

Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central

Invertebrate communities in holdfasts of
Lessonia nigrescens Bory (Phaeophyta) in central Chile

JULIO A. VASQUEZ y BERNABE SANTELICES

Departamento de Biología Ambiental y de Poblaciones, Facultad de Ciencias Biológicas
Pontificia Universidad Católica de Chile.

RESUMEN

Los discos de adhesión de *Lessonia nigrescens*, al igual que los discos de otras Laminariales, albergan gran cantidad de invertebrados. Aun cuando se conocen algunos aspectos de la comunidad de organismos que habitan estos discos, se desconocen sus variaciones estacionales o las variaciones de esta comunidad a medida que el disco aumenta de tamaño. El presente estudio analiza los cambios de la estructura comunitaria en los discos de *L. nigrescens* en función del tamaño del disco y de la estacionalidad a través de la formación de grupos de tamaños de discos y de grupos ecológicos de invertebrados. Esto permite determinar la utilización diferencial del disco y los fenómenos de invasión de especies. Un total de 79 discos de *Lessonia nigrescens* obtenidos durante cuatro muestreos estacionales fue examinado en este estudio. Para separar los fenómenos estacionales de los procesos de colonización, los tamaños de discos en cada muestreo fluctuaron entre 30 y 4.000 g de peso húmedo. Los discos fueron medidos y pesados, la fauna asociada identificada, pesada, contada, medida y sexada. La diversidad, densidades y biomasa de organismos aumentan en función del tamaño del disco (volumen, diámetro basal). Los macroinvertebrados que ocurren en los discos de *L. nigrescens* presentan distintos patrones de variación temporal en densidad y biomasa, indicando que las especies o grupos de especies utilizan diferencialmente el hábitat disco. Esto implica que simultáneamente ocurren fenómenos de crecimiento, migración, desove y reclutamiento de organismos. Mediante análisis de similitud de las muestras se determinó la formación de grupos de tamaños de discos. El análisis de la composición específica y de sus variables poblacionales como densidad y biomasa mostró que las especies que estructuran la comunidad a un determinado grupo de tamaño difieren de la o las especies que dan cuenta de las principales fluctuaciones en densidad y biomasa en otros grupos de tamaños. El análisis de la composición faunística mostró que la utilización de los discos de *Lessonia nigrescens* ocurre de manera tal que las especies pioneras permanecen en ellos durante toda la vida del hábitat-disco. Este fenómeno en consecuencia consiste en agregación de especies donde los organismos pioneros permanecen y coexisten con los invasores posteriores. Este fenómeno no sigue ninguno de los patrones clásicos de sucesión ecológica; sin embargo, la constancia de la ocurrencia de los taxa pioneros sugiere una facilitación para colonizadores posteriores.

Palabras claves: Intermareal, comunidades, *Lessonia*, disco adhesivo, agregación de especies, macroinvertebrados.

ABSTRACT

Holdfasts of *Lessonia nigrescens* like those of other Laminariales constitute a habitat for numerous invertebrate species. Although some aspects of faunal community structure are known, the effects of season and that of holdfast growth on these communities have not been described in the literature hitherto. The present study describes the changes that occur in the structure of the invertebrate community inhabiting the holdfasts of *L. nigrescens* both seasonally and as a function of holdfast growth. A similarity analysis was used to group holdfast by size and to classify the fauna in ecological groups. This allowed the study of the invasion of species and their differential use of the habitat. A total of 79 holdfasts of *L. nigrescens* were obtained on 4 occasions. To distinguish between seasonal phenomena and colonization processes, holdfasts between 30 and 4000 g were sampled in each occasion. Every holdfast was measured and weighed and the associated fauna was identified, weighed, counted, measured and classified by sex. Species diversity, faunal density and biomass increase as a function of volume and basal diameters of the holdfast. The macroinvertebrate species inhabiting the holdfast showed a diversity of seasonal patterns of abundance that indicate the occurrence of temporal partitioning of the habitat. The changes in the density and biomass observed in different faunal species indicates that growth, migration, spawning, and recruitment of organisms are simultaneously occurring throughout the year.

The analysis of specific composition and that of biomass and density per species showed that the various holdfasts size-groups differed in their species composition and in the species accounting for most of the seasonal changes in biomass and density. The species occurring in the smaller holdfasts size-groups were, however, also present in the bigger ones. Species first arriving therefore remain in the community while others are constantly added throughout the holdfasts' life-span. Thus, aggregation of increasing numbers of species characterizes the pattern of colonization of *L. nigrescens* holdfasts. This pattern differs from the classic models of specific succession which are based on species replacement. The continued presence of the pioneer taxa throughout the holdfasts' life-span suggests that they may play a facilitatory role necessary for the subsequent colonization by later species.

Key words: Intertidal, communities, *Lessonia*, holdfasts, species aggregation, macroinvertebrates.

INTRODUCCION

Existe evidencia en la literatura que indica que los discos adhesivos de algas pardas, especialmente aquellos de gran tamaño, constituyen áreas de desove y superficie de asentamiento larval de invertebrados, minimizando la exposición al oleaje y las presiones de depredación (Moore 1971, 1972, 1973, 1974; Jones 1971, 1972, 1973; Cancino & Santelices 1981, 1984; Ojeda & Santelices 1984).

En Chile central *Lessonia nigrescens* es el alga parda de mayor tamaño y abundancia en la franja intermareal-submareal, especialmente en hábitats expuestos al movimiento de agua. Se conocen algunos aspectos de la comunidad de macroinvertebrados que habitan sus discos, así como algunos de los papeles que desempeñan con respecto a estos invertebrados (Santelices *et al.* 1980; Cancino & Santelices 1981, 1984). Sin embargo, aún se desconocen los cambios temporales en la estructura de estas comunidades de invertebrados ya sea por sus variaciones estacionales o por aquellas que se producen durante el aumento del tamaño del disco.

El presente estudio primero analiza la estructura de estas comunidades a través de muestreos estacionales. Siendo el disco adhesivo de *Lessonia nigrescens* un hábitat espacialmente limitado, es posible esperar una utilización diferencial de este recurso a través del tiempo, en aquellas funciones descritas como los papeles principales del hábitat disco. De manera que es esperable que especies o grupos de especies de invertebrados se comporten de manera distinta en una misma época del año constituyendo grupos ecológicos específicos, que utilizan en forma similar los discos de *Lessonia nigrescens* a distintos tiempos del año.

Por otro lado, el análisis de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados a distintos tamaños de discos, permite determinar cómo ocurren los procesos de colonización de este hábitat. Estudios previos (Cancino & Santelices 1984; Ojeda & Santelices 1984), indican que el fenómeno de invasión de especies de invertebrados al disco de laminariales parece no seguir los modelos de colonización descritos para hábitats no extensibles. Mediante el análisis de la estructura comunitaria de invertebrados en discos de tamaños crecientes, se describen los cambios que ocurren en la estructura de estas comunidades de discos y se evalúa la

posibilidad de que exista alguna jerarquía de ingreso, comparándose este proceso con los modelos clásicos de colonización.

MATERIALES Y METODOS

Un total de 79 discos de *Lessonia nigrescens* obtenidos durante cuatro muestreos estacionales realizados en mayo (25 discos), agosto (18 discos), noviembre de 1980 (18 discos) y febrero de 1981 (18 discos), fue examinado en este estudio. Los discos fueron recolectados durante periodos de mareas bajas en la localidad de Los Molles ($32^{\circ}10'S - 71^{\circ}33'W$) en Chile central (Fig. 1). Con el objeto de separar los fenómenos de variación estacional de la fauna intra-disco de los procesos de agregación de especies, tamaños de discos que fluctuaron entre 30 y 4.000 g fueron recolectados durante cada muestreo.

En el terreno, los discos a ser removidos fueron rodeados con bolsas plásticas y soldados del sustrato mediante palancas cuidan-

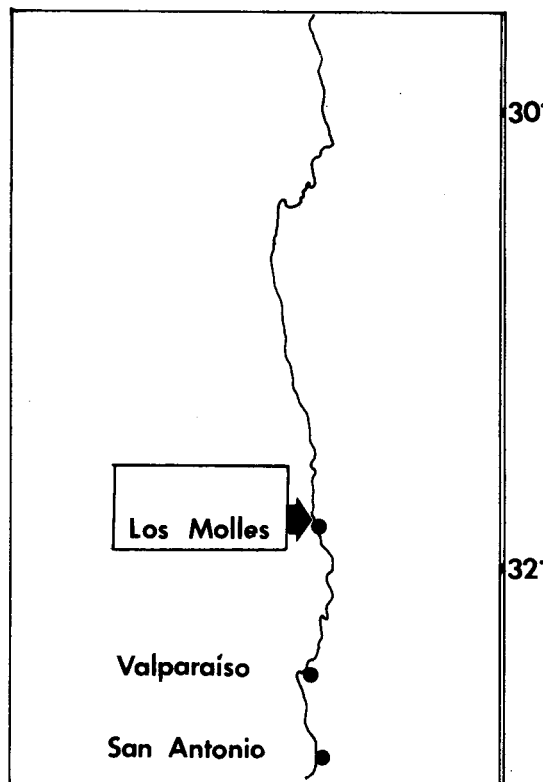


Fig. 1: Localidad de muestreo de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*. Los Molles, Chile central.

Sampling localities of holdfasts of *Lessonia nigrescens* near Los Molles, central Chile.

do de recolectar todas las especies de invertebrados encontrados en el interior del disco. Previamente, los estipes de cada una de las plantas fueron cortados para disminuir la interferencia en la recolecta. En el laboratorio, los organismos presentes en el interior del disco fueron removidos por disección, con ayuda de microscopio estereoscópico, posteriormente identificados, separados por especies, pesados, contados y medidos. En las especies en que fue posible hacerlo mediante análisis externo, se registró el número de hembras ovíferas, su biomasa húmeda individual y total. Los discos de *Lessonia nigrescens* fueron, a su vez, medidos en su altura y en dos diámetros perpendiculares (mayor y menor). Se midió su volumen por desplazamiento de agua.

Con los datos obtenidos se calculó densidad y biomasa de invertebrados, número de individuos por especie, tamaño promedio por individuo y tamaño promedio por especie. Debido a la diferencia en el tamaño de los discos recolectados se estandarizó las medidas de densidad y biomasa utilizando un indicador de abundancia, calculado como:

$$\text{Densidad} = \frac{\text{N}^{\circ} \text{ individuos}}{\text{Peso disco (g)}} \times 100$$

$$\text{Biomasa} = \frac{\text{Peso individuos (g)}}{\text{Peso disco (g)}} \times 1000$$

Para el análisis de variación estacional, los individuos pertenecientes a las 14 especies más importantes en frecuencia, densidad y/o biomasa en esta comunidad de invertebrados fueron sometidos a análisis más detallado.

Para estudiar los procesos de agregación de especies al disco de *Lessonia nigrescens*, la estructura comunitaria de los 79 discos de adhesión fue procesada como muestras independientes y ordenadas a base de su diámetro mayor. Las muestras (= disco), fueron luego agrupadas de acuerdo a sus similitudes faunísticas y contrastadas con cinco variables morfométricas del disco (altura, diámetro mayor y menor, peso húmedo y volumen). Si el proceso de agregación de especies sigue un patrón ordenado de cambio, los discos más similares en composición de especies, deberán formar grupos o "cluster" fácilmente diferenciables e identificables, conteniendo discos de tamaños simila-

res. Si la agregación de especies de invertebrados al disco es un fenómeno de invasión gradual de especies, no deberían existir discontinuidades abruptas entre un grupo de discos (morfológica y faunísticamente similares) y el siguiente grupo de tamaño creciente. Los datos para análisis de similitud y agrupación de especies fueron procesados usando un computador DEC System 10 de la Pontificia Universidad Católica de Chile, mediante paquetes estadísticos Bank y STP de la Universidad de Western Michigan.

Para determinar variación estacional de la diversidad se calculó el índice de diversidad de Shannon & Weaver (1963), utilizando valores de densidad y biomasa de invertebrados. Para determinar dominancia de especies o grupos de especies se utilizó el índice de Simpson (1949).

RESULTADOS

Estructura de comunidades

Un total de 49 taxa, agrupados en 8 phyla, fue distinguido entre los habitantes de los discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (Tabla 1). Catorce taxa de los 49 encontrados en el análisis fueron reconocidos como

TABLA 1
Taxa encontrados en los discos adhesivos de
Lessonia nigrescens
Taxa found in the holdfast of *Lessonia nigrescens*.

Phylum Mollusca
Clase Gastropoda
<i>Tegula atra</i> (Lesson)
<i>Tegula tridentata</i> (Potiez y Michaud)
<i>Concholepas concholepas</i> (Brugière)
<i>Scurria scurra</i> (Lesson)
<i>Crepipatella dilatata</i> (Lamarck)
<i>Fissurella</i> spp.
<i>Diloma nigerrima</i> (Gmelin)
<i>Siphonaria lessoni</i> Blainville
<i>Prisogaster niger</i> (Wood)
Clase Pelecipoda
<i>Brachidontes granulata</i> (Hanley)
<i>Semimytilus algosus</i> (Gould)
<i>Aulacomya ater</i> (Molina)
Clase Poliplacophora
<i>Chiton cumingsi</i> Fremby
<i>Tonicia</i> sp.
<i>Chaetopleura peruviana</i> (Lamarck)
<i>Acanthopleura echinata</i> Barnes
<i>Callistochiton viviparus</i> Plate
<i>Chiton granosus</i> Fremby

Phylum Arthropoda

Clase Crustacea

Allopetrolisthes angulosus (Guérin)
Allopetrolisthes punctatus (Guérin)
Petrolisthes violaceus (Guérin)
Petrolisthes tuberculatus (Guérin)
Liopetrolisthes mitra (Dana)
Pilumnoides perlatus (Poeppig)
Pisoides edwardsi (Bell)
Sinalpheus spinifrons (H. Milne Edwards)
Amphoroidea typa Milne Edwards
Pachycheles grossimanus (Guérin)
Pachycheles chilensis Carvacho
Taliepus dentatus (Milne Edwards)
Homalaspis plana (H. Milne Edwards)
Gaudichaudia gaudichaudii (H. Milne Edwards)
Acanthocyclus sp.
Austromegabalanus psittacus (Molina)
Balanus flosculus (Darwin)
Chthamalus scabrosus Darwin
Pagurus sp.

Clase Amphipoda

Phylum Echinodermata

Clase Asteroidea

Patiria chilensis (Lutken)
Stichaster striatus (Müller y Troschel)
Helianthus helianthus (Lamarck)

Clase Echinoidea

Tetrapigus niger (Molina)
Loxechinus albus (Molina)

Phylum Chordata

Clase Chordata

Pyura chilensis Molina

Phylum Coelenterata

Clase Anthozoa

Phymactis clematis (Drayton)
Anthothoe chilensis (Lesson)

Otros Phyla

Phylum Annelida

Clase Polichaeta

Phylum Nemertinea

Phylum Porifera

N = 79 discos analizados

Nota: 45 especies
 4 grupos

los invertebrados más frecuentes en los discos. Una mayoría de ellos son también los organismos más importantes en densidad y biomasa en esta comunidad (Tablas 2 y 3). Dos de estas especies *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata* representan el 63,04% de la densidad total de invertebrados. *Phymactis clematis*, el tercer organismo en el ordenamiento de importancia en

densidad, contribuye sólo con un 13,84% a la densidad total de individuos (Tabla 2).

El aporte más significativo en biomasa lo realiza el crustáceo porcelánido *Pachycheles grossimanus* con una biomasa promedio por individuo de 15,28 g, representando un 48,04% de la biomasa total (Tabla 3), *Allopetrolisthes punctatus* le sigue en importancia con un 12,03% de la biomasa total obtenida durante los muestreos.

Relaciones entre los macroinvertebrados y las variables morfológicas y gravimétricas del disco

La Tabla 4 muestra una matriz de correlación múltiple entre variables poblacionales de los macroinvertebrados intradiscos (número de especies, densidad, biomasa, número de individuos por especie y peso promedio por individuo) y medidas de peso y tamaño del hábitat disco (volumen, diámetro mayor y menor, altura y peso del disco). La mayoría de estas correlaciones son significativas (para 74 g.l., $r = 0,226$ es significativo a $P = 0,05$), indicando un ajuste armónico entre el disco y la comunidad de invertebrados que en él habita. Por otra parte, cualquiera de las variables del disco es un buen correlato predictivo de las variables poblacionales utilizadas en este análisis.

La Fig. 2 muestra los incrementos en densidad, biomasa, número total de individuos por especie y riqueza de especies en función del aumento del disco. A medida que el disco aumenta su volumen, la biomasa de invertebrados crece linealmente. El número de individuos totales y el número de individuos por especie crece exponencialmente con el tamaño del disco. La Fig. 2 muestra, además, que la riqueza de especies, medida como número de especies por disco, aumenta rápidamente, hasta volúmenes entre 1.000 y 1.500 cc, luego de esto y por sobre los 2.000 cc el incremento de especies en función del volumen del disco se minimiza. Todas estas relaciones entre variables poblacionales y del hábitat disco indican que los discos de gran tamaño (> 20 cm diámetro mayor y sobre 2.000 cc de volumen) tienden a albergar mayor número de especies y mayor número de individuos totales y por especie. Además, el incremento de biomasa hacia tamaños mayores de discos de adhesión sugiere un crecimiento de los organismos dentro del disco o un reemplazo de individuos pequeños de la misma especie por otros individuos de mayor tamaño y peso.

TABLA 2

Valores de densidad (Nº indiv. x 100/g disco) de las 14 especies más importantes en número, en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*. (N = 79).
Density values (Nº indiv. x 100/g holdfast) of the 14 most numerous species

	Densidad	Nº indiv. totales	Orden	Densidad (%)
<i>Semimytilus algosus</i>	47,44	3.615	1	34,40
<i>Brachidontes granulata</i>	38,97	3.010	2	28,64
<i>Phymactis clematis</i>	16,28	1.454	3	13,84
<i>Pachycheles grossimanus</i>	4,99	444	5	4,23
Poliquetos	4,78	305	6	2,90
Amphipodos	4,65	293	7	2,79
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	4,19	691	4	6,57
<i>Scurria scurra</i>	1,62	94	12	0,89
<i>Acanthocyclus</i> sp.	1,52	117	11	1,11
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	1,06	126	9	1,20
<i>A. punctatus</i>	1,03	129	8	1,23
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,68	125	10	1,19
<i>Crepipatella dilatata</i>	0,58	55	13	0,52
<i>Diloma nigerrima</i>	0,53	50	14	0,47
		10.508		100,00

TABLA 3

Valores de biomasa (g indiv. x 1.000/g disco) de las 14 especies más importantes en peso en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*. (N = 79)
Biomass values (g indiv. x 1000/g holdfast) of the 14 most important species in the holdfasts of *Lessonia nigrescens*

	Biomasa	Peso total individuos	Orden	Biomasa (%)
<i>Pachycheles grossimanus</i>	15,277	1.135,44	1	48,04
<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	5,823	284,33	2	12,03
<i>Semimytilus algosus</i>	2,309	185,29	3	7,84
<i>Brachidontes granulata</i>	2,276	150,31	4	6,36
<i>Concholepas concholepas</i>	2,050	129,90	6	5,50
<i>Scurria scurra</i>	1,958	74,08	8	3,13
<i>Acanthocyclus</i> sp.	1,283	130,93	5	5,53
<i>Phymactis clematis</i>	1,237	99,80	7	4,22
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	0,635	43,95	9	1,86
<i>Acanthopleura echinata</i>	0,522	20,81	13	0,88
Poliquetos	0,394	30,86	11	1,31
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	0,307	26,88	12	1,13
<i>Pyura chilensis</i>	0,277	18,29	14	0,77
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	0,250	32,80	10	1,39
		2.363,67		100,00

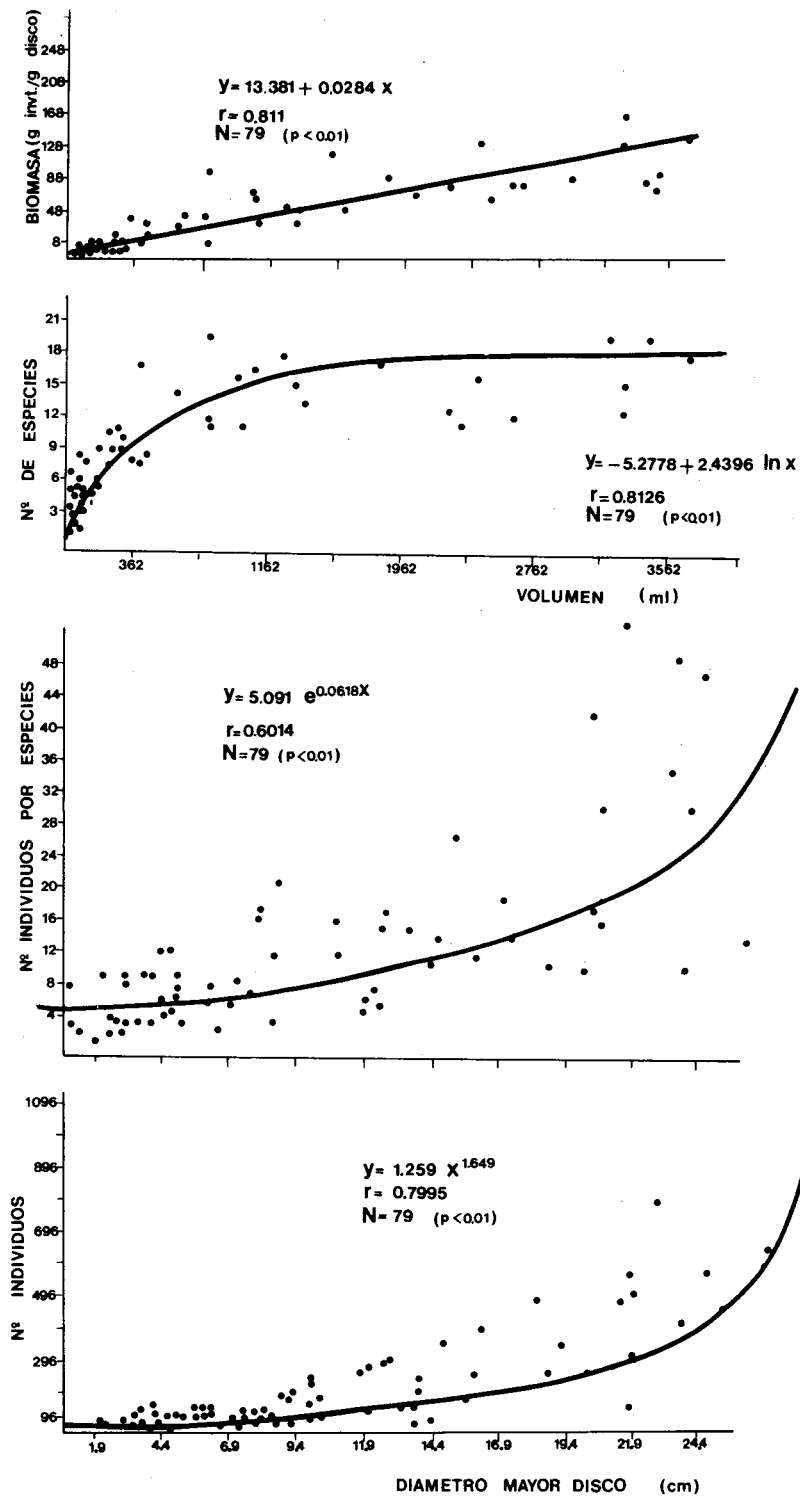


Fig. 2: Correlaciones entre los macroinvertebrados (biomasa, número de especies, número de individuos totales, número de individuos por especie) que habitan los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* y variables morfológicas y gravimétricas del disco (diámetro mayor basal, volumen).

Variation in the macroinvertebrate fauna inhabiting holdfasts of *Lessonia nigrescens* (biomass, number of species, total number of individuals and average number of individual per species) as a function of morphometric and gravimetric measures of the holdfast (maximum basal diameter and volume).

TABLA 4

Matriz de correlación entre fauna de discos de *Lessonia nigrescens*
y dimensiones del disco

Correlation matrix between the fauna inhabiting the holdfasts of
Lessonia nigrescens and holdfast dimensions

Peso total disco (g)	1,000									
Volum. disco (ml)	0,9901	1,000								
Diám. mayor (cm)	0,8845	0,8800	1,000							
Diám. menor (cm)	0,8867	0,9024	0,9629	1,000						
Alto disco (cm)	0,8589	0,8830	0,9201	0,9454	1,000					
Nº especies	0,7525	0,7608	0,8589	0,8539	0,8355	1,000				
Nº individuos	0,8126	0,8139	0,7808	0,8282	0,7364	0,8009	1,000			
Biomasa invert.	0,7623	0,7606	0,7060	0,7662	0,6623	0,8083	0,9502	1,000		
Nº individuos x esp.	0,6919	0,6923	0,6649	0,7005	0,6335	0,4687	0,7819	0,6251	1,000	
Peso x indiv. (g)	0,7653	0,7675	0,7698	0,7868	0,7930	0,8038	0,5844	0,6628	0,3595	1,000
	Peso total	Volum. disco	Diám. mayor disco	Diám. menor disco	Alto disco	Nº especies	Nº individ.	Biom. invert.	Nº ind. x esp.	Peso/ indiv.

Variación estacional de la comunidad de macroinvertebrados

a) Riqueza de especies

La Fig. 3 muestra la variación estacional de la riqueza de especies de invertebrados en el disco. Durante el invierno se observa el menor número de especies que ocurre en los discos de *Lessonia nigrescens*. Dos de las 14 especies más importantes en densidad o biomasa faltan durante el invierno, determinando una diferencia negativa de un 14,3% con respecto a las otras estaciones del año; las otras estaciones no muestran diferencias significativas entre sí.

b) Densidad

Los valores máximos de densidad de macroinvertebrados en discos de *Lessonia nigrescens* fueron registrados durante otoño (Fig. 4). Este máximo de densidad es consecuencia de las máximas abundancias de un número alto de especies entre las cuales están las dos especies más importantes en densidad, *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata*, cuyas mayores densidades determinan la tendencia estacional de esta va-

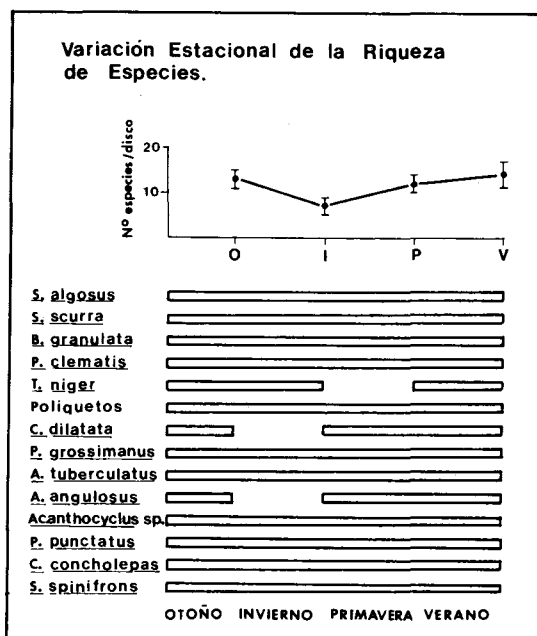


Fig. 3: Variación estacional de la riqueza de especies de las 14 especies de invertebrados más importantes en densidad y/o biomasa en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*.

Seasonal variation in species richness of the 14 most dense and abundant (biomass) invertebrate species in the holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

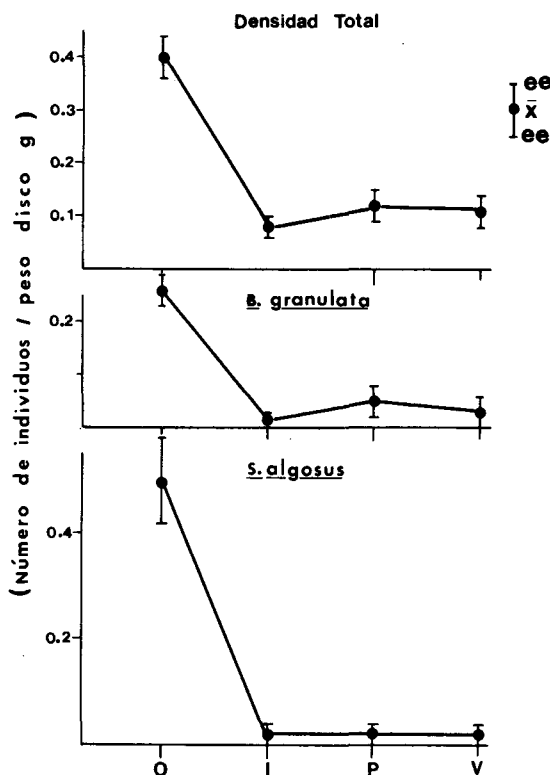


Fig. 4: Variación estacional de la densidad total de *Brachidontes granulata* y *Semimytilus algosus* en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*.

Seasonal variation in total densities of individuals of *Brachidontes granulata* and *Semimytilus algosus* in the holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

riable. No obstante, unas pocas especies presentan sus densidades máximas en otras épocas del año (Fig. 5). En el caso de *Concholepas concholepas* y *Acanthocyclus* sp., las densidades permanecen relativamente constantes durante todo el año.

c) Biomasa

El organismo más importante en biomasa en los discos de *Lessonia nigrescens* es *Pachycheles grossimanus* (Fig. 6). La variación estacional de la biomasa total de los macroinvertebrados que habitan las cavidades de *L. nigrescens* está determinada por el patrón de variación estacional de este porcelánido, cuyos valores máximos de biomasa se encuentran en primavera. El incremento de la biomasa de *P. grossimanus* durante la primavera no se debe a aumentos en sus densidades (reclutamiento) sino que a la presencia durante esta estación del año de hembras ovíferas, condición por la cual esta especie

puede duplicar su biomasa con respecto a otras estaciones del año. De la misma manera que la densidad, las biomasa de otros organismos no siguen el patrón general de variación estacional. La Fig. 7 muestra que, aun cuando la mayoría de las especies consideradas aportan con sus biomasa individuales al máximo de primavera, sólo *Pachycheles grossimanus* tiene un claro máximo en esta estación.

d) Tamaños promedios

Para analizar algunos fenómenos de utilización diferencial del hábitat disco, se midieron los tamaños promedios de 12 de las especies de mayor importancia en densidad o biomasa. La variación estacional de estos valores por especie se muestra en la Fig. 8, indicando distintos patrones de crecimiento en un régimen estacional.

Aunque la mayoría de las especies de invertebrados analizados no muestra patrones de variación estacional de sus tamaños promedios (Fig. 8), otras especies muestran sus máximos tamaños promedios en: otoño (*Tetrapigus niger*; *P. tuberculatus*), invierno (*Scurria scurra*; *S. algosus*), primavera (*Allopetrolisthes punctatus*) y verano (*Acanthocyclus* sp.).

Formación de grupos ecológicos estacionales

De acuerdo con los patrones de variación estacional de las 14 especies más importantes en densidad, biomasa y la variación de sus tamaños promedios, es posible distinguir grupos de especies que presentan tendencias similares de variación estacional de sus variables poblacionales. La combinación y correlación de los parámetros poblacionales utilizados en el análisis permite inferir utilización diferencial del hábitat-disco en un eje temporal, formando grupos ecológicos específicos.

Las especies que durante una época del año aumentan sus densidades y disminuyen sus tamaños promedios, sugieren fenómenos de reclutamiento de individuos jóvenes que, por lo tanto, aumentan las densidades a la vez que disminuyen sus tamaños promedios. Esto ocurre claramente para *Sinalpheus spinifrons*, *Acanthocyclus* sp., *Brachidontes granulata* y *Semimytilus algosus* du-

VARIACION ESTACIONAL DE LA DENSIDAD (Nºindividuos/g disco)

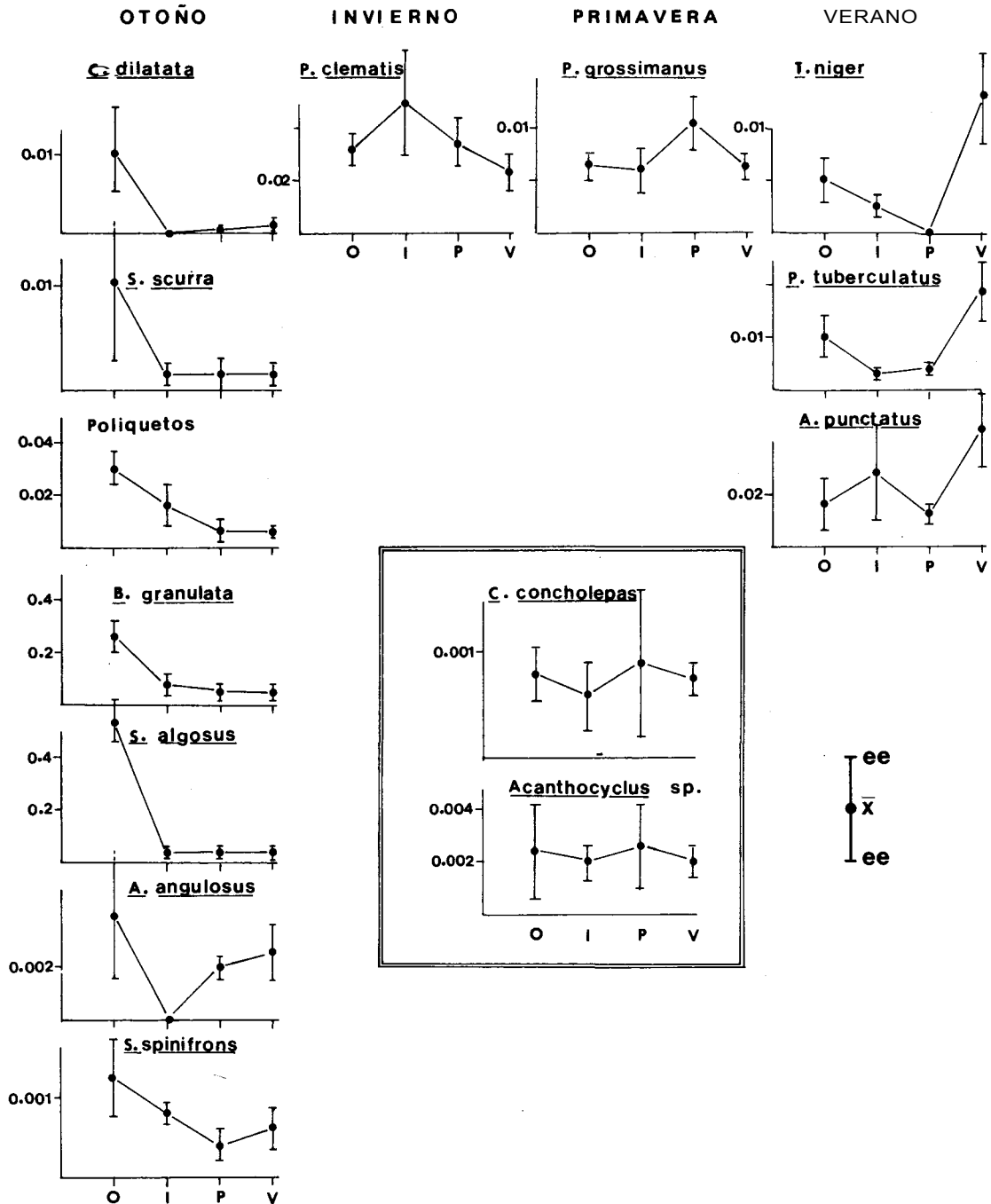


Fig. 5: Variación estacional de la densidad de las 14 especies de mayor importancia en número de individuos por especie, en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*.
 Seasonal variation in the density of the 14 most abundant species in the holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

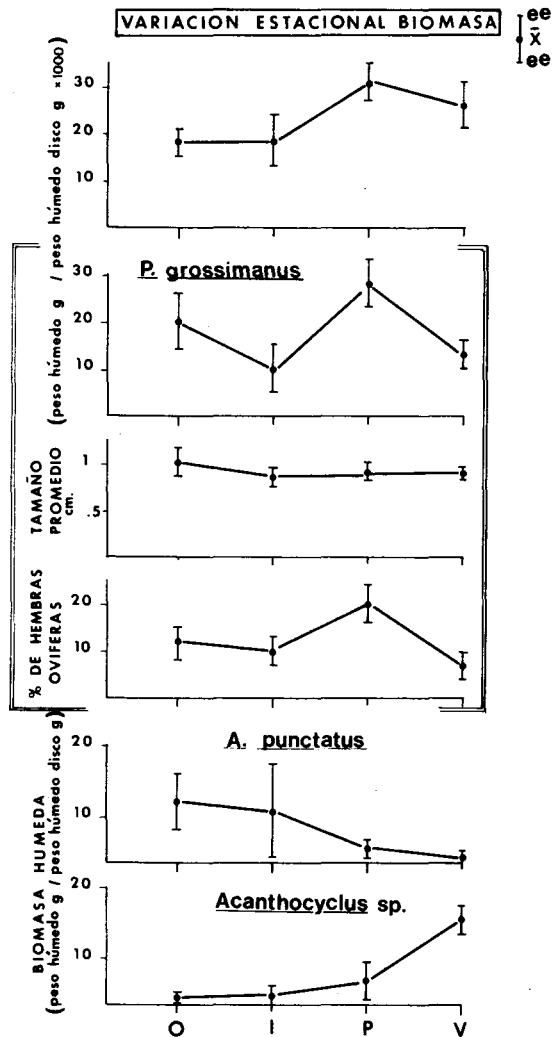


Fig. 6: Variación estacional de la biomasa de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*.

Seasonal variation of macroinvertebrate biomass in holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

rante otoño y para *Allopetrolisthes punctatus*, *Petrolisthes tuberculatus* y *Tetrapigus niger* durante verano (Fig. 9).

Cuando los individuos residentes de los discos de *Lessonia nigrescens* abandonan su hábitat natural, ya sea por emigración o depredación, se espera que la población de una determinada especie disminuya sus tamaños promedio (salida de individuos más grandes) y que principalmente sus densidades disminuyan. Esto ocurre durante invierno para las siguientes especies: *Allopetrolisthes angulosus*, *Concholepas concholepas*, *Tetrapigus niger*, *Crepidatella dilatata*, *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata*.

Un fenómeno similar presenta *Allopetrolisthes punctatus* durante primavera (Fig. 9).

Se sugiere fuertemente fenómenos de crecimiento de los invertebrados dentro del disco por un aumento de sus tamaños y de su biomasa, sin cambiar los valores de densidad. Esto ocurre en otoño para *Petrolisthes tuberculatus*, *Pachycheles grossimanus* y *Concholepas concholepas*. En primavera, fenómenos de crecimiento fueron registrados para *Brachidontes granulata* y *Acanthocyclus* sp., en verano para *Semimytilus algosus* (Fig. 9).

Los incrementos en biomasa y densidad de una determinada especie a un tiempo dado, y acompañados de tamaños promedio estables (sin variación estacional) permiten inferir la "entrada" al disco de individuos que son indistinguibles en tamaño de los individuos que permanecen en el disco, pero que evidentemente presentan una mayor biomasa. Esta característica es típica de organismos en estado reproductivo que, por llevar consigo masas de huevos que incuban por algún período, aumentan considerablemente sus biomásas. Conductas de este tipo son características de crustáceos decápodos, cuyas hembras (hembras ovíferas) llevan bajo el abdomen y entre los pleópodos masas de huevos durante el período reproductivo. Este fenómeno (invasión de hembras ovíferas) ocurre claramente para tres especies en los discos de *Lessonia nigrescens* durante primavera: *Pachycheles grossimanus*, *Acanthocyclus* sp. y *Allopetrolisthes punctatus* (Fig. 9).

La formación natural de éstos grupos ecológicos indica que el hábitat-disco cumple papeles distintos en diferentes épocas del año, sugiriendo que la globalización de variables como densidad y biomasa no indica en absoluto el comportamiento de la comunidad o incluso de grupos particulares de especies en un eje temporal.

Estructura y organización de grupos de tamaños de discos

El análisis de ordenamiento (cluster) determinó la formación de 5 grupos de tamaños de discos (Fig. 10). La similitud entre discos se calculó sobre la base de valores promedio del volumen y peso del disco, número de especies de invertebrados, biomasa promedio de invertebrados por disco, peso promedio por individuo, número promedio de individuos por especie y número total de

VARIACION ESTACIONAL DE LA BIOMASA (g invertebrado × 1000/g disco)

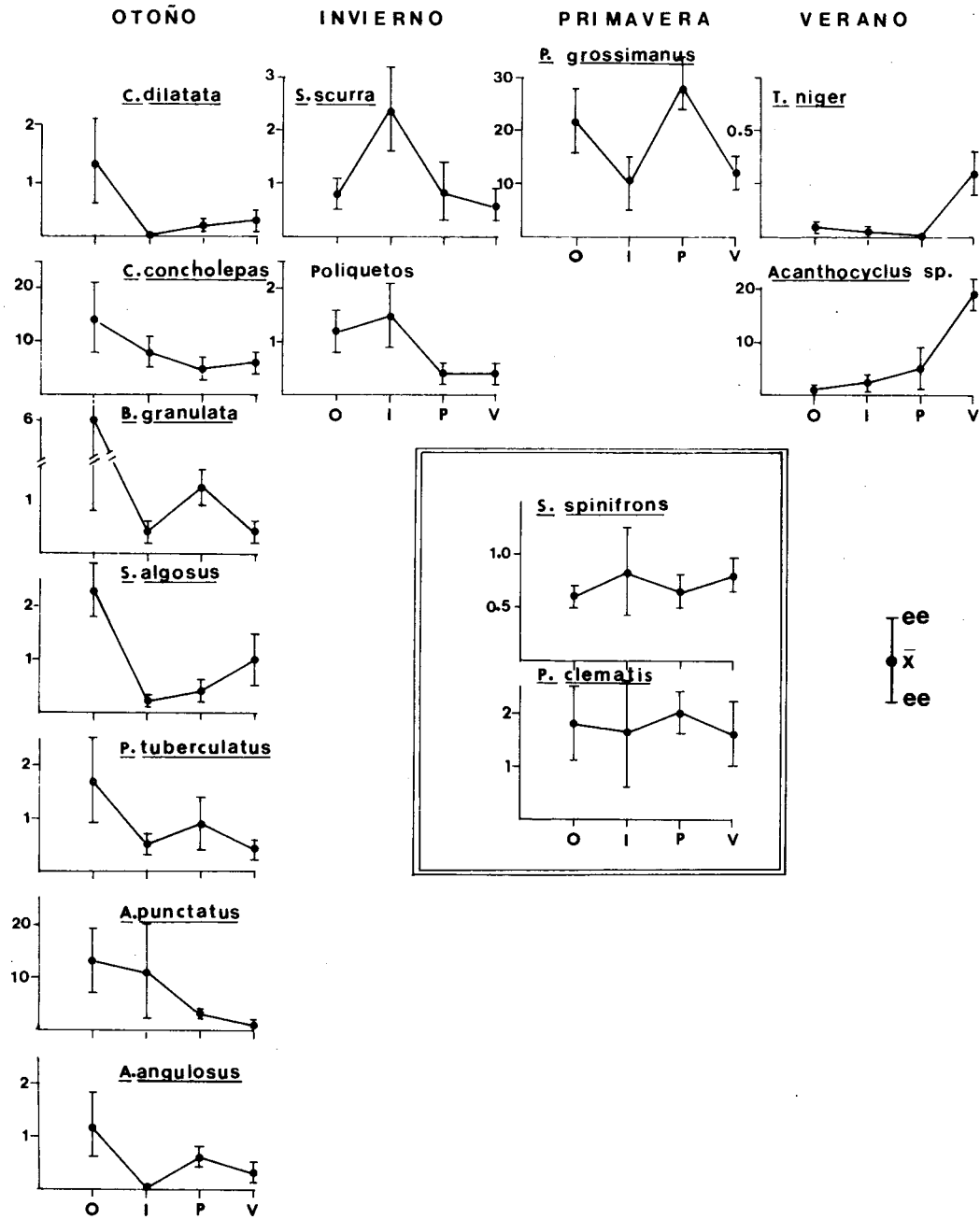


Fig. 7: Variación estacional de la biomasa de las 14 especies de mayor importancia en peso húmedo en los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*.
 Seasonal variation of the biomass of the 14 most important invertebrate species (biomass) in holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

VARIACION ESTACIONAL DE LAS TALLAS PROMEDIOS (cm)

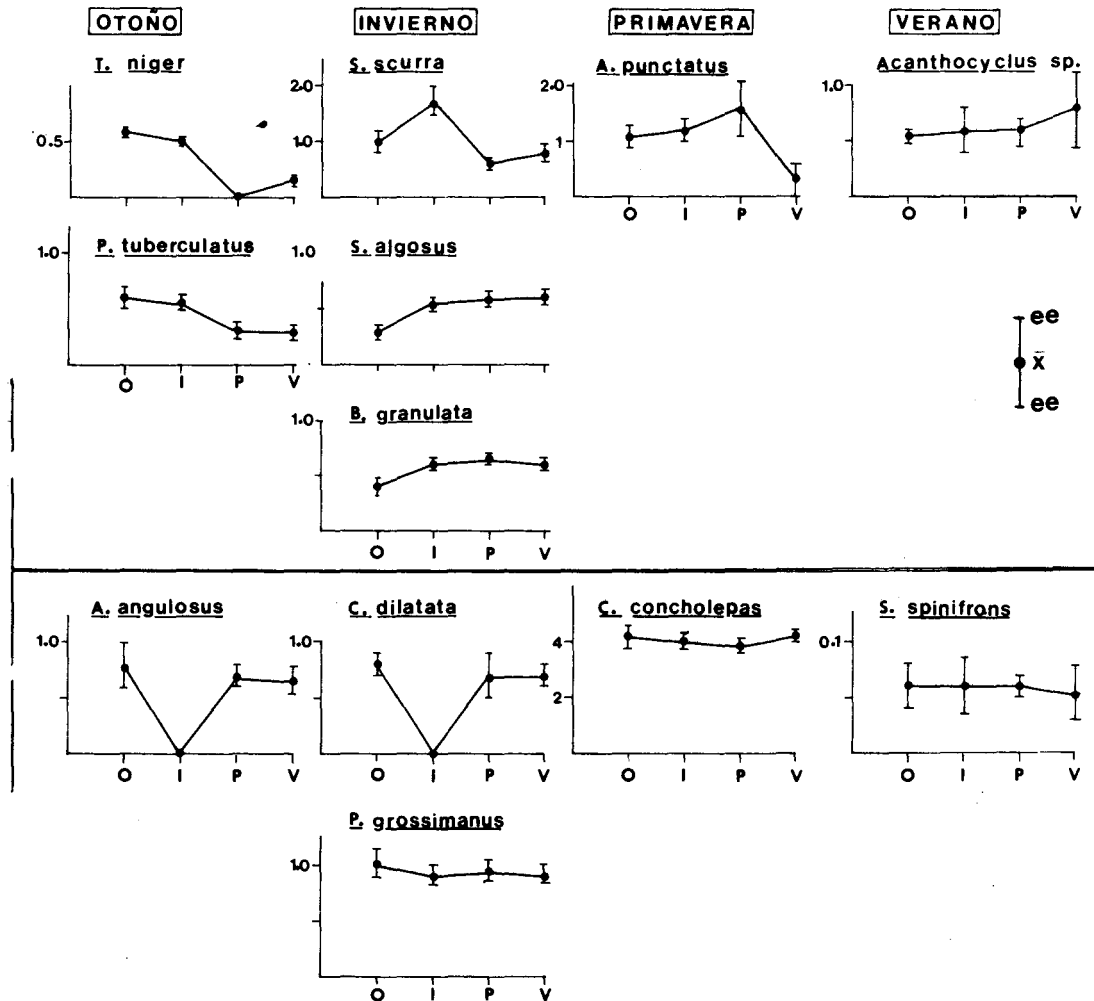


Fig. 8: Variación estacional de los tamaños promedios de 12 especies en discos de adhesión de *Lessonia nigrescens*.

Seasonal variation in the mean sizes of individuals of 12 species of macroinvertebrates in holdfasts of *Lessonia nigrescens*.

individuos en un tamaño promedio de disco. Los valores de este análisis para cada uno de los grupos de discos se entregan en la Tabla 5.

La riqueza de especies muestra un incremento progresivo a través de los grupos de tamaños de discos (Fig. 11). La diversidad (H') incrementa de manera gradual cuando el cálculo del índice se basa en valores de densidad, pero es fluctuante cuando se calcula sobre la base de valores de biomasa.

Las fluctuaciones del índice de diversidad a través de los grupos de tamaño son recíprocas con las fluctuaciones del índice de Dominancia de Simpson, lo que indica que en discos intermedios las comunidades de invertebrados están dominadas por grupos específicos. Así, en estos discos las variaciones de diversidad son más afectadas por la variable densidad de cada especie que por el número de ellas.

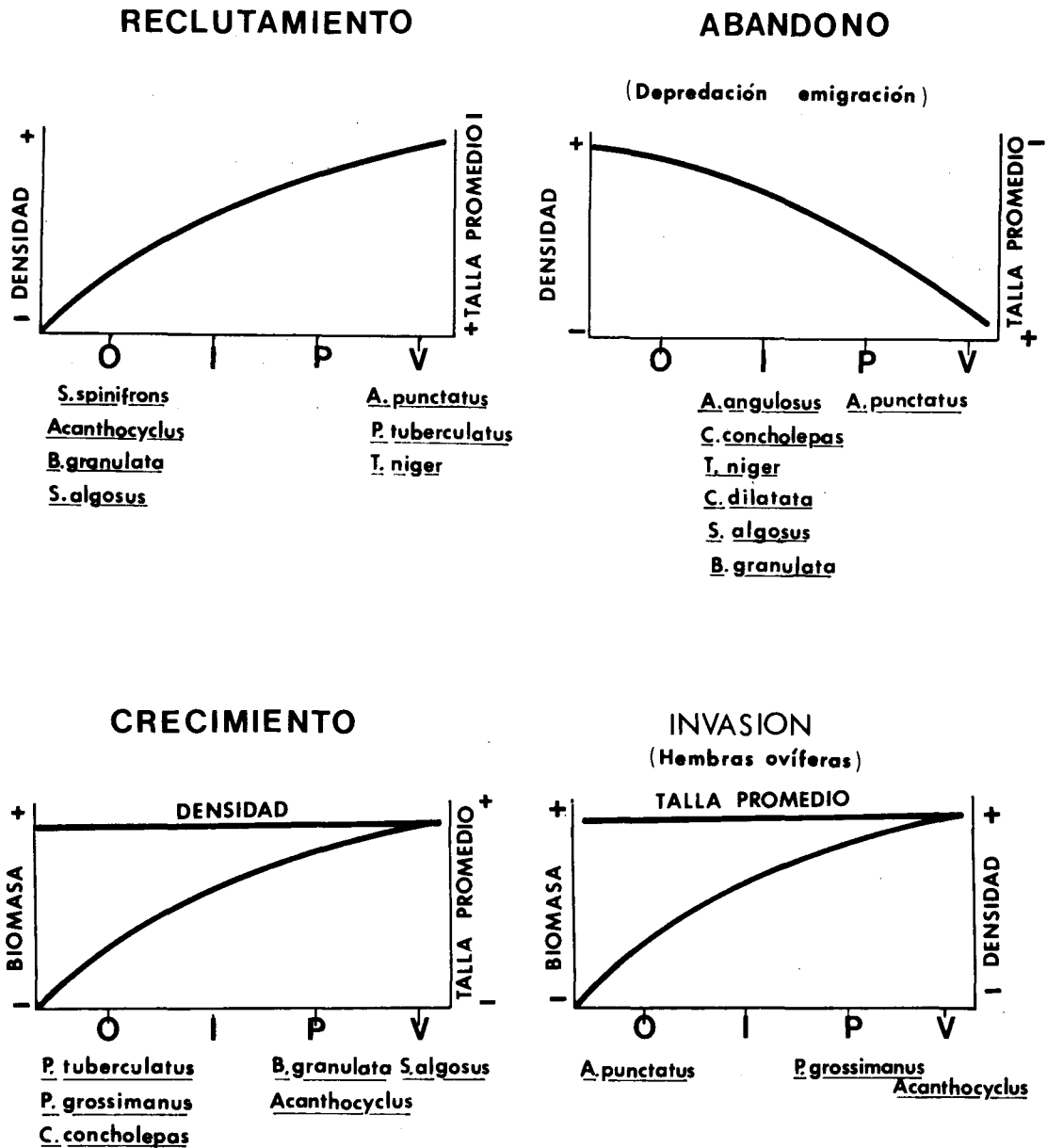


Fig. 9: Modelos funcionales de utilización del hábitat-disco a través de muestreos estacionales y formación de grupos ecológicos.

Models of seasonal use of the holdfasts by different ecological groups of invertebrates.

a) *Discos pequeños*

Las Tablas 6 y 7 muestran las estructuras comunitarias de discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* hasta 14 cm de diámetro mayor y 400 g de peso húmedo. Estas Tablas indican los valores de densidad, biomasa y frecuencia de todas las especies encontradas en discos de este grupo de tamaños, como también los valores absolutos en número y

peso de individuos, y el ordenamiento de cada una de las variables poblacionales mencionadas anteriormente. Dos grupos de tamaños entregados por el análisis de similitud de los discos han sido incluidos en esta categoría de discos de tamaño pequeño. Cada grupo de disco contiene 13 y 16 especies, respectivamente; sin embargo, 2 especies de mitílidos, *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata*, son las más im-

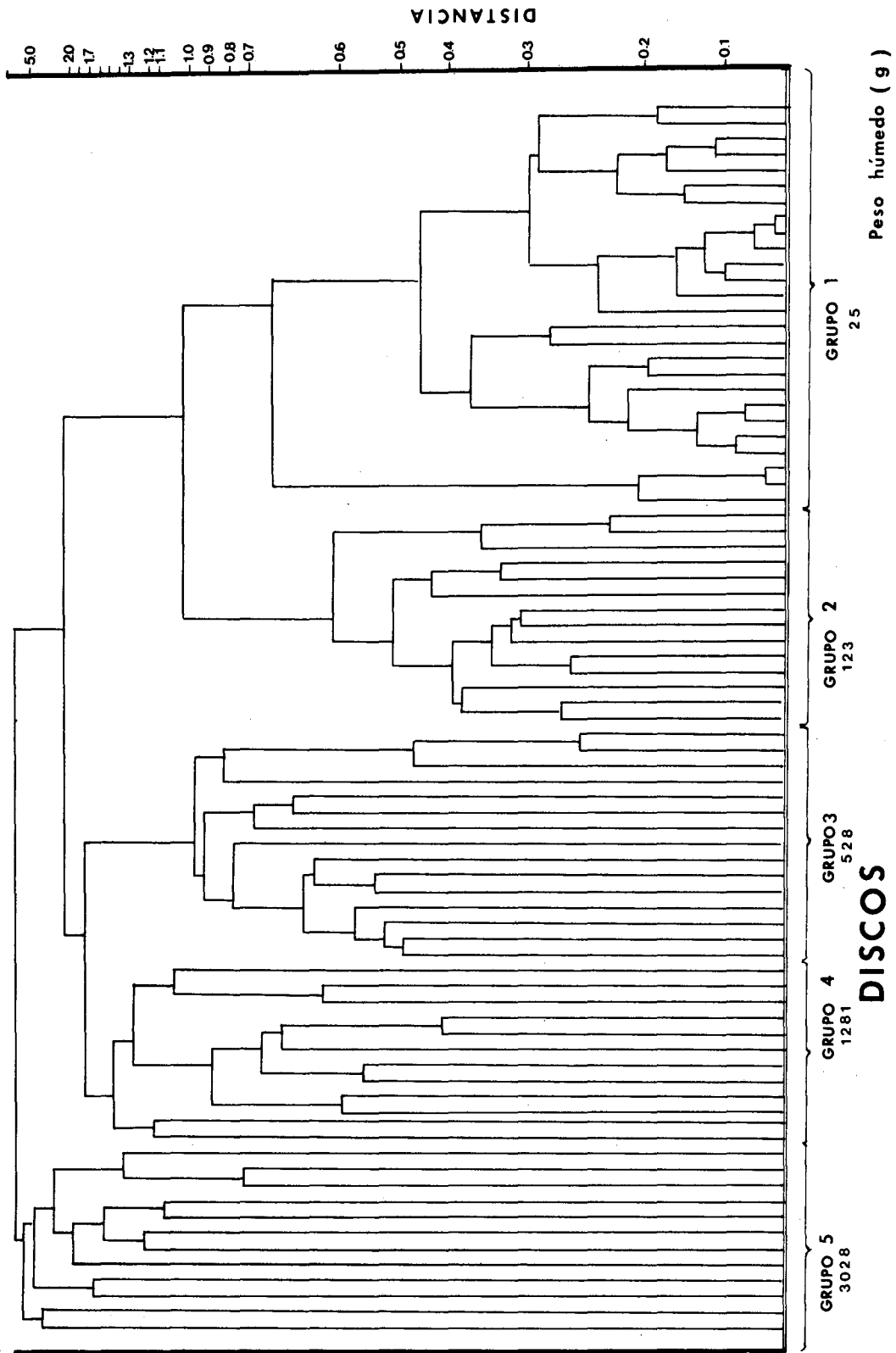


Fig. 10: Grupos de tamaños de discos de *Lessonia nigrescens* formados por análisis de similitud de las muestras.

Clustering of holdfasts by similarity values.

TABLA 5

Valores promedios de variables morfométricas del disco de *Lessonia nigrescens* y de las variables poblacionales de su fauna asociada en cada grupo de tamaño resultante del análisis de similitud

Mean values of morphometric variables of *Lessonia nigrescens* holdfasts and of the fauna inhabiting each size-group determined by a similarity analysis

	GRUPOS				
	1	2	3	4	5
Total discos analizados por grupo	26	17	15	12	12
Volumen promedio (cc)	24,05	123,85	528,17	1.281,59	3.028,625
Peso promedio (g)	25,16	133,00	554,73	1.364,58	3.268,00
Nº de especies promedio	3,38	4,35	8,66	12,67	16,25
Biomasa invertebrados (promedio)	0,22	2,79	16,44	58,88	124,52
Peso promedio de individuos (invertebrados)	0,06	0,39	1,53	4,72	7,19
Nº promedio de individuos / sp.	7,26	11,67	8,68	17,06	27,50
Nº total de individuos	20,88	47,14	86,07	224,17	450,58

portantes en densidad y biomasa. El 80% de la densidad total es aportado por estas dos especies. Sin embargo, aunque las frecuencias y los números absolutos incrementan de un grupo al siguiente, la influencia creciente de poliquetos y crustáceos porcelánidos se hace sentir en el tamaño de discos mayores. Esta categoría de tamaños de discos incluye un máximo de 18 especies.

b) Discos medianos

En esta categoría se incluyen discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* entre 11,7 y 19 cm de diámetro mayor de discos y hasta 1.150 g de peso húmedo promedio (Tabla 8). Las especies predominantes en densidad continúan siendo (como en categorías de discos pequeños) *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata* entre las 24 especies que conforman esta categoría de tamaño de disco. Sin embargo las biomásas de *Pachycheles grossimanus* enmascaran las biomásas de las otras especies, cons-

tituyéndose en la especie de mayor importancia en esta categoría de tamaño de disco. Otras especies de porcelánidos, además de *P. grossimanus* como también *Allopetrolisthes punctatus*, *Petrolisthes tuberculatus* y *Acanthocyclus* sp., generan aportes considerables a la biomasa total en esta categoría de tamaño de disco.

c) Discos grandes

En esta categoría se incluyen discos de *Lessonia nigrescens* entre 18 y 32 cm de diámetro mayor y hasta 4.355 g de peso húmedo (Tablas 9 y 10). En esta categoría terminal se encuentran 45 taxa. Aunque los números absolutos de las especies aumentan con respecto a los tamaños de discos anteriores, las densidades y biomasa en esta categoría de discos se minimizan por la influencia del tamaño del disco. Las biomásas de porcelánidos, especialmente *Pachycheles grossimanus*, dan cuenta de más del 80% de la biomasa total.

TABLA 6

Estructura comunitaria y variables poblacionales de las especies del primer grupo de tamaño de discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (discos pequeños)
Community structure and population data of the species of the first size-group of *Lessonia nigrescens* holdfasts (smallest holdfasts)

Especies	N%	Nr	D	Dr	Pt	B	Br	F%	Fr
<i>S. algosus</i>	66,22	351	43,57	1	1,32	0,16	2	93,1	1
<i>B. granulata</i>	25,67	136	16,89	2	2,59	0,32	1	55,2	2
Poliquetos	3,02	16	1,99	3	0,43	0,053	4	37,9	3
Nemertinos		8	0,99	4	0,48	0,06	3	20,7	4
<i>P. clematis</i>		8	0,99	4	0,30	0,037	6	20,7	4
<i>A. ater</i>		8	0,99	4	0,36	0,044	5	17,2	6
<i>S. sólida</i>		3	0,37	7	0,11	0,014	7	6,9	7
<i>P. chilensis</i>		2	0,25	8	0,05	0,006	8	3,4	8
<i>S. scurria</i>		2	0,25	8	0,05	0,006	8	3,4	8
<i>C. dilatata</i>		1	0,12	10	0,02	0,002	9	3,4	8
<i>S. lessoni</i>		1	0,12	10	0,02	0,002	9	3,4	8
<i>A. tuberculatus</i>		1	0,12	10	0,01	0,001	10	3,4	8
<i>Chiton</i> sp.		1	0,12	10	0,01	0,001	10	3,4	8
		530			5,75			100,0	

N% = abundancia relativa
Nr = número total de individuos
D = densidad (N° ind./g disco)
Dr = rango de densidad
Pt = peso húmedo total
B = biomasa (g invert. x 1000/g disco)
Br = rango de biomasa

F% = frecuencia
Fr = rango de frecuencia
N° total de especies = 13
N° total de discos = 26
Dispersión de tamaño = 2,2 - 9,8 cm ϕ
Dispersión peso húmedo = 2,3 - 86,2 g

TABLA 7

Estructura comunitaria y variables poblacionales de las especies del segundo grupo de tamaño de discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (discos pequeños)
Community structure and population data of the species of the second size-group of *Lessonia nigrescens* holdfasts (small holdfasts)

Especies	N%	Nr	D	Dr	Pt	B	Br	F%	Fr
<i>S. algosus</i>	53,16	387	16,58	1	1,01	0,043	9	83,3	1
<i>B. granulata</i>	32,14	234	10,03	2	7,47	0,32	1	75,0	3
<i>P. clematis</i>	5,9	43	1,8	3	4,66	0,20	4	58,3	4
Poliquetos		21	0,9	4	2,18	0,09	2	83,3	1
<i>C. dilatata</i>		17	0,73	5	2,16	0,09	6	16,6	7
<i>A. ater</i>		5	0,21	6	0,17	0,007	12	25,0	6
<i>P. grossimanus</i>		4	0,17	7	0,7	0,03	13	25,0	6
Nemertinos		4	0,17	7	1,15	0,04	8	33,3	5
<i>S. scurria</i>		3	0,13	9	0,84	0,03	10	25,0	5
<i>Acantohocylus</i>		2	0,08	10	0,03	0,001	15	16,7	7
<i>P. niger</i>		2	0,08	10	0,02	0,001	16	16,7	7
<i>T. niger</i>		2	0,08	10	0,77	0,03	11	16,7	7
<i>P. perlatus</i>		1	0,04	13	1,61	0,07	7	8,3	11
<i>L. albus</i>		1	0,04	13	5,23	0,22	3	8,3	11
<i>A. echinata</i>		1	0,04	13	2,37	0,10	5	8,3	11
<i>S. lessoni</i>		1	0,04	13	0,05	0,002	14	8,3	11
		728			30,42			100,0	

N% = abundancia relativa
Nr = número total de individuos
D = densidad (N° ind./g disco)
Dr = rango de densidad
Pt = peso húmedo total
B = biomasa (g invert. x 1000/g disco)
Br = rango de biomasa

F% = frecuencia
Fr = rango de frecuencia
N° total de especies = 16
N° total de discos = 17
Dispersión de tamaño = 6,2 - 14 cm ϕ
Dispersión peso húmedo = 71 - 400 g

TABLA 8

Estructura comunitaria y variables poblacionales de las especies del tercer grupo de tamaño de discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (discos medianos)
Community structure and population data of the species of the third size-group of *Lessonia nigrescens* holdfasts (middle sized holdfasts)

Especies	N%	Nr	D	Dr	Pt	B	Br	F%	Fr
<i>S. algosus</i>	30,0	242	3,16	1	9,94	0,130	4	90,9	2
<i>B. granulata</i>	26,7	216	2,82	1	10,09	0,131	3	54,5	6
<i>P. clematis</i>	21,9	177	2,33	3	4,59	0,06	9	100,0	1
Poliquetos	4,8	39	0,51	4	5,42	0,07	8	90,9	2
<i>P. grossimanus</i>	4,6	37	0,48	5	117,85	1,54	1	63,6	4
<i>P. tuberculatus</i>	3,1	25	0,33	6	6,93	0,09	5	45,4	7
<i>A. ater</i>	2,3	19	0,25	7	1,44	0,01	12	36,4	8
<i>S. scurria</i>	1,2	10	0,13	8	5,90	0,07	6	63,6	4
<i>Acanthocyclus</i>	1,1	9	0,12	9	15,24	0,20	2	27,3	9
<i>A. psittacus</i>	0,7	6	0,08	10	1,79	0,02	11	27,2	9
<i>P. niger</i>		5	0,07	11	0,82	0,01	13	18,2	12
<i>S. spinifrons</i>		4	0,05	12	2,43	0,03	10	27,3	9
Amphipodos		4	0,05	12	0,01		16	9,0	16
<i>C. dilatata</i>		3	0,04	14	0,02		16	18,2	12
<i>Chiton</i> sp.		2	0,03	15	0,24	0,003	15	18,2	12
<i>A. punctatus</i>		2	0,03	15	0,49	0,006	14	9,0	16
Nemertinos		2	0,03	15	0,26	0,003	15	18,2	12
<i>S. lessoni</i>		1	0,01	18	0,01		16	9,0	16
<i>T. niger</i>		1	0,01	18	0,16	0,002	16	9,0	16
<i>A. angulosus</i>		1	0,01	18	0,02		16	9,0	16
<i>Pyura chilensis</i>		1	0,01	18	0,87	0,01	13	9,0	16
<i>T. dentatus</i>		1	0,01	18	0,25	0,003	15	9,0	16
<i>H. helianthus</i>		1	0,01	18	5,89	0,07	7	9,0	16
<i>C. concholepas</i>		1	0,01	18	1,77	0,02	11	9,0	16
		809			192,43			100,0	

N% = abundancia relativa
Nr = número total de individuos
D = densidad (N° indiv./g disco)
Dr = rango de densidad
Pt = peso húmedo total
B = biomasa (g invert. x 1000/g disco)
Br = rango de biomasa

F% = frecuencia
Fr = rango de frecuencia
N° total discos = 15
Dispersión de tamaño = 11,7 - 19 cm ϕ
Dispersión peso húmedo = 431 - 1.150 g
N° total de especies = 24.

TABLA 9

Estructura comunitaria y variables poblacionales de las especies del cuarto grupo de tamaño de discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (discos grandes)
Community structure and population data of the species of the fourth size-group of *Lessonia nigrescens* holdfasts (larger holdfasts)

Especies	N%	Nr	D	Dr	Pt	B	Br	F%	Fr
<i>B. granulata</i>	31,71	1.089	4,90	1	22,0	0,098	7	100	1
<i>P. clematis</i>	20,00	687	3,07	2	39,56	0,17	5	100	1
<i>S. algosus</i>	14,27	490	2,19	3	10,51	0,04	10	50,0	12
<i>P. tuberculatus</i>	9,10	312	1,48	4	16,97	0,07	8	83,3	5
<i>P. grossimanus</i>	5,10	174	0,78	5	382,93	1,71	1	100,0	1
Poliquetos	4,10	141	0,63	6	9,2	0,04	11	91,66	4
<i>T. niger</i>	3,80	130	0,58	7	0,35	0,001	19	25,0	20
<i>A. punctatus</i>	1,95	67	0,30	8	188,43	0,84	2	58,3	9
<i>A. psittacus</i>	1,45	50	0,22	9	13,54	0,06	9	83,3	5
<i>A. angulosus</i>	1,16	40	0,20	10	57,0	0,02	14	58,3	9
Amphipodos	1,16	40	0,20	10	0,16	0,0007	20	33,3	5
<i>Acanthocyclus</i>	1,01	35	0,16	12	84,06	0,38	3	75,0	8
<i>S. scurria</i>	0,99	34	0,15	13	22,6	0,1	6	83,3	5
<i>C. dilatata</i>	0,55	19	0,08	14	1,22	0,005	16	50,0	12
<i>P. perlatus</i>	0,49	17	0,07	15	3,46	0,01	15	41,66	14
<i>S. spinifrons</i>	0,43	15	0,06	16	5,78	0,02	13	50,0	9
<i>A. ater</i>	0,40	14	0,05	17	0,46	0,002	18	33,3	15
<i>A. chilensis</i>	0,40	14	0,05	17	0,30	0,001	19	8,3	22
<i>D. nigerrima</i>	0,34	12	0,05	17	0,08	0,0003	21	33,3	15
<i>P. niger</i>		7	0,03	20	0,02	0,0001	22	16,6	22
<i>P. chilensis</i>		7	0,03	20	0,52	0,002	18	16,6	22
<i>Fissurella</i> sp.		7	0,03	20	0,31	0,001	19	33,3	15
<i>A. echinata</i>		6	0,03	20	6,81	0,03	12	33,3	15
<i>Chiton</i> sp.		5	0,02	24	0,40	0,002	19	16,6	22
<i>C. concholepas</i>		4	0,02	24	68,34	0,30	4	25,0	20
<i>B. flosculus</i>		4	0,02	24	0,1	0,0004	21	16,6	22
Nemertinos		2	0,009	27	0,08	0,0003	23	8,3	28
<i>Littorina</i> sp.		2	0,009	27	0,01	0,00004	22	8,3	28
<i>Siphonaria</i> sp.		2	0,009	27	0,01	0,00004	22	8,3	28
<i>T. dentatus</i>		2	0,009	27	0,47	0,002	18	16,6	22
<i>C. viviparus</i>		1	0,004	31	0,30	0,001	19	8,3	28
<i>Patiria chilensis</i>		1	0,004	31	0,70	0,003	17	8,3	28
<i>Pagurus</i> sp.		1	0,004	31	0,42	0,001	19	8,3	28
<i>Ch. peruviana</i>		1	0,004	31	0,12	0,0005	21	8,3	28
<i>Ch. cumingsi</i>		1	0,004	31	0,30	0,001	19	8,3	28
<i>L. albus</i>		1	0,004	31	0,01	0,00004	22	8,3	28
		3.434			886,23			100,0	

N% = abundancia relativa
Nr = número total de individuos
D = densidad (Nº indiv./g disco)
Dr = rango de densidad
Pt = peso húmedo total
B = biomasa (g invert. x 1000/g disco)
Br = rango de biomasa

F% = frecuencia
Fr = rango de frecuencia
Nº total de discos = 12
Dispersión de tamaño = 18 - 24 cm de diámetro
Dispersión peso húmedo = 1311 - 2700 g
Nº total de especies = 36

TABLA 10

Estructura comunitaria y variables poblacionales de las especies del quinto grupo de tamaño de discos de adhesión de *Lessonia nigrescens* (discos grandes)

Community structure and population data of the species of the fifth size-group of *Lessonia nigrescens* holdfasts (largest holdfast)

Especies	N%	Nr	D	Dr	Pt	B	Br	F%	Fr
<i>S. algosus</i>	40,19	2.053	5,32	1	159,34	0,41	2	100	1
<i>B. granulata</i>	22,43	1.146	2,97	2	106,98	0,27	3	100	1
<i>P. clematis</i>	12,61	644	1,68	3	45,86	0,11	6	90,9	5
Amphipodos	5,0	254	0,65	4	2,57	0,0006	16	36,4	13
<i>A. tuberculatus</i>	4,7	240	0,62	5	19,1	0,049	10	100	1
<i>P. grossimanus</i>	3,6	184	0,47	6	612,79	1,58	1	100	1
Poliquetos	2,2	110	0,28	7	13,55	0,035	13	81,8	6
<i>Acanthocyclus</i>	1,37	70	0,18	8	38,97	0,10	7	81,2	6
<i>A. angulosus</i>	1,35	69	0,17	9	21,19	0,05	9	54,5	10
<i>P. punctatus</i>	0,95	49	0,12	10	94,86	0,24	4	81,8	6
<i>A. psittacus</i>	0,84	43	0,11	11	15,45	0,04	11	5,45	10
Nemertinos	0,80	41	0,10	12	5,39	0,01	15	27,3	19
<i>S. scurria</i>	0,72	37	0,09	13	44,75	0,11	6	72,7	9
<i>D. nigerrima</i>	0,56	29	0,075	14	0,63	0,001	21	36,4	13
<i>T. niger</i>	0,56	29	0,075	14	1,3	0,003	19	36,4	13
<i>S. spinifrons</i>	0,31	16	0,04	16	6,29	0,01	15	54,5	10
<i>Fissurella</i> sp.	0,31	16	0,04	16	15,65	0,04	11	27,3	19
<i>A. ater</i>		15	0,03	18	1,0	0,002	20	36,4	13
<i>C. dilatata</i>		12	0,031	18	1,66	0,004	18	36,4	13
<i>P. perlatus</i>		8	0,02	20	0,82	0,002	20	27,3	19
<i>P. chilensis</i>		8	0,02	20	10,06	0,026	14	27,3	19
<i>Chiton</i> sp.		5	0,01	22	36,73	0,095	8	36,4	13
<i>C. concholepas</i>		4	0,01	22	59,74	0,15	5	27,3	19
<i>A. echinata</i>		3	0,007	24	10,7	0,02	14	9,0	26
<i>C. viviparus</i>		3	0,007	24	0,11	0,0002	24	18,2	24
<i>Ch. peruviana</i>		3	0,007	24	0,44	0,0011	22	9,0	26
<i>T. atra</i>		2	0,005	27	5,99	0,01	15	9,0	26
<i>S. striatus</i>		2	0,005	27	8,82	0,022	14	18,2	24
<i>P. niger</i>		2	0,005	27	0,02	0,00005	26	9,0	26
<i>L. mitra</i>		2	0,005	27	0,08	0,002	25	9,0	26
<i>P. edwardsi</i>		2	0,005	27	0,35	0,009	23	9,0	26
<i>Patiria chilensis</i>		2	0,005	27	0,91	0,0023	20	9,0	26
<i>Tonicia</i> sp.		1	0,002	33	2,21	0,005	17	9,0	26
<i>P. violaceus</i>		1	0,002	33	9,30	0,024	14	9,0	26
<i>H. helianthus</i>		1	0,002	33	0,01	0,00002	26	9,0	26
<i>M. gelatinosus</i>		1	0,002	33	0,09	0,0002	25	9,0	26
<i>B. flosculus</i>		1	0,002	33	0,34	0,0008	23	9,0	26
		5.108			1.354,05			100,0	

N% = abundancia relativa
 Nr = número total de individuos
 D = densidad (Nº indiv./g disco)
 Dr = rango de densidad
 Pt = peso húmedo total
 B = biomasa (g invert. x 1000/g disco)
 Br = rango de biomasa

F% = frecuencia
 Fr = rango de frecuencia
 Nº total de discos = 12
 Dispersión de tamaño = 17,5 – 32,0 cm de diámetro
 Dispersión peso húmedo = 2450 – 4355 g
 Nº total de especies = 37

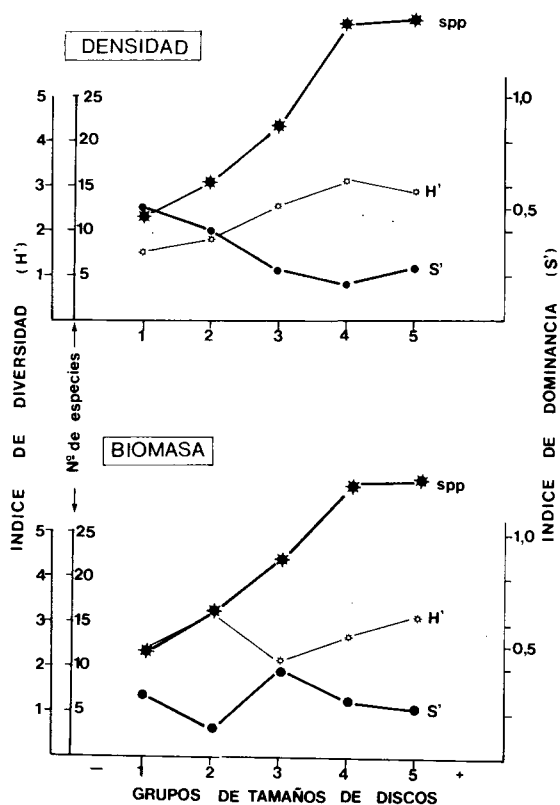


Fig. 11: Variación de la riqueza de especies (spp.) de la diversidad (H') y de la dominancia específica de Simpson (S) en función de grupos crecientes de tamaños de discos.

Variation of species richness (spp.), diversity (H') and dominance (Simpson index, S) as a function of increasing size of the holdfast.

Agregación de especies

A medida que el disco crece en tamaño y volumen, las especies se van agregando, aumentando no sólo la riqueza de especies en cada grupo de tamaño, sino que los números y pesos de los organismos que forman cada una de las poblaciones de especies presentes en el disco (Fig. 12). Las primeras especies en llegar al disco permanecen durante todo el proceso de invasión, determinando un aumento sostenido de la diversidad específica. La Fig. 12 muestra también que no existe un reemplazo de especies a través del tiempo.

A medida que el tamaño del disco aumenta, formando nuevos grupos de tamaño, la importancia relativa de la densidad y biomasa de las especies cambia, modificando los patrones generales de estas variables en

el disco. Así, por ejemplo, la gran influencia de las densidades de los mitílidos (*Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata*) en la densidad total de los primeros grupos de tamaño disminuye a medida que el disco aumenta de tamaño (Fig. 13). Lo mismo sucede con la biomasa de las poblaciones de invertebrados y su aporte en la biomasa total. La Fig. 13 indica que las mayores variaciones en biomasa son consecuencia de los aportes de la biomasa de porcelánidos en general y de *Pachycheles grossimanus* en particular. Este fenómeno se maximiza en los discos adhesivos más grandes que conforman los mayores grupos de tamaño.

Es interesante notar que aportes diferenciales de determinadas especies, en diversidad y biomasa, podrían llevar a conclusiones erróneas, si se globalizan estas variables de la comunidad como un todo. Si se pretende demostrar variaciones estacionales o mensuales en densidad y biomasa de la comunidad de macroinvertebrados que habitan los discos de *Lessonia nigrescens*, no es aconsejable globalizar las densidades y biomasa de todas las especies sino que se deben tener en cuenta las variaciones individuales de las especies que ocurren en el disco, ya que muchas de ellas presentan sus máximos de abundancia en distintas épocas del año.

DISCUSION

Cuarenta y nueve taxa de macroinvertebrados habitan los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens*. La mayoría de las poblaciones de invertebrados intradiscos está formada por individuos juveniles. Esto, y la presencia sostenida de hembras ovíferas, acentúa los papeles ecológicos del disco como: protección, área de desove de hembras ovíferas y superficie de asentamiento larval (Andrews 1945, Bayne 1964, Wigham 1975, Cancino y Santelices 1981).

Algunas pocas especies dan cuenta de las variaciones en densidad y biomasa. *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata* son los organismos de mayor relevancia en densidad y por sí solos dan cuenta de las variaciones temporales de la densidad de la comunidad entera. Por otro lado, *Pachycheles grossimanus* es el organismo más importante en biomasa. *P. grossimanus* aporta con un 48,10% a la biomasa total de la comunidad de invertebrados intradisco. Sin

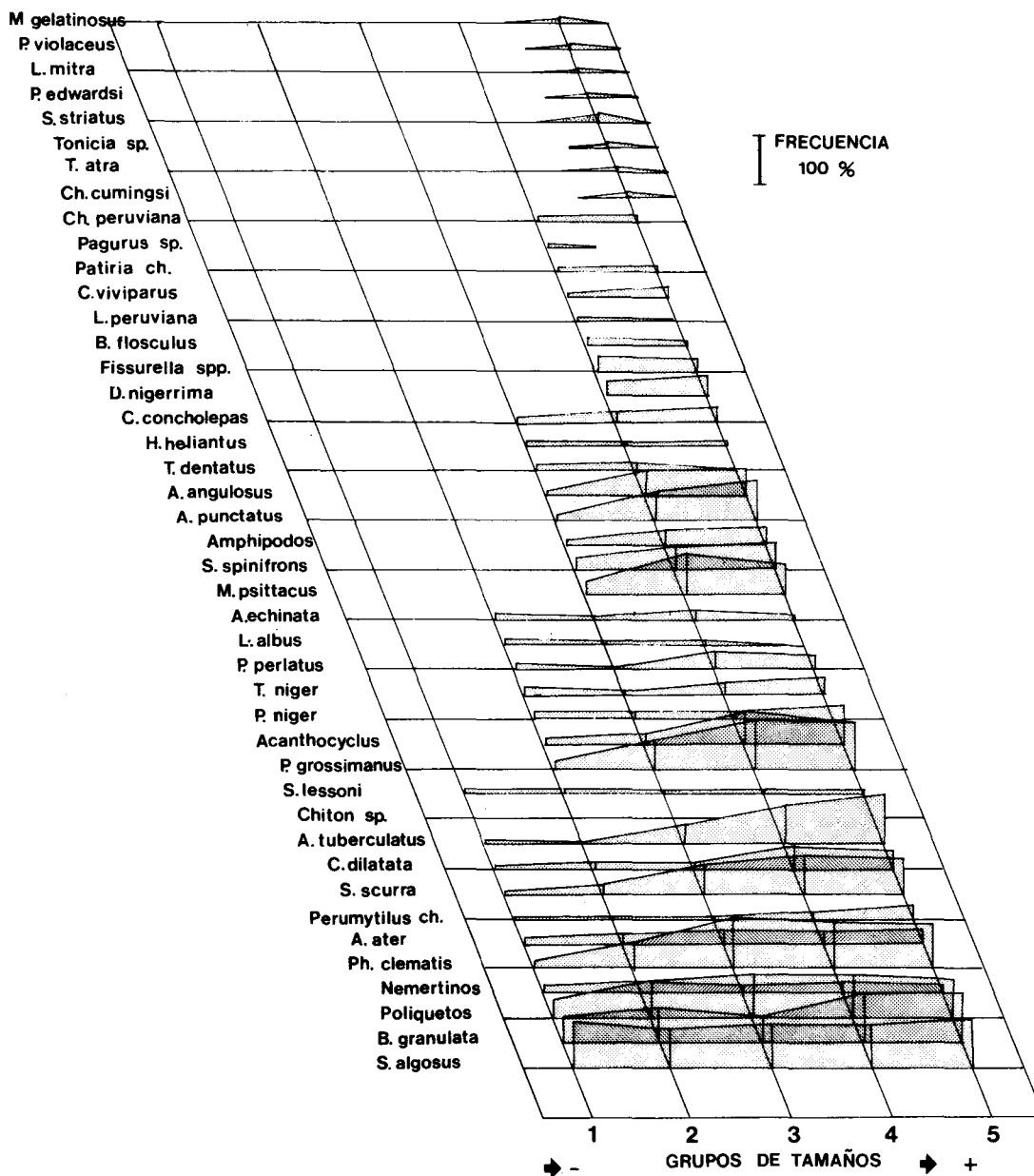
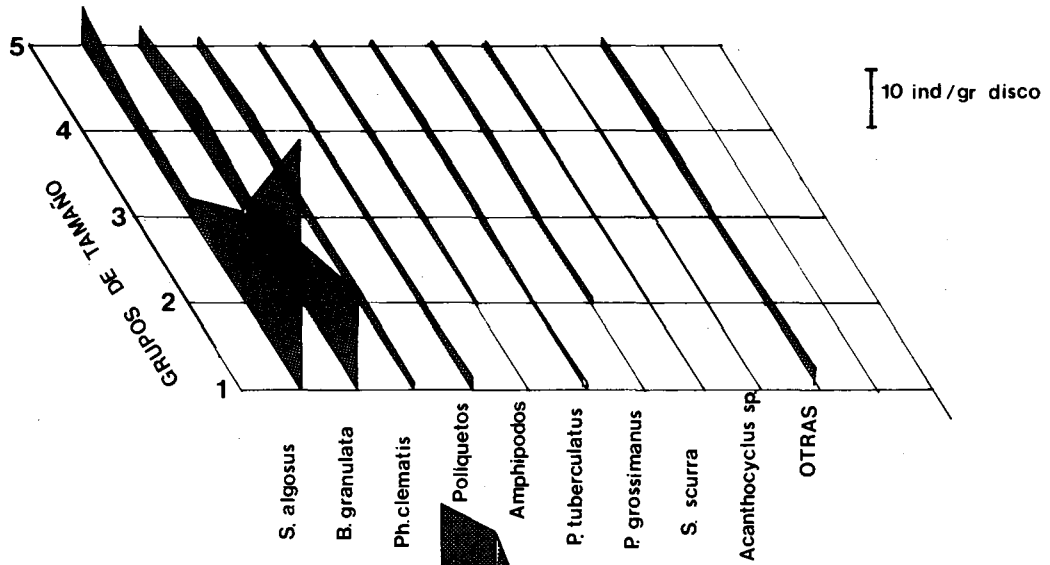


Fig. 12: Agregación de especies de invertebrados al disco adhesivo de *Lessonia nigrescens* en función del tamaño del disco. Variación de la frecuencia de ocurrencia de las especies.

Addition of species to the holdfasts of *Lessonia nigrescens* as a function of holdfast size. Values are frequency measurements.

DENSIDAD



BIOMASA

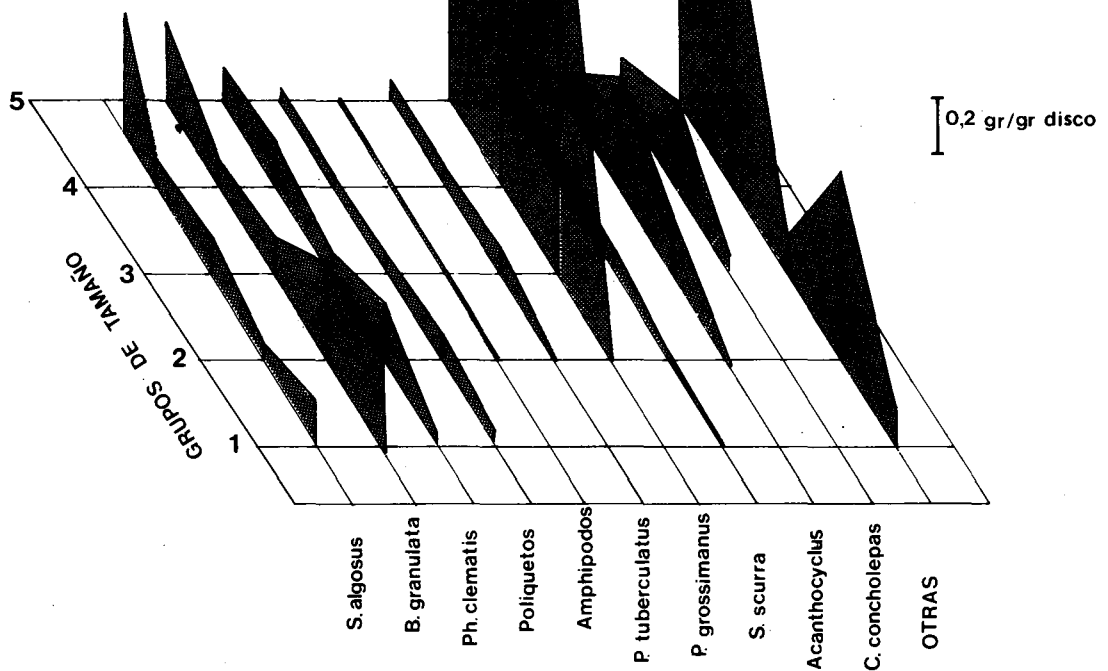


Fig. 13: Variación de la densidad y biomasa de las 14 especies (o grupos) más importantes en función de los grupos de tamaños.

Variation in density and biomass of the 14 most important invertebrate species as a function of holdfast size.

embargo sólo un segmento de su población (hembras ovíferas) es responsable de este aporte y de la variación estacional de la biomasa en este organismo. Lo mismo sucede con otros porcelánidos como: *Acanthocyclus* sp., *Petrolisthes tuberculatus*, *Allopetrolisthes punctatus*, *Sinalpheus spinifrons* y *Allopetrolisthes angulosus*.

Las correlaciones entre variables morfológicas y gravimétricas del disco y atributos poblacionales como densidad, biomasa y número de individuos por especie permiten predecir la estructura comunitaria a cualquier tamaño del disco.

El análisis de la variación de variables poblacionales como densidad, biomasa y tamaños promedios nos lleva a dos conclusiones de importancia:

- a) Las especies que habitan los discos de *Lessonia nigrescens* se comportan de manera distinta a lo largo de un eje temporal. Esto condiciona a que cualquiera generalización de los parámetros utilizados en el análisis no sea valedera, puesto que al mismo tiempo que las especies incrementan su biomasa y/o disminuyen sus densidades y tamaños promedios, otras especies hacen exactamente lo opuesto.
- b) Las correlaciones entre densidad, biomasa y tamaños promedio por individuo permiten formar grupos ecológicos naturales de especies. Esto determina que una especie o grupos de especies utilicen el disco de manera diferencial, en forma simultánea o a lo largo del ciclo de vida de la planta. De tal manera que los procesos de crecimiento, reclutamiento, desove y emigración de especies pueden estar ocurriendo simultáneamente en el disco hábitat.

Pocos antecedentes existen acerca de la biología de las especies que conforman las comunidades intradiscos (Garth 1957, Guiler 1959a, 1959b, Stuardo 1962, Antezana *et al.* 1965, Marincovich 1973, Castilla & Cancino 1976, Santelices *et al.* 1977, Cancino & Santelices 1981). Sin embargo, los patrones de variación estacional de las poblaciones de los discos de *Lessonia nigrescens* sugieren que este hábitat no se comporta de manera distinta a lo que lo hace su entorno (intermareal rocoso de Chile central), formando parte de él. No obstante deberá ponerse mayor esfuerzo en dilucidar la biología de muchas especies del intermareal rocoso para poder evaluar esta hipótesis.

A medida que el disco crece, las especies ingresan rápidamente a él aumentando la diversidad de especies en tamaños pequeños de discos, disminuyendo el incremento hacia tamaños medios, hasta alcanzar en tamaños grandes de disco una saturación en el número de especies. El número de individuos por especie aumenta exponencialmente en función del diámetro mayor del disco, mientras que la biomasa de los organismos del disco aumenta linealmente con los aumentos de volumen del disco, concordando con los valores entregados por Cancino & Santelices (1981), para la misma especie de alga parda, y por Ojeda & Santelices (1984) para discos de adhesión de *Macrocystis pyrifera*.

La colonización de los discos de *Lessonia nigrescens* no sigue ninguno de los modelos descritos por Connell & Slatyer (1977) para colonización de hábitats no extensibles. Lo mismo sucede con la colonización de discos de otras Laminariales (Sheppard *et al.* 1980, McKenzie & Moore 1981, Ojeda & Santelices 1984). A través del análisis de la composición específica de los grupos de tamaños de discos, se demuestra que el proceso de colonización de las especies al disco es un proceso de agregación gradual de las especies a medida que el disco crece. Aunque existen variaciones en los valores de densidad y biomasa, los valores absolutos de los números de individuos, sus pesos y la frecuencia de ocurrencia de especies en los discos aumentan ostensiblemente en función del tamaño del hábitat. Cada grupo de tamaño contiene siempre la totalidad de las especies del grupo que le precede, de manera tal que las especies pioneras permanecen durante todo el proceso de invasión de especies, coexistiendo con especies que ocurren a mayores tamaños de disco. Existe además una jerarquía de entrada de las especies al hábitat disco, lo que podría sugerir una facilitación por estas especies pioneras (por ej. *Semimytilus algosus*, *Brachidontes granulata*) de la manera como lo plantean Connell & Slatyer (1977). Este proceso de agregación de especies es aparentemente de cierta frecuencia en ambientes donde los recursos no son limitantes (Turner 1983). Recientemente, Price (1980) entrega antecedentes similares en la agregación de especies de sistemas parasitarios, Highsmith (1982) en arrecifes de coral y últimamente Fisher *et al.* (1983) en pequeños cursos de agua dulce formados después de catástrofes en sistemas desérticos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Subsecretaría de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de la República de Chile. Los autores agradecen a Ramón Bravo, Daniel Moraga y Patricio Ojeda por su ayuda en el trabajo de terreno y a Pablo Schmiede por su ayuda en el diseño de varios análisis de computación.

LITERATURA CITADA

- ANDREWS HL (1945) The kelp beds of the Monterey region. *Ecology* 26: 24-37.
- ANTEZANA T, E FAGGETTI & MT LOPEZ (1965) Observaciones biológicas en decápodos comunes de Valparaíso. *Revista Biología Marina* 12: 1-60.
- BAYNE BL (1964) Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology* 33: 513-523.
- CANCINO J & B SANTELICES (1981) The ecological importance of kelp-like holdfasts as a habitat of invertebrates in central Chile. II Factors affecting community organization. In Levring T (ed) Xth International Seaweed Symposium. Walter de Gruyter & Co., New York: 241-246.
- CANCINO J & B SANTELICES (1984) Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 56 (2): 23-33.
- CASTILLA JC & J CANCINO (1976) Spawning behaviour and egg capsules of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). *Marine Biology* 37: 255-263.
- CONNELL JH & RO SLATYER (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- FISHER SG, LJ GRAY, MB GRIMM & DE BUSH (1982) Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs* 52: 93-110.
- GARTH JS (1957) The crustacea decapoda brachyura of Chile. Reports Lund University Chile Expedition (1948-1949) 53(7): 1-130.
- GUILER ER (1959a) Intertidal belt-forming species on the rocky coast of northern Chile. *Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 33-59.
- GUILER ER (1959b) The intertidal ecology of the Montemar area, Chile. *Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 165-183.
- HIGHSMITH RC (1982) Reproduction by fragmentation in corals. *Marine Ecology Progress Series* 7: 207-226.
- JONES DJ (1971) Ecological studies on macroinvertebrate populations associated with polluted kelp forests in the North Sea. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 22: 417-441.
- JONES DJ (1972) Changes in the ecological balance of invertebrate communities in kelp holdfasts habitats of some polluted North Sea waters. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 23: 248-260.
- JONES DJ (1973) Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forest in the North Sea. *Marine Biology* 20: 351-365.
- MARINCOVICH L (1973) Intertidal Mollusks of Iquique, Chile. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 16: 1-49.
- MCKENZIE JD & PG MOORE (1981) The micro distribution of animals associated with the bulbous holdfast of *Saccorhiza polyschides* (Phaeophyta). *Ophelia* 20: 201-214.
- MOORE PG (1971) The nematode fauna associated with holdfasts of kelp (*Laminaria hyperborea*) in Northeast Britain. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 51: 589-604.
- MOORE PG (1972) Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 10: 59-80.
- MOORE PG (1973) The larger Crustacea associated with holdfast of kelp (*Laminaria hyperborea*) in Northeast Britain. *Cahiers de Biologie Marine* 14: 493-518.
- MOORE PG (1974) The kelp fauna of Northeast Britain. III. Qualitative and quantitative ordinations, and the utility of a multivariate approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 16: 257-300.
- OJEDA FP & B SANTELICES (1984) Invertebrate communities in holdfast of *Macrocystis pyrifera*. *Marine Ecology Progress Series* 16: 65-73.
- PRICE PW (1980) Evolutionary biology of parasites. *Monographs in Population Biology* 15. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- SANTELICES B, J CANCINO, S MONTALVA, R PINTO & E GONZALEZ (1977) Estudios ecológicos en la zona costera afectada por contaminación del "Northern Breeze". II. Comunidades de playas de rocas. *Medio Ambiente* 2: 65-83.
- SANTELICES B, JC CASTILLA, J CANCINO & P SCHMIEDE (1980) Comparative Ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillea antarctica* (Phaeophyta) in central Chile. *Marine Biology* 59: 119-132.
- SHEPPARD CRC, DJ BELLAMY & ALS SHEPPARD (1980) Fauna inhabiting the holdfast of *Laminaria hyperborea* along some environmental and geographical gradients. *Marine Environmental Research* 4: 25-51.
- SHANNON CE & W WEAVER (1963) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- SIMPSON EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163: 688-697.
- STUARDO J (1962) El comensalismo de *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne-Edwards). *Gayana Zoología* 6: 5-8.
- TURNER T (1983) Facilitations as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *American Naturalist* 121: 729-738.
- WIGHAM GD (1975) The biology and ecology of *Rissoa parva* (da Costa) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 55: 45-67.