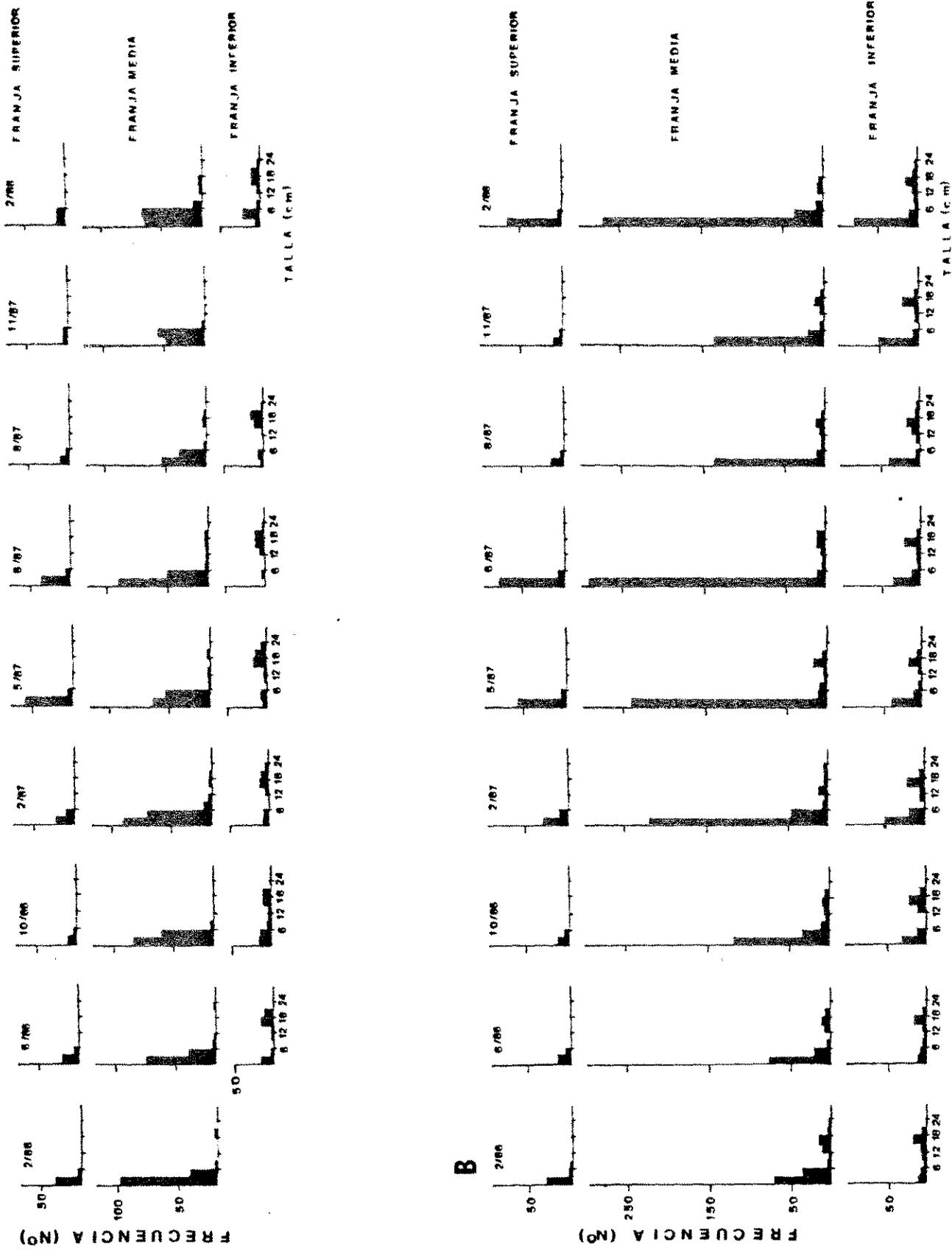


Fig. 2

diferencias son estadísticamente significativas (sitio A: $\chi^2=756,04$ gl 14 $P < 0,001$; sitio B: $\chi^2=228,7$ gl 14 $P < 0,001$).

En la Fig.3 se muestran las tallas medias de la población total de H. helianthus en las tres franjas intermareales de los sitios estudiados. Aún cuando, la población de H. helianthus en el sitio de estudio A está constituida por individuos de tallas mayores que en el sitio de estudio B ($F=16,63$ gl 1,8 $P < 0,005$), en cada uno de estos sitios y durante cualquier periodo de muestreo se observa que los soles de mar son de tallas menores en la franja intermareal superior y de tallas mayores en la franja intermareal inferior. Estas diferencias entre franjas intermareales son estadísticamente significativas ($F=70,85$ gl 2,16 $P < 0,005$), indicando que la talla de los soles de mar incrementa a medida que disminuye la altura intermareal. Este incremento, de acuerdo con el análisis estadístico, no difiere en magnitud entre periodos de muestreos ($F=1,58$ gl 16,16 $P > 0,1$).

La Fig.4 ilustra las tallas medias de la población juvenil de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de ambos sitios de estudio. La población juvenil de H. helianthus (≤ 30 mm) en el sitio de estudio A está compuesta por individuos de tallas mayores que en el sitio de estudio B ($F=6,09$ gl 1,8 $P < 0,05$). Sin embargo, en cada uno de los sitios estudiados

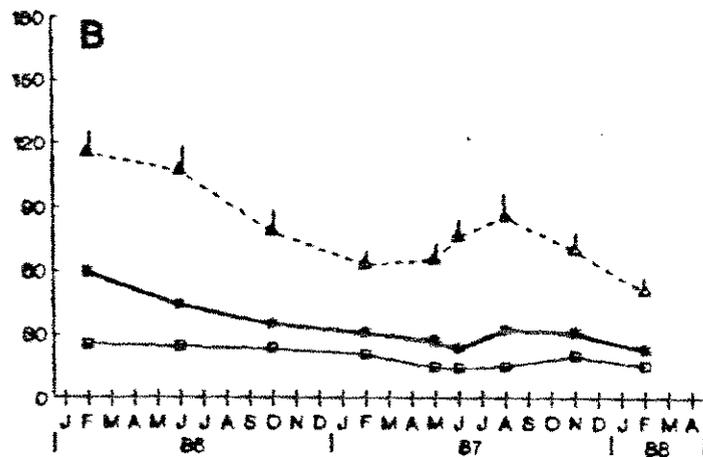
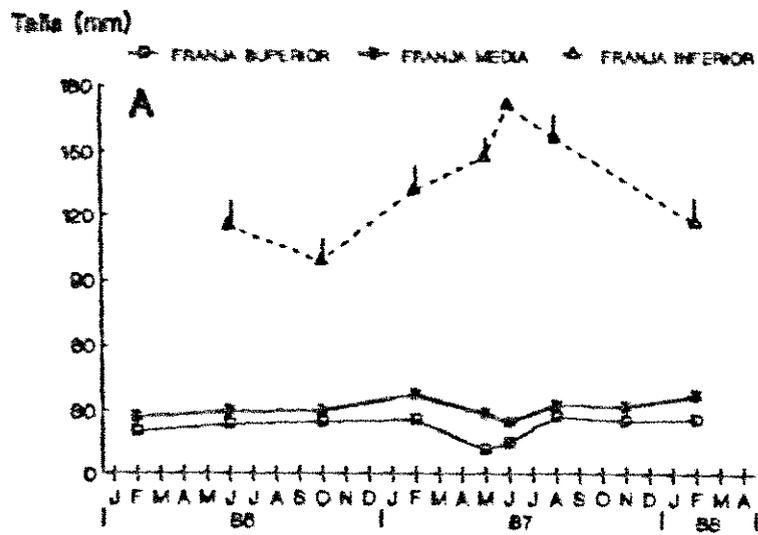


Fig. 3 Tallas medias (mm \pm 1 ES) de la población total de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.

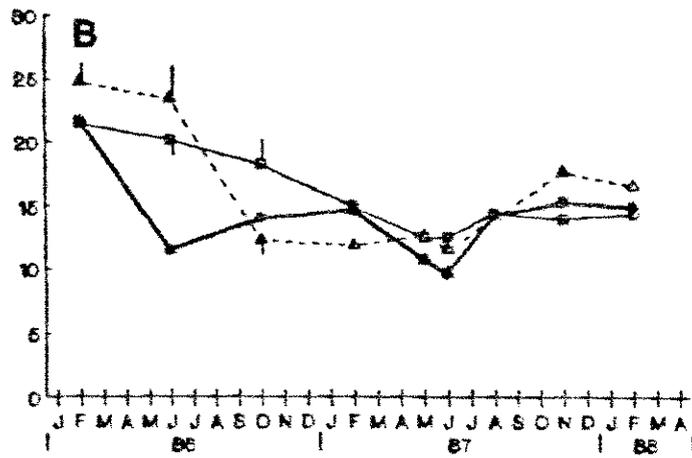
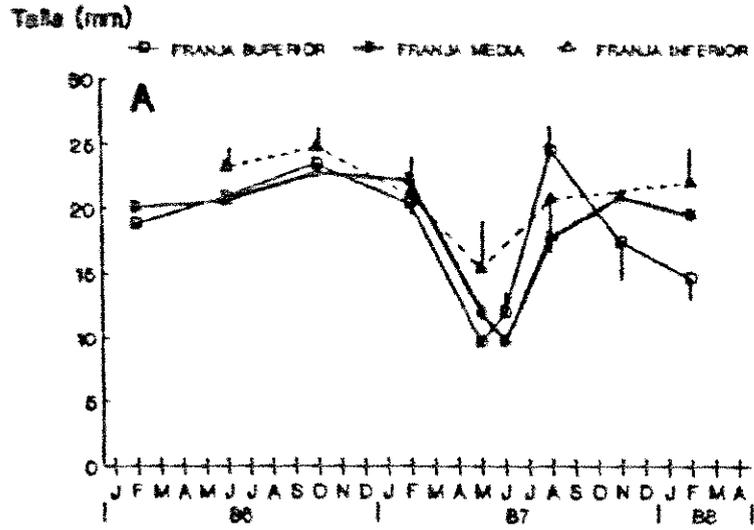


Fig. 4 Tallas medias (mm \pm 1 ES) de la población juvenil de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.

se observa que los soles de mar juveniles son de tallas similares en las tres franjas intermareales estudiadas durante gran parte del periodo de muestreo; por tanto, no existiendo diferencias estadísticamente significativas en la talla de juveniles entre franjas intermareales ($F=2,23$ gl 2,15 $P > 0,1$).

Además, en cada sitio de estudio se observa que la talla de los soles de mar juveniles alcanza valores mínimos entre febrero y junio de 1987 ($F=4,23$ gl 0,8 $P=0,03$), indicando que en dicho periodo es cuando se integran nuevos individuos juveniles a la población de H. helianthus.

1.2 Densidad de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

La Fig. 5 muestra las densidades medias de ejemplares juveniles de H. helianthus en las franjas intermareales superior, media e inferior de ambos sitios de estudio. La densidad de soles de mar juveniles no difiere entre sitios de estudios ($F=1,64$ gl 1,8 $P > 0,1$). No obstante, en cada uno de los sitios estudiados se observa que la densidad de soles de mar juveniles es mayor en la franja intermareal media y menor en la franja intermareal inferior durante gran parte del periodo de muestreo. De

Densidad (N° ind. m⁻²)

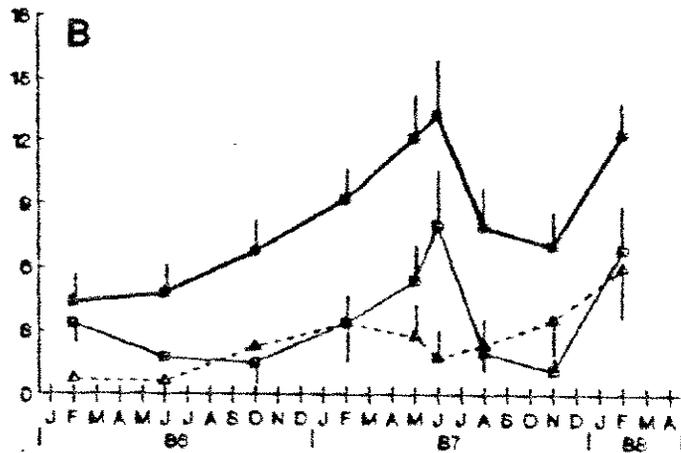


Fig. 5 Densidades medias (N° ind. m⁻² ± 1 ES) de la población juvenil de *H. helianthus* en las franjas intermareales superior, media e inferior de los sitios de estudio A y B. Febrero de 1986 a febrero de 1988, Las Cruces.

acuerdo con el análisis estadístico, estas diferencias entre franjas intermareales son significativas ($F=255,81$ gl 2,16 $P < 0,005$), y de diferente magnitud entre períodos de muestreos ($F=2,75$ gl 16,16 $P < 0,05$).

Además, en los dos sitios estudiados es posible apreciar que la densidad de soles de mar juveniles experimenta notoriamente un aumento entre octubre de 1986 y junio de 1987 en las franjas intermareales superior y media, permaneciendo prácticamente constante en la franja intermareal inferior. No obstante, dicho incremento no es estadísticamente significativo ($F=0,36$ gl 8,8 $P=0,92$).

1.3 Microhábitat de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

En la Fig.6 se muestran las frecuencias relativas de ocurrencia de ejemplares juveniles de H. helianthus (%) sobre las caras (microhábitats) superior, lateral e inferior de bolones durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en la franja intermareal superior y media. El microhábitat más frecuentemente utilizado por soles de mar juveniles es la cara inferior de bolones.

La frecuencia de ocurrencia de juveniles sobre dicho microhábitat no difiere entre franjas

Fig. 6 Frecuencia relativa (%) de juveniles de H. helianthus sobre las caras (microhábitats) superior, lateral e inferior de bolones, durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de bolones.

Los números sobre las barras indican el número total de individuos juveniles observados.

Frecuencia ind. (%)

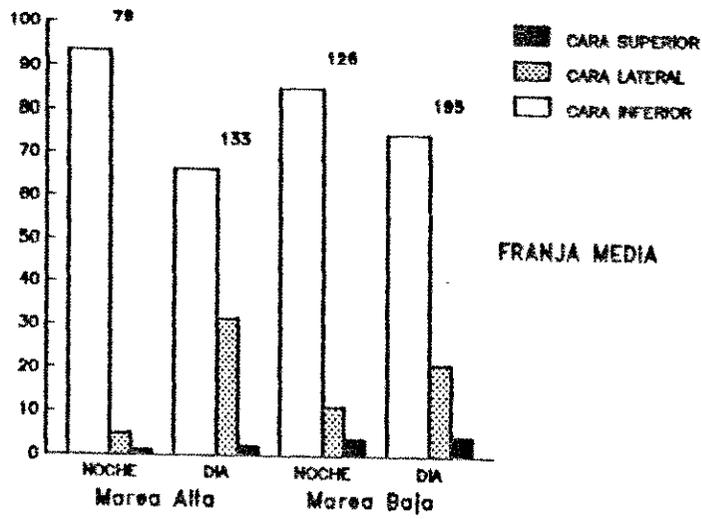
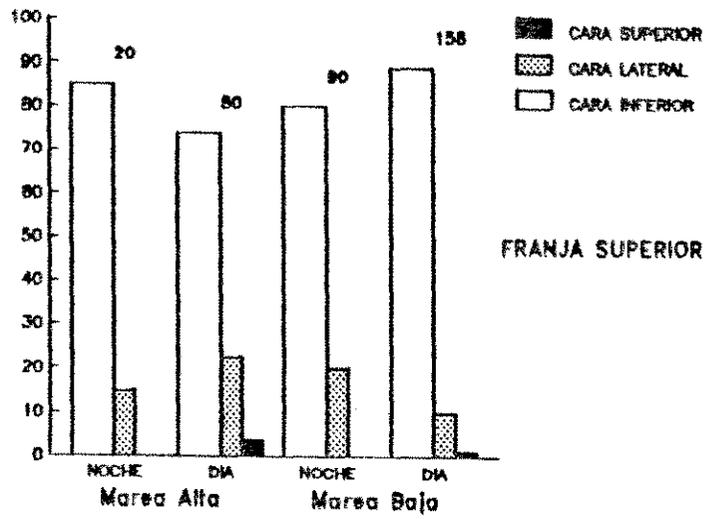


Fig. 6

intermareales ($\chi^2=0,43$ gl 1 $P=0,51$), ni entre niveles de mareas ($\chi^2=0,87$ gl 2 $P=0,65$); indicando que la altura intermareal así como el estado de la marea no influyen sobre la ubicación de soles de mar juveniles en su microhábitat.

La influencia que, sobre esta localización, tiene el ciclo día-noche, esté o no asociado con el estado de la marea, varía con la altura intermareal. En la franja intermareal superior, dichos factores no influyen en la utilización de la cara inferior de bolones por soles de mar juveniles ($P > 0,06$). En cambio, en la franja intermareal media se observa que los soles de mar juveniles se localizan preferentemente en la cara inferior de bolones durante la noche que durante el día ($\chi^2=32,73$ gl 1 $P < 0,001$), siendo particularmente notoria esta diferencia cuando la marea es alta ($\chi^2=6,48$ gl 1 $P=0,01$).

1.4 Densidad de juveniles de H. helianthus en diferentes tamaños de bolones en la zona intermareal

La Fig. 7 muestra las densidades medias de ejemplares juveniles de H. helianthus en cuatro clases de tamaño de bolones en la franja intermareal superior y media. La densidad de soles de mar juveniles no varía entre franjas intermareales estudiadas ($F=3,54$ gl 1,1 $P > 0,1$). En

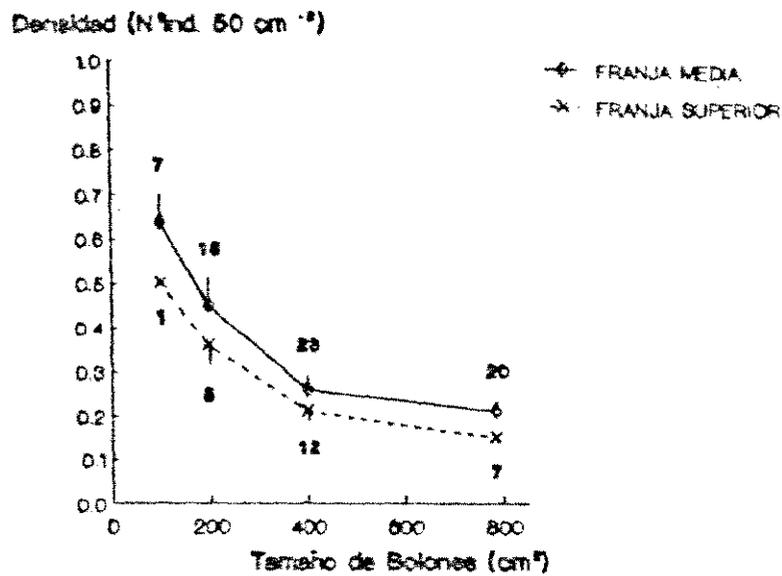


Fig. 7 Densidad media (Noind. 50 cm⁻² ± 1 ES) de juveniles de H. helianthus en cuatro clases de tamaño de bolones en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de bolones.

Los números indican el número total de bolones donde se encontraron soles de mar juveniles.

cada una de éstas se observa que hay una relación inversa entre la densidad de soles de mar juveniles y el tamaño de los bolones; siendo mayor la densidad de juveniles en bolones de tamaños pequeños ($F=30,54$ gl 3,5 $P < 0,005$).

En la Fig.8 se ilustran tanto las densidades como las tallas medias de soles de mar juveniles en cuatro clases de tamaño de bolones. La talla media de juveniles decrece al ser menor el tamaño de los bolones, siendo en bolones de tamaños pequeños donde ocurren las menores tallas de soles de mar juveniles ($F=5,58$ gl 3,112 $P=0,001$).

1.5 Actividad Alimentaria de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

La Fig.9 muestra las frecuencias relativas de ejemplares juveniles activos de H. helianthus (%) durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en la franja intermareal superior y media. Los soles de mar juveniles son encontrados más frecuentemente activos en la franja intermareal media (36%) que en la franja intermareal superior (25%) ($\chi^2=7,21$ gl 1 $P=0,007$), indicando que la actividad alimentaria de dichos juveniles varía en función de la altura intermareal.

El estado de la marea no afecta la

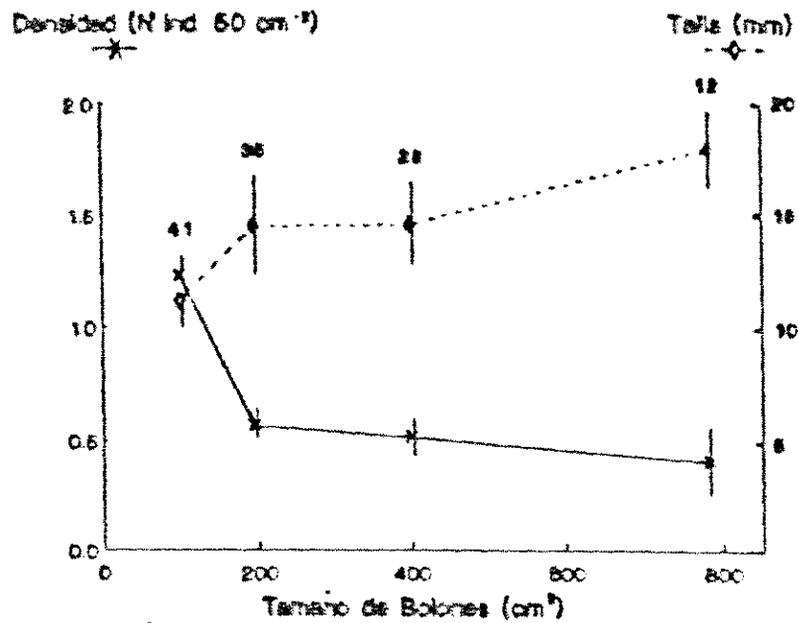


Fig. 8 Densidad media (No ind. 50 cm⁻² ±1 ES) y talla media (mm ±1 ES) de juveniles de H. helianthus en cuatro clases de tamaño de bolones.

Los números indican el número total de bolones donde se observaron soles de mar juveniles.

Fig. 9 Frecuencia relativa (%) de juveniles activos (con estómagos evertidos) de H. helianthus, durante marea alta y baja, tanto de día como de noche, en las franjas intermareales superior y media del mesohábitat de bolones.

Los números sobre las barras indican el número total de individuos juveniles observados.

Frecuencia ind. activos (%)

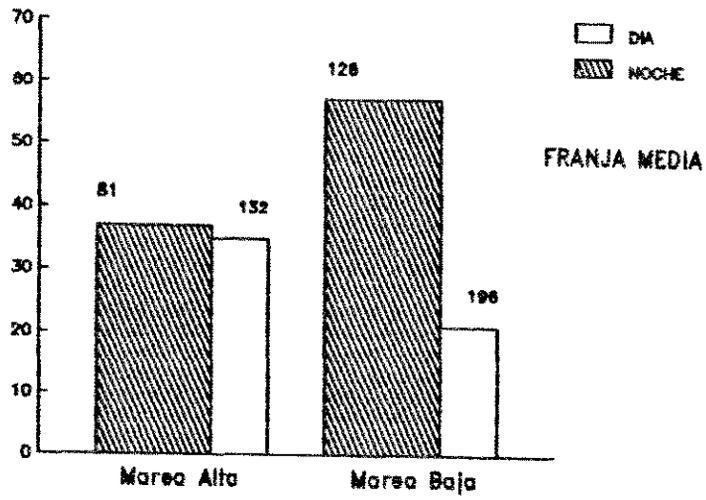
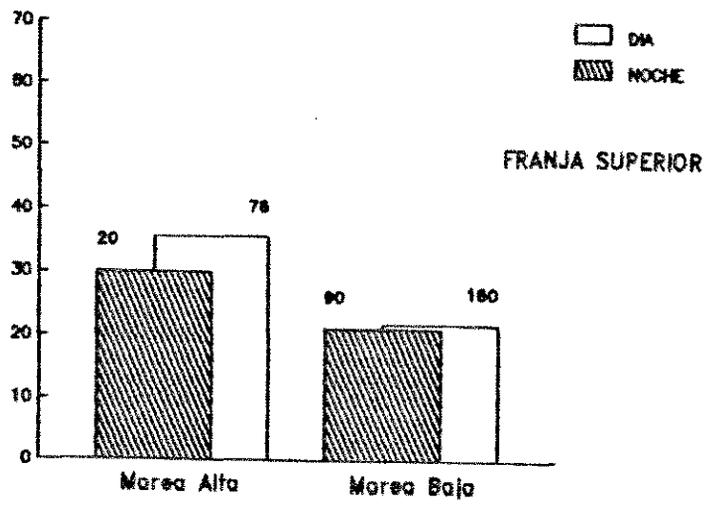


Fig. 9

actividad alimentaria de soles de mar juveniles ($\chi^2=3,61$ gl 2 $P=0,17$), aún cuando en la franja intermareal superior se observa aparentemente una mayor frecuencia de juveniles activos durante mareas altas que mareas bajas.

El efecto que, sobre la actividad de alimentación de juveniles, tiene el ciclo día-noche (esté o no asociado con el estado de la marea) varía con la altura intermareal. En la franja intermareal superior, dichos factores no influyen en la actividad de alimentación de soles de mar juveniles ($P > 0,6$). En cambio, en la franja intermareal media se observa que los soles de mar juveniles se encuentran preferentemente activos en la noche ($\chi^2=19,98$ gl 1 $P < 0,001$), siendo esta diferencia particularmente notoria cuando la marea es baja ($\chi^2=15,68$ gl 1 $P < 0,001$).

1.6 Dieta de juveniles de H. helianthus en la zona intermareal

La Fig.10 muestra las frecuencias relativas de los ítems alimentarios sobre los cuáles se observó soles de mar juveniles con estómago cardíaco evertido, durante marea alta y baja, tanto de día como de noche. Los soles de mar juveniles everten su estómago cardíaco sobre cuatro tipos de organismos sésiles:

Fig. 10 Frecuencia relativa (%) de los ítemes alimentarios sobre los cuáles juveniles de H. helianthus evierten su estómago cardíaco en marea alta y baja, tanto de día como de noche, en el mesohábitat de bolones.

Cirripedios (CIRR), algas (ALG), roca desnuda (RD), gastrópodos (GAS), bivalvos (BIV), serpúlidos (SER), arena (are) y anfípodos (ANF).

Los números entre paréntesis indican el número total de individuos juveniles activos observados.

Frecuencia Ind. activos (%)

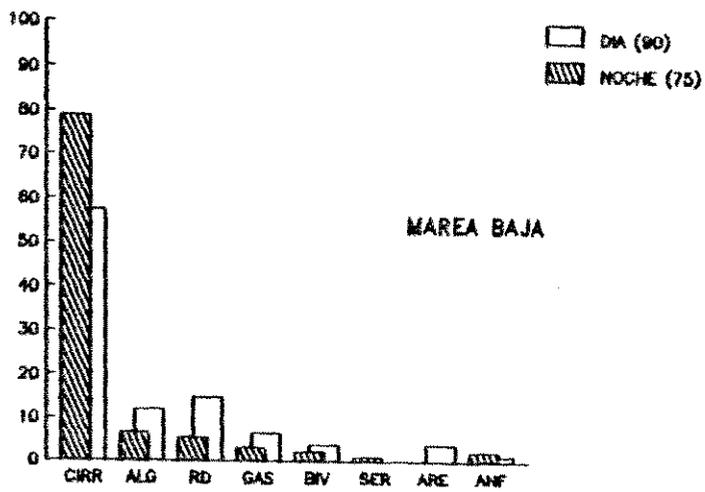
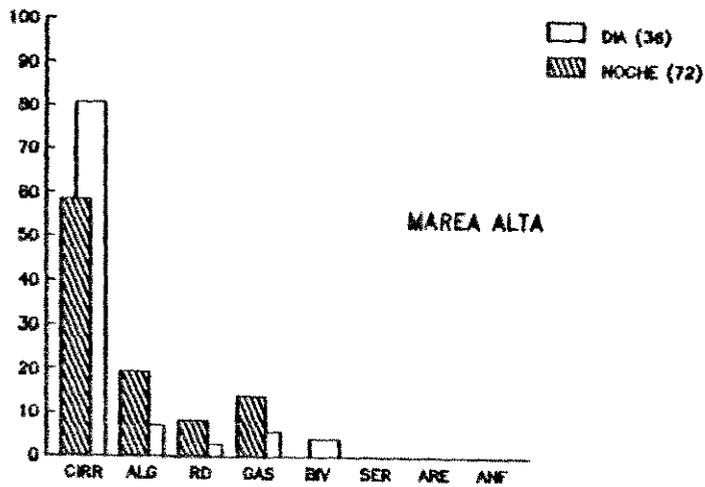


Fig. 10

cirripedios, algas, bivalvos y serpúlidos, dos tipos de organismos móviles: gastrópodos y anfípodos y sobre los sustratos roca desnuda y arena. Los soles de mar juveniles son preferentemente encontrados activos sobre cirripedios (57-81%), luego sobre algas (7-19%) y gastrópodos (4-14%).

La distribución de frecuencias relativas de los ítemes alimentarios de soles de mar juveniles no difiere entre niveles de marea ($\chi^2 = 8,34$ gl 7 $P=0,3$), así como tampoco entre ciclo día-noche ($\chi^2 = 3,81$ gl 7 $P=0,8$); en cambio sí difiere entre los factores combinados de éstos. Ello indica que el estado de la marea en asociación con el ciclo día-noche influyen sobre que tipo de organismo o sustrato evierten su estómago los soles de mar juveniles.

Dicho efecto combinado afecta en particular la frecuencia de soles de mar juveniles activos sobre cirripedios y algas. La frecuencia de juveniles activos sobre cirripedios es mayor en el día durante marea alta y en la noche durante marea baja ($\chi^2 = 18,1$ gl 1 $P < 0,001$). Un patrón opuesto ocurre con las frecuencias de soles de mar juveniles activos sobre algas ($\chi^2 = 4,77$ gl 1 $P = 0,03$).

2 Estudios de laboratorio

2.1 Actividad alimentaria de juveniles de H. helianthus

La Fig. 11 muestra las frecuencias relativas de individuos activos (%) de las clases de tamaño pequeños, medianos y grandes de juveniles de H. helianthus en niveles máximos y mínimos de agua de mar (simulando el ciclo de las mareas). Los soles de mar juveniles de tamaños grandes son encontrados activos con mayor frecuencia que los juveniles de tamaños pequeños y medianos ($\chi^2=6,86$ gl 2 $P=0,03$), indicando que la actividad alimentaria de juveniles de H. helianthus aumenta a medida que incrementa la talla de éstos.

La actividad alimentaria de los juveniles de las tres clases de tamaño estudiadas no varía con el estado del nivel de agua de mar ($\chi^2=0,04$ gl 1 $P=0,84$). En cambio, ésta sí difiere con el ciclo día-noche, observándose una mayor frecuencia de individuos juveniles activos durante la noche ($\chi^2=12,42$ gl 1 $P< 0,001$). Esta diferencia entre día y noche no varía en magnitud con el estado del nivel de agua de mar en la bandeja ($\chi^2=0,39$ gl 1 $P=0,53$).

Es interesante hacer notar, la escasa actividad de alimentación de soles de mar juveniles pequeños en los tres primeros días de iniciado el experimento. Al parecer, estos juveniles requieren de un

Fig. 11 Frecuencia relativa (%) de juveniles activos de las clases de tamaño pequeños (5-10 mm), medianos (11-20 mm) y grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con un sistema de nivel de agua de mar fluctuante (NF), donde fueron sometidos alternadamente a niveles máximos y mínimos de agua de mar, tanto de día como de noche, simulando el ciclo de mareas.

Frecuencia ind. activos (%)

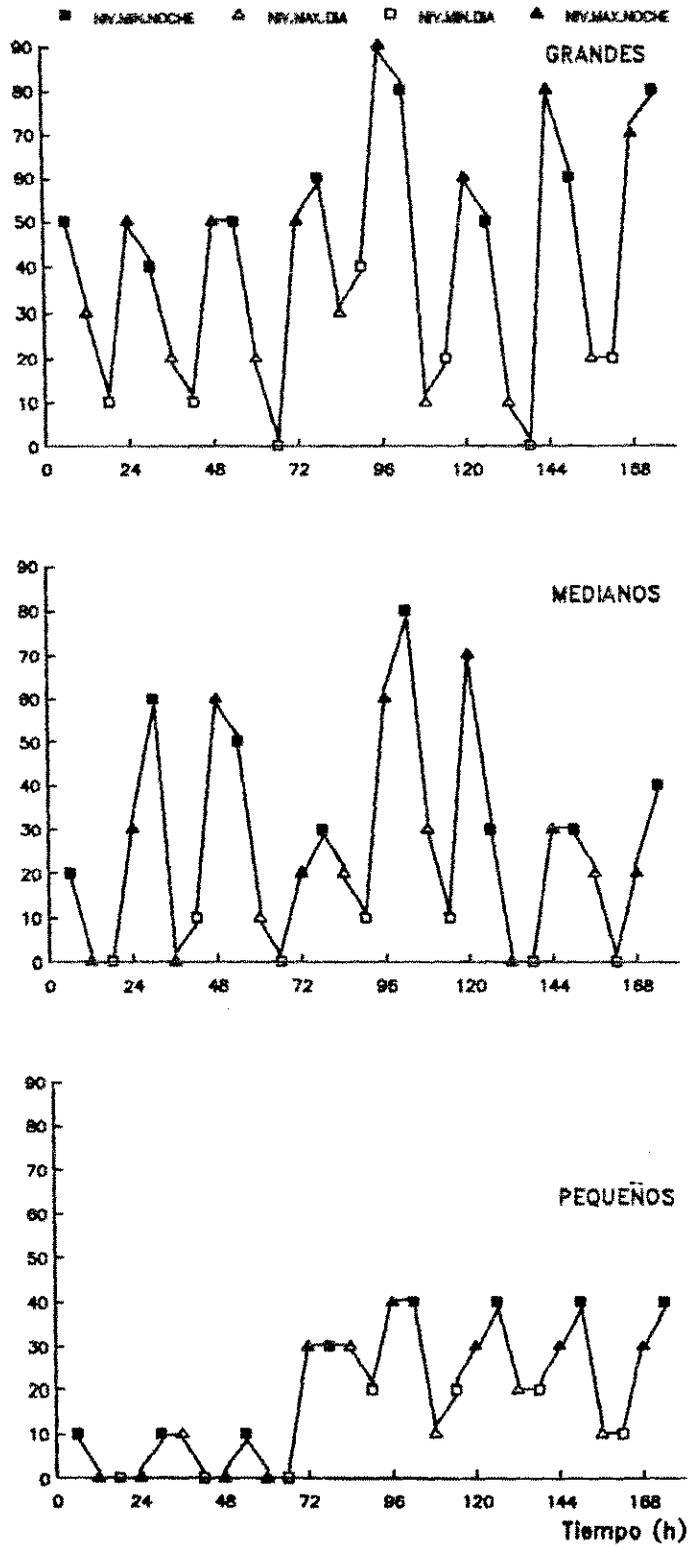


Fig. 11

periodo de aclimatación más prolongado a condiciones experimentales de laboratorio.

2.2 Crecimiento de juveniles de H. helianthus

La Fig.12 muestra los resultados del estudio de crecimiento corporal de ejemplares juveniles de la clase de tamaño pequeños (5-10 mm) de H. helianthus, entre marzo y julio de 1987. En ambos tipos de bandeja se observa que hay un aumento en la talla de los ejemplares juveniles pequeños cuando éstos se mantienen en presencia de cirripedios. La talla de dichos ejemplares permanece prácticamente constante en presencia de algas o sin alimento.

El análisis estadístico indica que las tasas de crecimiento son significativamente mayores que 0 en el tratamiento con cirripedios y no distintas de 0 en los otros dos tratamientos de alimentación (Tabla 2).

La tasa de crecimiento experimentada por los ejemplares juveniles pequeños en el tratamiento con cirripedios no difiere estadísticamente entre tipos de bandejas (Tabla 2), aún cuando dicha tasa es aparentemente mayor en la bandeja NF.

Las Figs.13 y 14 muestran respectivamente, los resultados del estudio de crecimiento (tanto en talla

Fig. 12 Crecimiento en talla de juveniles de la clase de tamaño pequeños (5-10 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios.

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

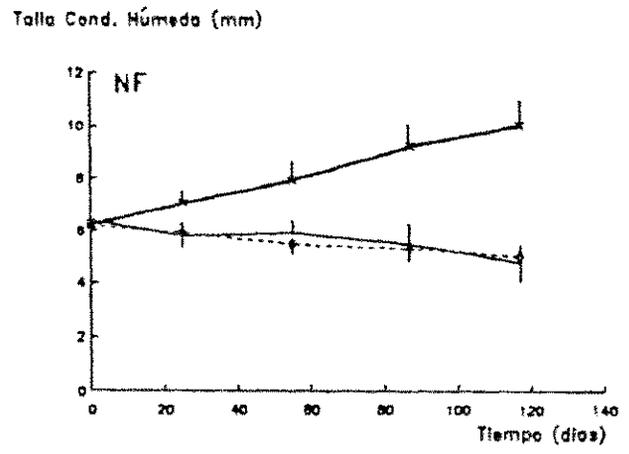
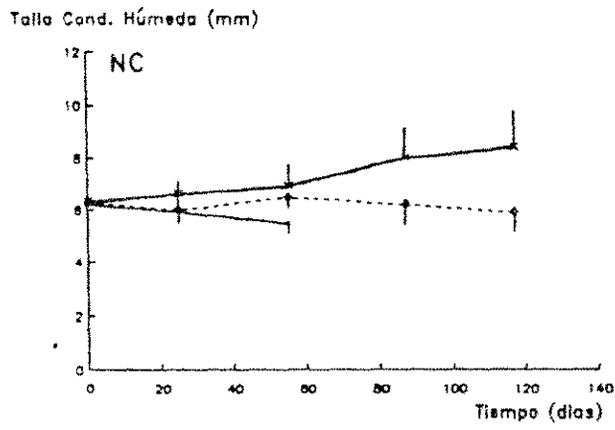
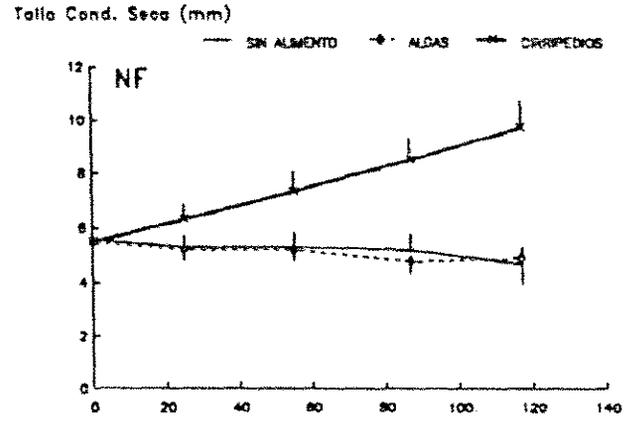
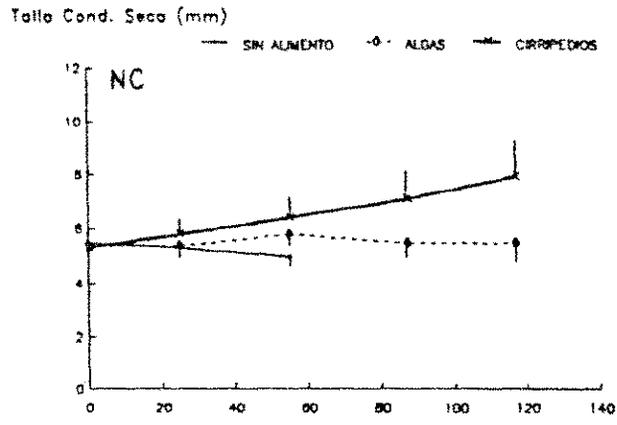


Fig. 12

Tabla 2 Tasas de crecimiento en talla de juveniles de la clase de tamaño pequeños (5-10 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C).

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.

Tabla 2

BANDEJA EXPERIMENTAL	TRATAMIENTO DE ALIMENTACION	TASAS DE CRECIMIENTO			
		Talla Cond. Seca (mm 10 ⁻² d ⁻¹)	P	Talla Cond. Húmeda (mm 10 ⁻² d ⁻¹)	P
Nivel Constante (NC)	SA	-0,7	0,37	-1,3	0,21
	A	-0,2	0,81	-0,2	0,82
	C	2,2	0,04	1,9	0,11
Nivel Fluctuante (NF)	SA	-0,6	0,21	-1,1	0,07
	A	-0,6	0,20	-1,0	0,05
	C	3,5	<0,001	3,3	<0,001
NC vs NF	C		0,32		0,36

como en peso) de ejemplares juveniles de las clases de tamaño medianos (11 - 20 mm) y grandes (21 - 30 mm) de H. helianthus, entre noviembre de 1986 y mayo de 1987. En los dos tipos de bandeja se aprecia que la talla y el peso de dichos ejemplares juveniles aumentan cuando el alimento ofrecido es cirripedios. En cambio, hay una reducción en la talla y el peso de dichos juveniles cuando éstos se mantienen en presencia de algas o sin alimento.

El análisis estadístico indica que las tasas de crecimiento en talla y peso de los ejemplares juveniles medianos y grandes (Tabla 3 y 4, respectivamente) son significativamente mayores que 0 en el tratamiento con cirripedios y menores que 0 en los tratamientos con algas y sin alimento.

Las tasas de crecimiento en talla y peso experimentada por los juveniles medianos en el tratamiento con cirripedios, no difieren estadísticamente entre tipos de bandeja (Tabla 3), a pesar de que estas tasas (particularmente en peso) son aparentemente mayores en la bandeja NF.

Las tasas de crecimiento en talla y peso de los ejemplares juveniles grandes observadas en el tratamiento con cirripedios no varían estadísticamente entre tipos de bandeja (Tabla 4), excepto la tasa de crecimiento en peso que es significativamente mayor en la bandeja NC.

Fig. 13 Crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño medianos (11-20 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios. La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

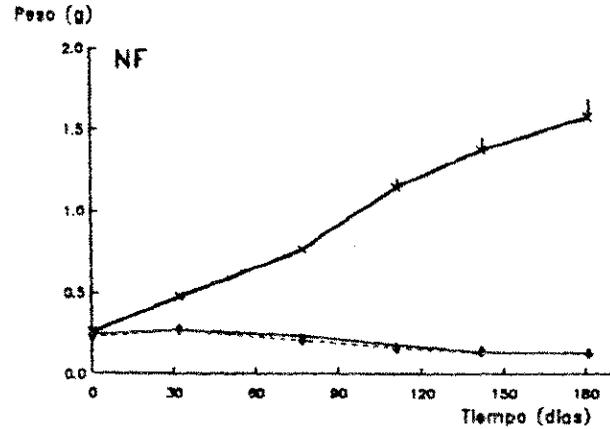
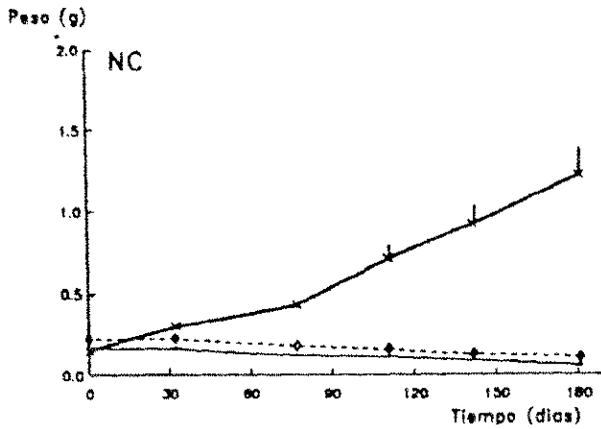
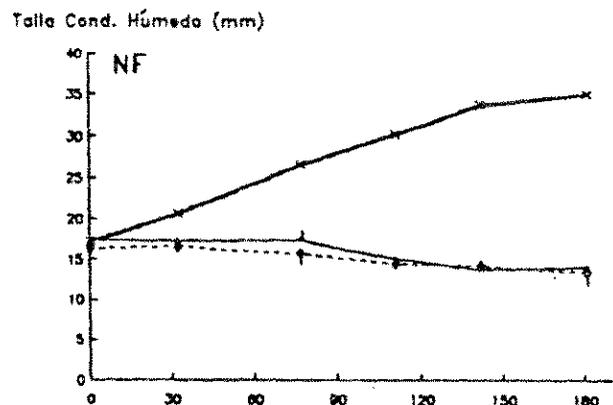
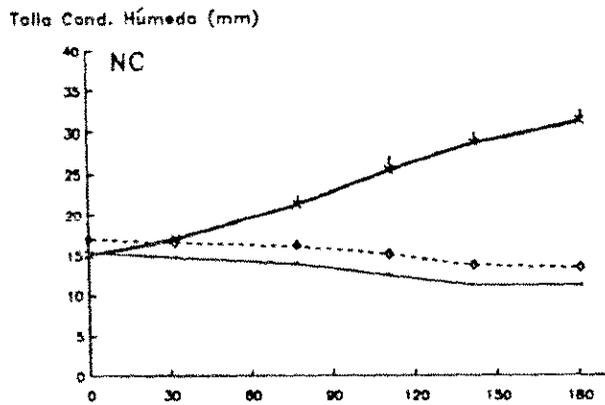
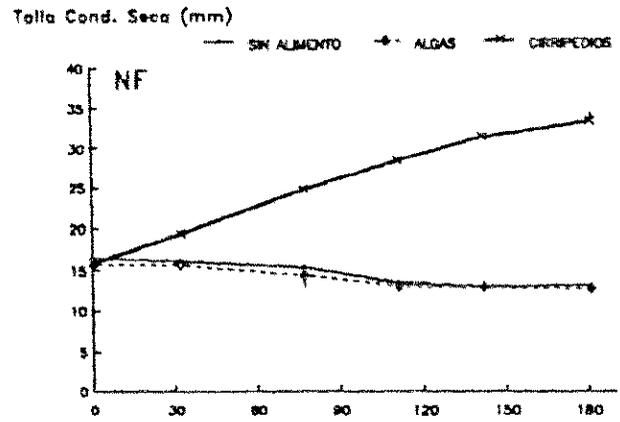
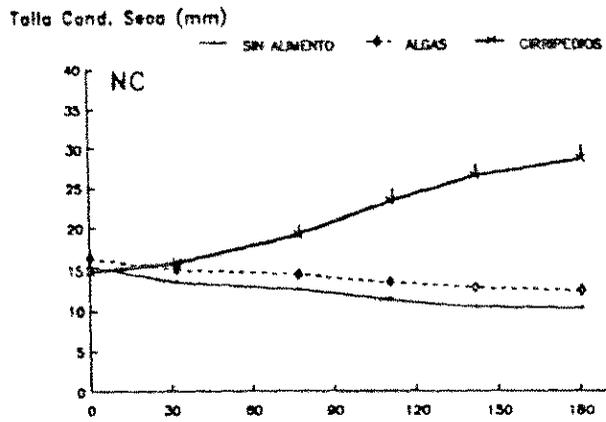


Fig. 13

Tabla 3 Tasas de crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño medianos (11-20 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C). La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente. La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.

Tabla 3

BANDEJA EXPERIMENTAL	TRATAMIENTO DE ALIMENTACION	TASAS DE CRECIMIENTO					
		Talla Cond. Seca P (mm 10 ⁻² d ⁻¹)		Talla Cond. Húmeda P (mm 10 ⁻² d ⁻¹)		Peso F (g 10 ⁻² d ⁻¹)	
Nivel	SA	-3,0	<0,001	-2,6	<0,001	-0,06	<0,001
Constante	A	-2,2	<0,001	-2,1	<0,001	-0,07	<0,001
(NC)	C	8,2	<0,001	9,5	<0,001	0,59	<0,001
Nivel	SA	-2,2	<0,001	-2,3	<0,001	-0,08	<0,001
Fluctuante	A	-2,0	<0,001	-1,8	0,005	-0,08	<0,001
(NF)	C	10,0	<0,001	10,5	<0,001	0,76	<0,001
NC vs NF	C		0,16		0,42		0,53

Fig. 14 Crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel de agua de mar constante (NC) o fluctuante (NF) y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento, con algas y con cirripedios.

La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente.

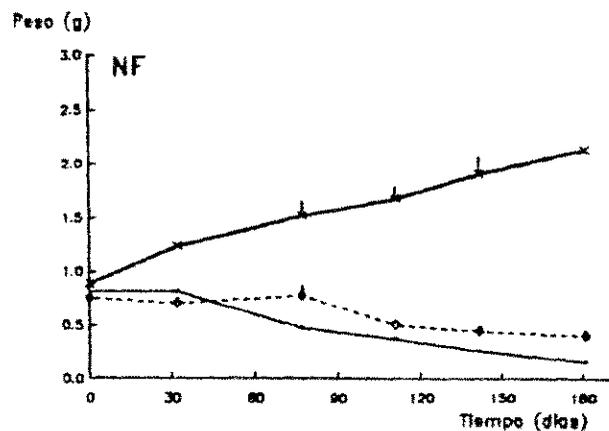
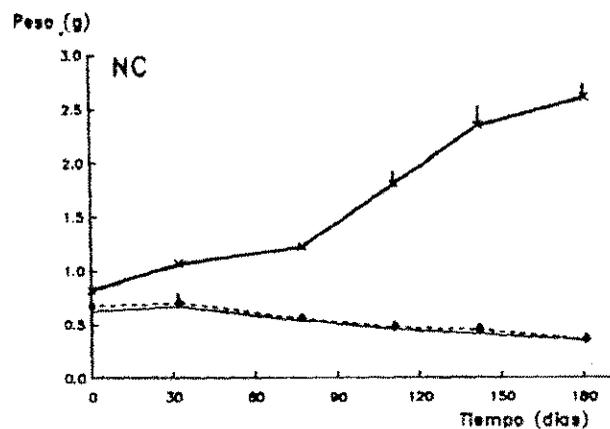
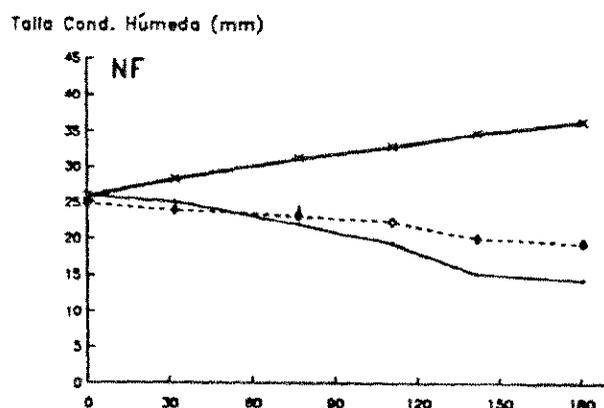
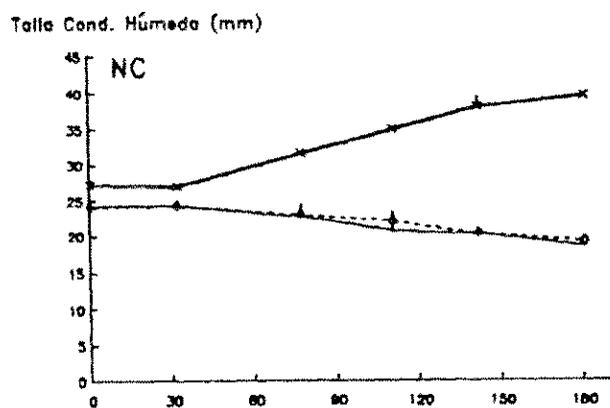
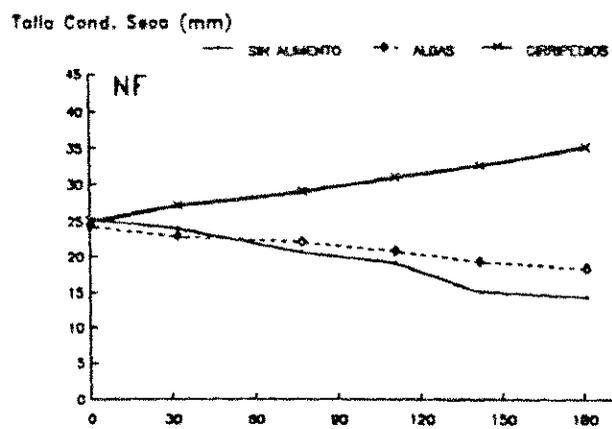
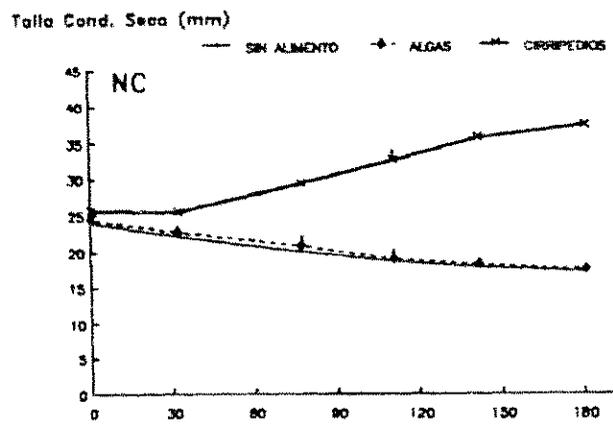


Fig. 14

Tabla 4 Tasas de crecimiento en talla y peso de juveniles de la clase de tamaño grandes (21-30 mm) de H. helianthus en condiciones de laboratorio. Los ejemplares fueron mantenidos en bandejas con nivel constante (NC) o fluctuante (NF) de agua de mar y sometidos a tres tratamientos de alimentación: sin alimento (SA), con algas (A) y con cirripedios (C). La condición seca y húmeda indica que la talla de los individuos fue medida fuera y dentro del agua de mar, respectivamente. La probabilidad de significancia (P) de los análisis estadísticos ARS y ANCOVA es indicada.

Tabla 4

BANDEJA EXPERIMENTAL	TRATAMIENTO DE ALIMENTACION	TASAS DE CRECIMIENTO					
		Talla Cond. Seca (mm 10 ⁻² d ⁻¹)	P	Talla Cond. Húmeda (mm 10 ⁻² d ⁻¹)	P	Peso (g 10 ⁻² d ⁻¹)	P
Nivel	SA	-3,9	<0,001	-3,4	<0,001	-0,17	<0,001
Constante	A	-4,0	<0,001	-2,9	<0,001	-0,19	<0,001
(NC)	C	7,3	<0,001	7,6	<0,001	1,05	<0,001
Nivel	SA	-6,3	<0,001	-6,6	<0,001	-0,35	<0,001
Fluctuante	A	-3,2	<0,001	-3,0	<0,001	-0,20	0,002
(NF)	C	5,5	<0,001	5,8	<0,001	0,69	<0,001
NC vs NF	C		0,12		0,12		0,004

DISCUSION

Los resultados obtenidos en esta tesis sobre la distribución por talla de la población de H. helianthus indican que ésta población en mesohábitat de bolones está constituida preferentemente por individuos juveniles de tallas ≤ 30 mm. Esto es consistente con lo señalado por Viviani (1978) y Edding (*in litteris*); quienes han mencionado que este mesohábitat es un sitio de crianza para H. helianthus. Es importante mencionar que soles de mar juveniles de dichas tallas no han sido registrados en otros mesohábitats del intermareal rocoso incluyendo mesohábitats de plataformas rocosas, donde se localizan las mayores abundancias de soles de mar adultos (Castilla, 1981). Ello sugiere que los principales núcleos poblacionales de juveniles de H. helianthus se localizan en mesohábitats de bolones; estando por tanto segregadas espacialmente las poblaciones juveniles y adultas de H. helianthus. Una situación similar ha sido descrita para otras especies de asteroideos (Barker, 1977 y 1979; Crum & Emson, 1978; Viviani, 1978).

Los resultados sobre la distribución batimétrica en densidad de la población juvenil de H. helianthus muestran diferencias significativas en la

densidad de dichos juveniles entre franjas intermareales estudiadas. La densidad de soles de mar juveniles es mayor en la franja intermareal media, mientras que es menor en la franja intermareal inferior. Tales diferencias en densidad demuestran que las mayores abundancias de soles de mar juveniles se localizan en el intermareal superior y particularmente en el intermareal medio.

La disminución de densidad de soles de mar juveniles hacia el intermareal inferior se puede deber a una mayor mortalidad de dichos juveniles por depredación. Hay antecedentes en la literatura (Viviani, 1978) de un único depredador para juveniles de H. helianthus. Este corresponde a la especie de asteroídeo Meyenaster gelatinosus (Meyen). Sin embargo, ejemplares de dicha especie no fueron observados a lo largo del período de muestreo en ambos sitios de estudio.

Otra posible explicación a dicho patrón en densidad de juveniles de H. helianthus es la disponibilidad de alimento. Hay evidencias de que éste es un factor determinante en el patrón de abundancia de asteroídeos (Lademberger, 1968; Penney & Griffiths, 1984), así como de otras especies de organismos móviles en hábitats de bolones intermareales (McGuinness, 1988). Las presas de soles de mar juveniles de acuerdo con evidencias en este trabajo corresponden preferentemente a organismos sésiles (cirripedios). Estos pueden diferir en abundancia o tamaño

a través de la zona intermareal como consecuencia de las diferentes frecuencias de perturbación física que, por efecto de la fuerza mecánica del oleaje, experimentan los bolones. Se ha demostrado experimentalmente que tanto la estructura como diversidad de la comunidad (en particular de organismos sésiles) en bolones intermareales está determinada principalmente por la frecuencia de perturbación física a la que éstos están sometidos (Sousa, 1979; McGuinness, 1987 b). Hay evidencias de que los bolones, en habitats intermareales que presentan una configuración física similar a la de ambos sitios de estudio en este trabajo, presentan mayores frecuencias de perturbación física en el intermareal superior que en el intermareal inferior (McGuinness & Underwood, 1986; McGuinness, 1987 a). Los resultados sobre densidad y talla de soles de mar juveniles respecto del tamaño de los bolones muestran que al incrementar el tamaño de éstos disminuye la densidad y aumenta la talla de soles de mar juveniles. Estos resultados indican que la densidad y talla de soles de mar juveniles disminuye y aumenta respectivamente, al disminuir la frecuencia de perturbación física de bolones; pues hay antecedentes en la literatura de una relación inversa entre la frecuencia de perturbación y el tamaño de los bolones (Sousa, 1979; McGuinness, 1987 b). El que la talla de los soles de mar aumente al incrementar el tamaño de los bolones indica que al

disminuir la frecuencia de perturbación física de éstos incrementa la talla de los individuos de las especies presas de juveniles de H. helianthus; puesto que hay evidencias de una relación directa entre la talla de éstos y la de sus presas (Tokeshi, 1989). Ello sugiere que el tamaño de las presas de juveniles de H. helianthus aumenta hacia el intermareal inferior, lo que es consistente con las observaciones de terreno (G. Acosta, obs. personal). Por consiguiente, es posible postular que la menor densidad de soles de mar juveniles en el intermareal inferior es resultado de una menor disponibilidad de presas de tallas pequeñas como consecuencia de una menor frecuencia de perturbación física de bolones.

La disminución de la densidad de soles de mar juveniles hacia el intermareal superior se puede deber a la mayor frecuencia de perturbación física que los bolones a dicha altura intermareal experimentan (McGuinness & Underwood, 1986 ; McGuinness, 1987 a). Hay evidencias de que la perturbación física de bolones puede dañar e incluso provocar la muerte de asteroideos (Crum & Emson, 1978), así como de otras especies de organismos móviles (Sousa, 1979; McGuinness, 1987 a y b). La baja ocurrencia de bolones pequeños con soles de mar juveniles indica que a altas frecuencias de perturbación física de bolones hay una mayor mortalidad de dichos juveniles o bien un menor asentamiento de larvas de H. helianthus. Ello probablemente como

consecuencia de la perturbación más frecuente del bolón que por falta de alimento o condiciones apropiadas para la sobrevivencia o asentamiento de las larvas de H. helianthus, respectivamente.

Los resultados sobre variaciones en densidad y talla de la población juvenil de H. helianthus a lo largo del período de muestreo indican que la densidad de soles de mar juveniles, además varía temporalmente. Dichos resultados permiten postular que el ingreso de nuevos individuos a la población juvenil de H. helianthus ocurre preferentemente entre principios de primavera y de invierno; período de menor perturbación física de bolones (Sousa, 1979; McGuinness, 1987a y 1988) y por tanto de menor probabilidad de mortalidad para soles de mar juveniles.

La distribución de frecuencias relativas de las clases de tamaño de la población de H. helianthus difiere entre franjas intermareales en los sitios estudiados, indicando que la estructura por talla de dicha población difiere a través de la zona intermareal. En el intermareal superior y medio habitan casi exclusivamente soles de mar juveniles, siendo poco frecuente observar soles de mar adultos. Estos habitan de preferencia en el intermareal inferior, donde pueden incluso llegar a ser la clase de tamaño dominante, como se observa durante algunos períodos de muestreos en el sitio de estudio A. El que este

patrón se mantenga a lo largo del periodo de muestreo así como durante mareas altas (G. Acosta, obs. personal), demuestra que los soles de mar juveniles tienen una escasa sobreposición de hábitat con soles de mar adultos y, por tanto, se encuentran espacialmente segregados de éstos en la zona intermareal. Una distribución por talla similar ha sido señalada para poblaciones de H. helianthus en hábitats intermareales rocosos de la zona central del Perú (Tokeshi et al., 1989).

Este tipo de segregación entre soles de mar juveniles y adultos podría estar relacionada con sus requerimientos de alimento o refugio (en relación a factores abióticos). Ambos factores son determinantes en la distribución espacial de asteroideos intermareales (Sloan, 1980; Guillou & Diop, 1988) y varían probablemente en tipo o abundancia a través de la zona intermareal.

Dicha segregación así como el incremento en talla de los soles de mar a medida que disminuye la altura intermareal permiten postular que los soles de mar juveniles al crecer migran hacia el intermareal inferior y submareal somero, donde probablemente encuentran una mayor o más adecuada disponibilidad de alimento como de refugio para satisfacer sus requerimientos fisiológicos. Una hipótesis similar ha sido postulada por Castilla et al. (1979) para la especie de gastrópodo Concholepas concholepas, depredador carnívoro que presenta un patrón de

distribución batimétrico por talla semejante al de H. helianthus (Guisado & Castilla, 1983).

Los resultados sobre utilización de microhábitat demuestran que en el intermareal superior y medio del mesohábitat de bolones, los soles de mar juveniles se localizan con preferencia en el microhábitat de bolones correspondiente a la cara inferior de éstos. Microhábitats similares son utilizados por juveniles de otras especies de asteroídeos (Barker, 1977; Crump & Emson, 1978; Barker & Nichols, 1983) así como por asteroídeos de tamaños pequeños en otras latitudes (Lubchenco & Menge, 1974; Menge, 1975).

El hecho de que el estado de la marea en la zona intermareal no influya en la localización de soles de mar juveniles en su microhábitat, indica que la cara inferior de bolones representa un recurso importante para soles de mar juveniles en términos de refugio o protección contra los efectos de desecación y embate del oleaje que dichos juveniles, durante mareas bajas y altas respectivamente, experimentan en el intermareal superior como medio. Hay evidencias en la literatura de que los asteroídeos de tallas pequeñas son muy vulnerables a desecación en ausencia de refugio (Menge, 1972 a) y de que los soles de mar de tallas pequeñas se adhieren débilmente al sustrato rocoso (Tokeshi et al., 1989); desde donde, por tanto, podrían ser desprendidos con facilidad por el

impacto directo del oleaje.

En efecto, bajo condiciones menos rigurosas de desecación y embate del oleaje, como sucede en el intermareal medio (McGuinness & Underwood, 1986), los soles de mar juveniles incursionan con mayor frecuencia otros microhábitats de bolones.

El que la incursión a otros microhábitats de bolones, en particular a aquellos más próximos a la cara inferior de éstos, ocurra durante el día y con preferencia en mareas altas, indica que los soles de mar juveniles se localizan en su microhábitat durante la noche en relación con alguna otra actividad, además de encontrar refugio contra la desecación y el embate del oleaje. Es muy probable que tal actividad esté relacionada con el consumo de presas, puesto que hay evidencias en este trabajo de que la actividad alimentaria de ejemplares juveniles de H. helianthus se desarrolla principalmente durante la noche.

El que los soles de mar juveniles habiten particularmente en la cara inferior de bolones permite postular que la actividad de estos juveniles en la zona intermareal estaría restringida o limitada espacialmente a la cara inferior de bolones o bien a áreas cercanas a ésta.

Los resultados de laboratorio sobre la actividad alimentaria de juveniles de H. helianthus indican que éstos a mayores tallas presentan una mayor actividad de alimentación, sugiriendo que habría una relación directa

entre la talla de los soles de mar y el número de presas que éstos consumen, como ocurre con H. helianthus de mayores tallas a las estudiadas en este trabajo (Tokeshi et al., 1989).

Por otra parte, dichos resultados de laboratorio indican que los soles de mar juveniles, de tallas entre 5-30 mm, se alimentan preferentemente de noche, así como ocurre con otras especies de asteroideos en otras latitudes (Brauer & Jordan, 1970; Menge, 1972 a; Crump & Emson, 1978; Sloan, 1980). Los resultados de terreno también indican que la actividad alimentaria de soles de mar juveniles se desarrolla principalmente durante la noche, pero sólo en la franja intermareal media y con preferencia en mareas bajas. Ello permite sugerir que la actividad de alimentación de soles de mar juveniles se desarrolla de preferencia bajo condiciones menos riesgosas de desecación y embate del oleaje. Hay evidencias de que ambos factores, que son fuentes potenciales de mortalidad para la mayoría de los organismos que habitan en la zona intermareal rocosa (Menge, 1978), alcanzan menor intensidad en el intermareal medio (McGuinness & Underwood, 1986).

Por consiguiente, es posible postular que la actividad depredadora de los soles de mar juveniles en la zona intermareal va a ser más o menos intensa dependiendo de la intensidad de desecación y embate del oleaje existentes, como ha sido descrito para otras

especies de asteroideos intermareales (Paine, 1969; Menge, 1972 a y 1975; Sloan, 1980).

Los resultados de terreno sobre la dieta de juveniles de H. helianthus sugieren que éstos (en algún rango de talla comprendido entre 5-30 mm) tendrían una dieta herbívora, pues el segundo ítem más frecuente sobre el cual se observan soles de mar juveniles activos corresponde a algas.

Sin embargo, los resultados de laboratorio en esta tesis, sobre el crecimiento de juveniles de H. helianthus sometidos a diferentes tratamientos de alimentación, muestran que los soles de mar juveniles (de tallas entre 5-30 mm) no crecen al ser mantenidos con una dieta de algas. Por el contrario, dichos juveniles así como aquellos mantenidos sin alimento pueden experimentar una disminución, tanto en su talla como peso corporal. Estos antecedentes permiten descartar que los juveniles de H. helianthus (en dicho rango de tallas) se alimenten exclusivamente de algas y por tanto tengan una dieta herbívora, como ocurre con juveniles de otras especies de asteroideos en otras latitudes (Yamaguchi, 1974; Barker, 1979).

El hecho de que en terreno se observen soles de mar juveniles activos sobre algas se debe probablemente a que dichos juveniles evierten su estómago cardíaco sobre algas para consumir detritus, microflora o

microfauna que están asociadas a éstas, como sucede con otras especies de asteroídeos intermareales (Sloan, 1980; McClintock et al., 1983; Shivji, 1983). No se descarta el posible consumo de estados juveniles de otros organismos móviles que estén asociados a algas, así como por ejemplo gastrópodos. Tampoco se descarta que los soles de mar juveniles tengan una dieta omnívora, supliendo las algas requerimientos esenciales en la dieta de estos juveniles.

Es interesante hacer notar que los soles de mar juveniles pueden sobrevivir por períodos de tiempo que se extienden más allá de 4 y 6 meses en ausencia de alimento o cuando éste es inadecuado. Hay evidencias de que algunas especies de asteroídeos pueden sobrevivir más de 14 meses sin ingerir alimento alguno (en Bay, 1975). Los resultados sobre el estudio de crecimiento de juveniles de H. helianthus muestran que éstos en ausencia de alimento experimentan una reducción tanto en su talla como peso corporal. Una situación similar ha sido descrita para varias especies de asteroídeos intermareales en otras latitudes (Yamaguchi, 1974; Scheibling, 1980; Sloan, 1980). Scheibling (1980) sugiere que la reducción de la talla y por tanto del peso en asteroídeos sería consecuencia de la reabsorción de los tejidos de la pared corporal. Esta representa la mayor reserva de nutrientes en equinodermos y su reabsorción permitiría a los asteroídeos sobrevivir en ausencia de alimento o cuando éste es inadecuado (Lawrence

& Lane, 1982).

El hecho de que los soles de mar juveniles al ser mantenidos con una dieta de cirripedios experimenten un crecimiento positivo indica que estos juveniles, en el rango de tallas comprendido entre 5-30 mm, pueden suplir sus requerimientos fisiológicos y crecer con una dieta carnívora.

Es interesante mencionar que los soles de mar juveniles de la clase de tamaño grandes (20-30 mm) incrementan su peso en una mayor tasa cuando son mantenidos en condiciones no fluctuantes del nivel de agua de mar (NC) en el laboratorio. Tal diferencia sugiere que la desecación, además de afectar la actividad alimentaria de soles de mar juveniles, influiría en la tasa de consumo que estos juveniles tendrían sobre sus presas.

El efecto ecológico que los soles de mar juveniles ejercen a través de su actividad depredadora sobre la comunidad en mesohábitat de bolones es desconocido. Una situación similar acontece respecto de otras especies de asteroídeos en etapas tempranas de desarrollo en otras latitudes.

No obstante, en base a los resultados obtenidos en esta tesis es posible postular que si los soles de mar juveniles ejercen algún impacto en la estructura de la comunidad en bolones intermareales, entonces la presencia de éstos juveniles afectaría tanto la

abundancia como la estructura poblacional de cirripedios, que así como las algas son los organismos sésiles más abundantes de la comunidad en bolones de la zona intermareal. En particular, se postula que los soles de mar juveniles modificarían la abundancia como la talla de la población de cirripedios en la cara inferior (o áreas próximas a ésta) de bolones que están sometidos a una frecuencia intermedia o baja de perturbación física por la fuerza mecánica del oleaje.

BIBLIOGRAFIA

- Aleem, A. 1949 An apparatus for producing artificial tides.
J. Mar. Biol. Assoc. 28(3):663-665.
- Barker, M.F. 1977 Observations on the settlement of the brachiolaria larvae of Stichaster australis (Verrill) and Cocinasterias calamaria (Gray) (Echinodermata: Asteroidea) in the laboratory and on the shore.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 30:95-108.
- 1979 Breeding and recruitment in a population of the new zealand starfish Stichaster australis (Verrill).
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 41:195-211.
- Barker, M.F. & D. Nichols 1983 Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish Asterias rubens and Marthasterias glacialis.
J. Mar. Biol. 63:745-765.
- Bay, E. 1975 Aspectos ecológicos de la población de Stichaster striatus Muller y Froschel, 1840, en la Bahía de Concepción Chile.
Tesis para optar al grado de Lic. en Biología.
- Brauer, R.W. & M.R. Jordan 1970 Triggering of the stomach eversion reflex of Acanthaster planci by coral extracts.
Nature 228:344-346.
- Castilla, J.C., Ch. Guisado y J. Cancino 1979 Aspectos ecológicos y conductuales relacionados con la alimentación de Concholepas concholepas (Mollusca: Gastropoda: Muricidae).
Biol. Pesq. Chile. 12:99-114.

- Castilla, J.C. 1981 Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central II.- Depredadores de alto nivel trófico. Medio Ambiente 5(1-2):190-215.
- 1988 Ecosistemas intermareales y submareales de fondos duros en el cono sur de Sudamérica: una oportunidad única para estudios regionales integrados. Inf. Unesco Cienc. Mar. 47:115-123.
- Conover, W.J. & R. Iman 1981 Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. American Statistician 35:124-129.
- Crump, R.G. & R.H. Emson 1978 Some aspects of the population dynamics of Asterina gibbosa (Asteroidea). J. Mar. Biol. Assoc. 58:451-466.
- Duggins, D.O. 1983 Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. Ecology 64:1610-1619.
- Ebert, T.A. 1983 Recruitment in Echinoderms. Echinoderms Studies 1:169-203.
- Edding, M.E. in litteris Alimentación y patrones de actividad de Heliaster helianthus (Lamarck 1816) (Asteridae, Heliasterinae) en Iquique, Chile.
- Emery, K.O. 1961 A simple method of measuring beach profiles. Limnol. Oceanogr. 6:90-93.
- Guillou, M. & M. Diop 1988 Ecology and demography of a population of Anseropoda placenta (Echinodermata: Asteroidea) in the Bay of Brest, Brittany. J. Mar. Biol. Assoc. 68:41-54.

- Guisado, Ch. & J.C. Castilla 1983 Aspects of the ecology and growth of an intertidal juvenile population of Concholepas concholepas (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) at Las Cruces, Chile. Mar. Biol. 78:99-103.
- Lademberger, D.E. 1968 Studies on selective feeding in the pacific starfish Pisaster in Southern California. Ecology 49(6):1062-1075.
- Lawrence, J.M. & J.M. Lane 1982 The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. In Echinoderm Nutrition. M.Jangoux & J.M.Lawrence (eds.) 654 pp.
- Lubchenco, J.L. & B.A. Menge 1974 Role of resource allocation, aggression and spatial heterogeneity in coexistence of two competing intertidal starfish. Ecol. Monogr. 44:189-209.
- Madsen, F.J. 1956 Asteroidea. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. Lunds Universitets. Arsskrift, N.F. Avd. 2, 52(2):1-53.
- McClintock, J.B., T. Klinger & J. Lawrence 1983 Extraoral feeding in Luidia clathrata (Say) (Echinodermata: Asteroidea). Bull. Mar. Sci. 33(1):171-172.
- McGuinness, K.A & A.J. Underwood 1986 Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 104:97-123.
- McGuinness, K.A. 1987a Disturbance and organisms on boulders. I.- Patterns in the environment and the community. Oecologia 71:409-419.

1987b Disturbance and organisms on boulders.
II.- Causes of patterns in diversity and
abundance.
Oecologia 71:420-430.

1988 Short-term effects of sessile organisms
on colonization on intertidal boulders.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 116(2):159-175.

Menge, B.A. 1972a Foraging strategy of a starfish in
relation to actual prey availability and
environmental predictability.
Ecol. Monogr. 42:25-50.

1972b Competition for food between two
intertidal starfish species and its effect on
body size and feeding.
Ecology 53:635-644.

1975 Brood or Broadcast? the adaptative
significance of different reproductive
strategies in the two intertidal sea stars
Leptasterias hexactis and Pisaster ochraceus.
Mar. Biol. 31:87-100.

1978 Predation Intensity in a Rocky Intertidal
Community. Relation between predator foraging
activity and environmental harshness.
Oecologia 34:1-16.

Paine, R.T. 1969 The Pisaster - Tegula interaction prey
patches, predator food preference and
intertidal community structure.
Ecology 50:950-961.

1971 A short-term experimental investigation
of resource partitioning in a New Zealand rocky
intertidal habitat.
Ecology 52:1096-1106.

1974 Intertidal community structure.
Experimental studies on the relationship
between a dominant competitor and its principal
predator.
Decologia 15:93-120.

Paine, R.T., J.C. Castilla & J. Cancino 1985 Perturbation
and recovery patterns of starfish - dominated
intertidal assemblages in Chile, New Zealand,
and Washington state.
Am. Nat. 125(5):679-691.

Penney, A.J. & G.L. Griffiths 1984 Prey selection and the
impact of the starfish *Marthasterias glacialis*
(L.) and other predators on the mussel
Choromytilus meridionalis (Krauss).
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 75:19-36.

SAS Institute Inc. 1982 SAS User's Guide: Statistics.
Cary, N.C.: SAS Institute Inc. 584 pp.

Scheibling, R.E. 1980 Abundance, spatial distribution,
and size structure of populations of *Oreaster*
reticulatus (Echinodermata: Asteroidea) on land
bottoms.
Mar. Biol. 57:107-119.

Shivji, M., D. Parker, B. Hartwich, M.J. Smith & N.A. Sloan
1983 Feeding and distribution study of the
sunflower sea star *Pycnopodia helianthoides*
(Brandt, 1835).
Pacif. Sci. 37(2):133-140.

Sloan, N.A. 1980 Aspects of the feeding biology of
asteroids.
Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18:57-124.

Sousa, W.P. 1979 Disturbance in marine boulders fields:
The nonequilibrium maintenance of species
diversity.
Ecology 60(6):1225-1239.

- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie 1980 Principles and
 Procedures of Statistics: A Biometrical
 Approach. McGraw-Hill Book Company (Eds.)
 633pp.
- Tokeshi, M., C. Estrella & C. Paredes 1989 Feeding
 ecology of a size-structured predator
 population, the South American sun-star
Heliaster helianthus.
 Mar. Biol. 100:495-505.
- Tokeshi, M. 1989 Development of a foraging model for a
 field population of the South American sun-star
Heliaster helianthus.
 J. Anim. Ecol. 58:189-206.
- Viviani, C.A. 1978 Predación interespecífica, canibalismo
 y autotomía con mecanismo de escape en las
 especies de Asteroídeos (Echinodermata) en el
 litoral del desierto del Norte Grande de Chile.
 Lab. de Ecol. Mar. U. del Norte, Chile. 116 pp.
- Yamaguchi, M. 1974 Growth of juvenile Acanthaster planci
 (L.) in the laboratory.
 Pacif. Sci. 28(2):123-138.