

Cambios en los pigmentos fotosintetizadores de *Gelidium rex* (Rhodophyta) inducidos por el epibionte *Membranipora tuberculata* (Bryozoa)*

Photosynthetic pigments shifts in *Gelidium rex* (Rhodophyta) induced by the epibiont *Membranipora tuberculata* (Bryozoa)

XIMENA MOLINA¹, JUAN M. CANCINO² y VIVIAN MONTECINO¹

¹ Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

² Departamento de Ecología Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

Las macroalgas marinas son utilizadas como sustrato por numerosas especies de briozoos. Estos organismos coloniales suelen cubrir extensas áreas del talo interfiriendo con la luz y disminuyendo la tasa fotosintética del área incrustada. El efecto de los briozoos en la concentración y composición de los pigmentos fotosintetizadores se desconoce. El presente estudio analiza la concentración pigmentaria en talos de *Gelidium rex* (Santelices & Abbott) y los cambios inducidos por el epibionte *Membranipora tuberculata* (Bosc) en condiciones naturales y experimentales de laboratorio y terreno. En talos con y sin briozoos se cuantificaron: ficobilinas, clorofila *a* y carotenos totales.

En invierno (junio-agosto 1989) los talos con briozoos mostraron concentraciones significativamente mayores en todos los pigmentos analizados a excepción de la ficocianina. Con la finalidad de demostrar si los epibiontes afectan la reversibilidad de los cambios en pigmentos del basibionte, se manipularon experimentalmente talos de *G. rex* por 7 días en terreno. Para esto se utilizaron talos con briozoos, talos sin briozoos, talos con briozoos previamente removidos (aumento de la intensidad luminosa), talos sin briozoos a los cuales se les adicionó una cubierta que simula una colonia de briozoos (disminución de la intensidad luminosa) y talos sin briozoos, los cuales se cubren con una película translúcida (control). Se demostraron experimentalmente tanto en laboratorio como en terreno cambios significativos en la concentración de pigmentos, siendo mayor la concentración de éstos en talos con briozoos y con falsos briozoos que en talos sin briozoos o con briozoos removidos. Esto indica que las plantas tienen la capacidad para compensar pigmentos, que la colonia de briozoos no afecta la reversibilidad de este cambio y que el aumento en la concentración de pigmentos sería una respuesta a la disminución de la densidad del flujo fotónico causado por el epibionte.

Palabras claves: Compensación de pigmentos, alga, clorofila *a*, ficobilinas, carotenoides, epibiosis, fotoaclimatación, basibionte, epibionte.

ABSTRACT

Marine macroalgae are used as a substratum by numerous species of encrusting bryozoans. These colonial organisms usually cover large areas of the algal thalli interfering with light and decreasing the photosynthetic rate of the encrusted area. Since information on the effects of bryozoans on the pigments of the basibiont was lacking we undertook the present study aiming at determining the pigment composition of *Gelidium rex* Santelices & Abbott and its changes due to the presence of the epibiont *Membranipora tuberculata* (Bosc). The following pigments concentrations were quantified in encrusted and non-encrusted thalli: chlorophyll *a* total carotenoids and phycobilins (phycoerythrin, phycocyanin and allophycocyanin). In winter (June-August 1989) the encrusted thalli present a significantly higher concentration per unit weight of all the analysed pigments with the exception of phycocyanin. Experimental manipulations in natural conditions including thalli with and without bryozoans, removal of bryozoans (increased light intensity), addition of fake bryozoans (with reduced light intensity) and thalli without bryozoans with a translucent cover (control) showed that the plants are able to vary their pigments concentration. The ability of the plant to react by altering the relative concentration of pigments may physiologically compensate for the reduced photon-flux density reaching the encrusted thalli.

Key words: Pigment compensation, seaweeds, chlorophyll *a*, phycobilins, carotenoids, epibiosis, photoaclimatation, basibionts, epibionts.

INTRODUCCION

* Trabajo presentado en el IV Simposio sobre Algas Marinas Chilenas (30 de agosto a 1 de septiembre de 1989, Coquimbo, Chile).

(Recibido el 20 de noviembre de 1989.)

Las macroalgas marinas son utilizadas como sustrato por diversos invertebrados sésiles tales como hidrozoos, tunicados y brio-

zoos. Estos organismos coloniales suelen cubrir extensas áreas sobre frondas de algas pardas y rojas (Seed O'Connor 1981, Cancino 1986). Dado que estos epibiontes interfieren con la luz, es esperable que afecten la fisiología del basibionte. Existen dos efectos debidamente documentados y atribuibles a la presencia de briozoos epibiontes: a) la disminución de la densidad del flujo fotónico que recibe el basibionte y la alteración de la calidad de la luz al actuar como filtros (Cancino *et al.* 1987b). Como consecuencia de lo anterior, b) los talos con epibiontes presentan tasas fotosintéticas menores que los talos sin epibiontes (Oswald *et al.* 1984, Cancino *et al.* 1987a) y muestran el punto de compensación fotosintético a intensidades luminosas más altas (Wing & Clendenning 1971). También se han documentado efectos indirectos de los epibiontes como la pérdida parcial o total de las frondas debido a la fragilidad o al peso que adquieren las plantas con epibiontes (Dixon *et al.* 1981, D'Antonio 1985). Todo esto ha llevado a sugerir que la presencia de los epibiontes alteraría el crecimiento del hospedero (Woolacott & North 1971, D'Antonio 1985, Cancino *et al.* 1987a).

Los briozoos del género *Membranipora* son epibiontes comunes de macroalgas (Moyano 1966). En Chile central es frecuente encontrar colonias de *M. tuberculata* (Bosc) incrustando los talos del alga roja *Gelidium rex* (Santelices & Abbott). Según Cancino *et al.* 1987b, las colonias de *M. tuberculata* reducen en un 56% la densidad del flujo de fotones que recibe el basibionte, disminuyendo significativamente la tasa fotosintética de *G. rex*; pero, sin embargo, estos autores no logran demostrar un efecto significativo de los briozoos incrustantes en la tasa de crecimiento neto del alga. Existen a lo menos dos posibles explicaciones para esta ausencia neta en el crecimiento. Por una parte podría deberse a la capacidad que tienen las plantas para compensar pigmentos en respuesta al flujo fotónico, y por otra a que la producción de biomasa se realiza principalmente fuera de la región incrustada. Efectivamente la zona meristemática principal de *G. rex* se ubica en los ápices de los talos (Santelices

& Abbott 1985) y los briozoos se ubican en la zona basal (Cancino *et al.* 1987b).

Por antecedentes bibliográficos se sabe que frente a cambios en el flujo fotónico y en la composición espectral de la luz, las macroalgas responden, alterando la concentración de los distintos tipos de pigmentos fotosintetizadores (Ramus 1976a y b). Sin embargo, a la fecha no hay ningún estudio del efecto que tienen los epibiontes en la cantidad y proporción de diferentes pigmentos fotosintetizadores de basibiontes. El presente estudio evalúa los efectos del briozoo *M. tuberculata* sobre la concentración de pigmentos fotosintetizadores como ficobilinas, clorofila *a* y carotenos totales. También se cuantifica si el briozoo altera la capacidad del talo de responder ante las variaciones de la densidad del flujo fotónico en la región incrustada.

MATERIALES Y METODOS

Las plantas de *G. rex* con y sin briozoos fueron recolectadas en Pelancura, ubicada a 5 km al norte del puerto de San Antonio (33°32'S; 71°38'W), Chile central, durante los meses de invierno (junio-agosto 1989). Estas fueron transportadas a Santiago, en un recipiente térmicamente aislado y en oscuridad. Se tomó una muestra de plantas, de la cual se eligieron talos en forma aleatoria para las determinaciones de concentración de pigmentos fotosintetizadores, dentro de las 24 horas de su recolección en el terreno. Estos resultados indicaron la cantidad de pigmentos presentes en plantas sometidas a irradiancia y fotoperíodo *in situ*.

Con la finalidad de estudiar el efecto de la densidad de flujo fotónico sobre la concentración de pigmentos se analizaron clorofila *a* (Cl *a*), carotenos totales y ficoeritrina en talos de plantas con y sin briozoos, después de una incubación bajo condiciones controladas de luz por 3 y 7 días a 14°C. Esto permitió conocer el tiempo de observación necesario para detectar cambios significativos en la concentración de

pigmentos del basibionte. Las muestras fueron iluminadas con tubos fluorescentes de 40 W día⁻¹ con fotoperíodo 12:12 y a 14°C. Las intensidades de luz experimentales fueron 6,8 y 18,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, medido con un sensor *LiCor* (coseno) en el rango fotosintéticamente activo (400-700 nm).

Para analizar el efecto de los briozoos en la capacidad del basibionte para compensar pigmentos se realizó un experimento en terreno en que plantas con y sin briozoos fueron mantenidas por 7 días en cajas de cultivo, cubiertas con mallas sombreadoras que le disminuían un 50% de la irradiación total incidente, simulando la interferencia de luz causada por las frondas de *Lessonia* (evaluada en distintas épocas del año). Las plantas se dispusieron en 3 cajas con los siguientes tratamientos dispuestos al azar: (1) plantas con briozoos, (2) plantas sin briozoos, (3) plantas sin briozoos cuyos talos fueron recubiertos con una película inerte (manguera de silicona de 4 mm de diámetro), que, de acuerdo a determinaciones previas, interfería en la intensidad luminosa en forma similar a los briozoos, pero no impedía la libre difusión de nutrientes entre el talo y el medio circundante, (4) plantas con epibiontes de las que se removieron los briozoos al inicio del experimento y (5) plantas sin briozoos cuyos talos fueron cubiertos con una película translúcida (película Agfa); este tratamiento fue el control. La cuantificación de pigmentos fotosintetizadores de cada caja fue realizada en duplicado para cada tratamiento, utilizando en cada caso cuatro talos de 5 cm de longitud.

Las ficobilinas fueron extraídas triturando $\pm 0,1$ g de peso húmedo en 5 ml de Buffer fosfato (ph 6,8), con un homogenizador de tejido (Potter). El material se centrifugó a 4.500 g por 10 min, el sobrenadante se cuantificó en un espectrofotómetro (Shimadzu UV-150-02), de acuerdo a Kursar y Alberte (1983). Con el precipitado se analizaron los carotenos totales y la Cl *a*. Para esto el material precipitado fue resuspendido en acetona al 80% por 24 horas a 14°C, luego se centrifugó a 4.500 g por 20 min. Con este sobrenadante se determinaron mediante métodos espectrofotométricos las concentraciones

de Cl *a* según la ecuación de Jeffrey y Humphrey (1975) y los carotenos totales según ecuación de Richardson y Thompson (1952). Las concentraciones se expresaron por gramo de peso húmedo (gph). El significado estadístico de los resultados fue evaluado utilizando la prueba t de Student con un nivel de significancia del 5% (Statview 512 + Macintosh).

RESULTADOS

Los talos de *Gelidium rex* recolectados en Pelancura en los meses de invierno (junio-agosto) mostraron que el pigmento fotosintetizador más abundante fue Cl *a*, seguido por carotenos totales (Fig. 1a) y por ficoeritrina, ficocianina y aloficocianina (Fig. 1b). Para todos los pigmentos fotosintetizadores analizados se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en cuanto a sus concentraciones, entre talos con y sin briozoos. La concentración de Cl *a* en talos con epibiontes fue un 23% más alta que en talos sin briozoos (Fig. 1a). Igual tendencia se observó para los pigmentos aloficocianina y ficoeritrina, los que mostraron una concentración de 25% y 26% mayor, respectivamente (Fig. 1b). Las diferencias fueron más acentuadas en el caso de los carotenos totales, pues los talos con briozoos presentaron valores mayores en un 49% respecto a talos sin briozoos (Fig. 1a). Una situación inversa se observó para ficocianina, ya que los talos con briozoos presentaron una concentración 25% menor que los talos sin briozoos (Fig. 1b).

Si se comparan los talos sin briozoos provenientes de irradiación *in situ* (tiempo cero día) con talos sin briozoos que se incubaron en el laboratorio por 3 y 7 días a 6,8 y 18,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se observó que difieren significativamente en la cantidad de Cl *a*, carotenos totales y ficoeritrina. Sin embargo, los talos con briozoos de tiempo cero día sólo mostraron diferencias significativas en la cantidad de ficoeritrina respecto a los talos con briozoos incubados en el laboratorio (Fig. 2a, b, c).

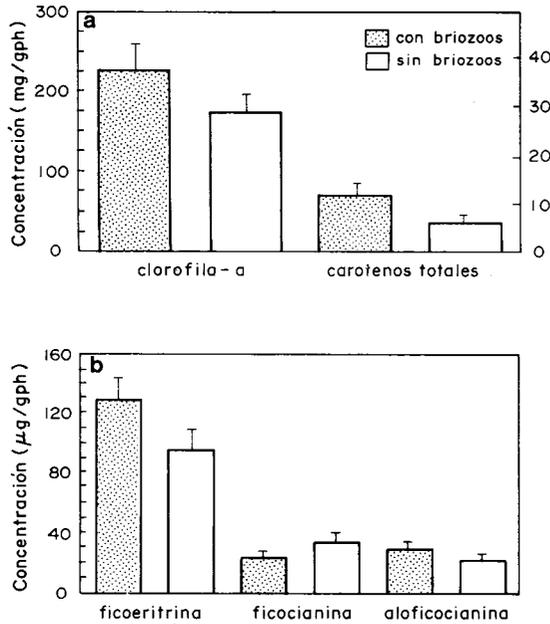


Fig. 1: Concentración de pigmentos en talos de *Gelidium rex* recolectados en Pelancura, Chile central. Las barras representan la concentración promedio (\pm DS) por gramo de peso húmedo en talos con briozoos (barras punteadas) y sin briozoos (barras blancas). a: Clorofila *a* y Carotenos totales. b: Ficobilinas. ($n = 16$ para todas las determinaciones, prueba de *t*, $p < 0,05$ entre tratamientos con y sin briozoos).

Pigments concentration in thalli of *Gelidium rex* collected in Pelancura, Central Chile. Bars represent the average concentration (\pm SD) per gram of thalli, both encrusted (dotted bars) and non-encrusted with bryozoans (open bars). a: Chlorophyll *a* and total Carotenoids. b: Phycobilins. ($n = 16$ for all determination, *t* test, $p < 0.05$ between treatments with encrusted and non encrusted thalli).

El análisis de las proporciones de “pigmentos accesorios vs. *Cl**a*”, entre talos con y sin briozoos, bajo irradiación *in situ*, mostró diferencias significativas ($p = 0,009$) sólo en las proporciones de carotenos totales (Tabla 1). Mantenidos bajo condiciones experimentales a $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 3 días, talos con y sin briozoos, éstos difirieron significativamente sólo en las proporciones de ficobilinas; en cambio, a los 7 días sólo fueron significativamente distintas las proporciones de ficoeritrina (Tabla 1). Mantenidos bajo condiciones experimentales a $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ plantas con y sin epibiontes, éstos presentaron diferencias significativas ($p = 0,014$) en

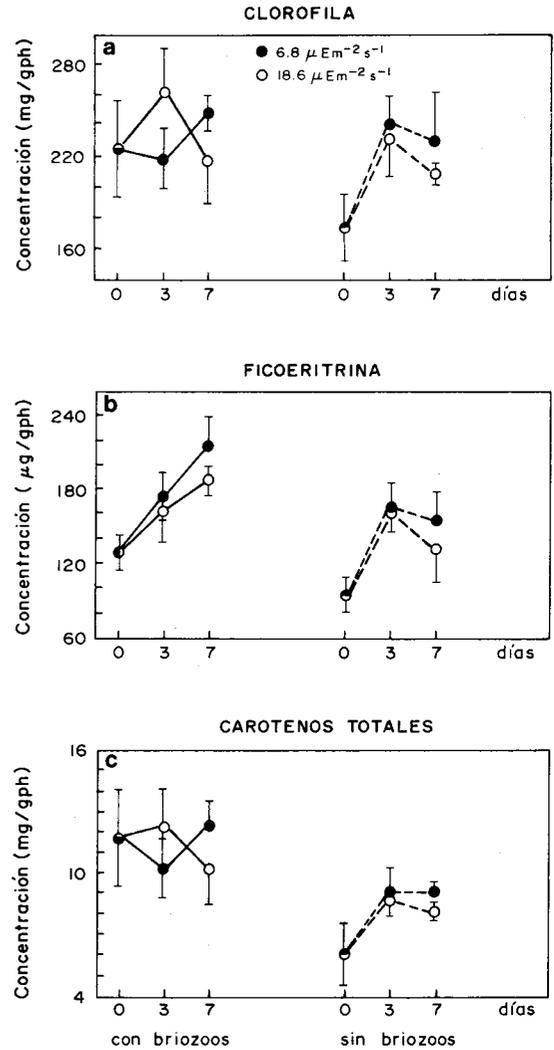


Fig. 2: Concentración de pigmentos en talos de *Gelidium rex* en función del tiempo de mantención en el laboratorio desde su recolección en terreno (0 día) hasta los 7 días. Los puntos representan la concentración promedio (\pm DS) en talos con briozoos (líneas continuas) y sin briozoos (líneas cortadas) mantenidos a dos densidades de flujo fotónico, $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (puntos negros) y $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (puntos abiertos). a: Clorofila *a*. b: Ficoeritrina. c: Carotenos totales. $n = 16$ para cada determinación de pigmentos. Los valores de significancia de las diferencias observadas se dan en la Tabla 1.

Pigment concentration in thalli of *Gelidium rex* as a function of time in the laboratory, up to seven days of collection. Dots represent the average (\pm DS) in encrusted thalli (continuous lines) and non encrusted thalli (dashed lines), kept at two light intensities, $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (filled dots) and $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (open dots). a: Chlorophyll *a*. b: Phycoerythrin. c: Total Carotenoids. $n = 16$ for each determination of pigments. The significance of differences are in the Table 1.

TABLA 1

Proporción de pigmentos fotosintéticos de *Gelidium rex* con y sin briozoos en condiciones iniciales (tiempo 0) y a dos intensidades de luz (I) en condiciones de laboratorio. Los valores dados corresponden a la media \pm DS. (n = 10. La probabilidad corresponde a un test t de Student)

Proportion of photosynthetic pigments in *Gelidium rex* with and without bryozoans at initial condition (time 0) and at two different light intensities (I) in the laboratory. Data correspond to mean values \pm SD. (n = 10. The probability correspond to a t test Student).

I ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		6,8	18,6	6,8	18,6
Tiempo (días)	0	3		7	
Pigmento/Cl a					
Ficoeritrina/Cl a (1×10^{-4})					
Con briozoos	5,4 \pm 0,7	6,4 \pm 6,8	5,3 \pm 0,6	8,9 \pm 1,2	8,6 \pm 0,9
Sin briozoos	5,1 \pm 2,3	7,1 \pm 1,2	7,6 \pm 0,4	7,2 \pm 1,0	5,7 \pm 1,3
probabilidad	NS	NS	0,002	0,04	0,0015
Ficobilinas/Cl a (1×10^{-4})					
Con briozoos	8,1 \pm 1,0	8,8 \pm 0,9	8,8 \pm 0,4	13,4 \pm 1,5	13,1 \pm 1,0
Sin briozoos	8,6 \pm 0,7	11,3 \pm 1,5	11,3 \pm 1,5	11,9 \pm 1,4	9,1 \pm 1,4
probabilidad	NS	0,014	0,014	NS	0,001
Carotenos totales/Cl a (1×10^{-2})					
Con briozoos	5 \pm 0,001	4 \pm 0,002	4 \pm 0,002	4 \pm 0,005	5 \pm 0,003
Sin briozoos	3 \pm 0,006	3 \pm 0,001	3 \pm 0,001	4 \pm 0,001	3 \pm 0,005
probabilidad	0,009	NS	0,006	NS	0,001

todas las proporciones de pigmentos analizadas (ficoeritrina, ficobilinas y carotenos totales), tanto a los 3 días como a los 7 días (Tabla 1). En condiciones *in situ* los epibiontes inducirían a compensar mayor cantidad de carotenos totales que Cl a. Pero en condiciones de laboratorio se requerirían irradiaciones mayores a $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para incrementar la cantidad de carotenos.

La Tabla 2 muestra las tasas de incremento diario divididas por la densidad de flujo fotónico en condiciones de laboratorio. Para Cl a, la tasa significativamente más alta ($p = 0,05$) fue observada entre 0 y 3 días en talos sin briozoos a $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para ficoeritrina, la tasa de incremento diario varió de acuerdo con el tiempo de incubación, excepto entre 3 y 7 días a $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en que no se encontraron diferencias significativas entre talos con y sin epibiontes. Las diferencias significativas fueron observadas entre 0 y 3 días en que los talos sin briozoos presentaron mayor tasa de incremento diario

($p = 0,015$), que talos con briozoos a $6,8$ y $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pero entre 3 y 7 días de incubación a $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ la situación se invierte, y los talos con briozoos presentaron una tasa significativamente mayor ($p = 0,001$). Los carotenos totales presentaron tasas significativamente distintas ($p = 0,034$) entre los talos con y sin briozoos, tanto entre 0 y 3 días como entre 3 y 7 días a $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Es más, después de 3 días de incubación los talos sin briozoos presentaron una disminución en la tasa de incremento diario (Tabla 2). En general los talos sin briozoos presentaron una mayor tasa inicial de incremento diario en la concentración de pigmentos que los talos con briozoos, especialmente a la menor irradiación estudiada (Tabla 2).

La capacidad de los basibiontes para compensar pigmentos se manifestó también en las manipulaciones experimentales realizadas en terreno. Se observó que las plantas de las cuales se removieron los

TABLA 2

Tasa de incremento diario de pigmentos fotosintéticos en *Gelidium rex* con y sin briozoos a dos intensidades de luz en condiciones de laboratorio. Los valores dados corresponden a la media (\pm DS, n = 10. La probabilidad corresponde a un t de Student)

Daily photosynthetic pigment rate in *Gelidium rex* with and without bryozoans at two different light intensities in the laboratory. Data correspond to mean values (\pm SD, n = 10. The probability correspond to a t test Student)

Tiempo (días)	3		7	
I ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	6,8	18,6	6,8	18,6
Pigmento				
Clorofila a (mg/gph) d ⁻¹				
Con briozoos	1,4 \pm 0,4	0,8 \pm 0,007	0,8 \pm 0,2	0,06 \pm 0,04
Sin briozoos	3,8 \pm 1,4	1,0 \pm 0,4	0,8 \pm 0,4	0,25 \pm 0,012
probabilidad	0,04	NS	NS	0,05
Ficoeritrina ($\mu\text{g/gph}$) d ⁻¹				
Con briozoos	2,6 \pm 0,2	0,3 \pm 0,03	1,7 \pm 0,8	1,3 \pm 0,4
Sin briozoos	3,7 \pm 0,8	1,3 \pm 0,24	1,4 \pm 0,3	0,3 \pm 0,09
probabilidad	0,015	0,003	NS	0,001
Carotenos totales (mg/gph) d ⁻¹				
Con briozoos	- 0,02 \pm 0,01	0,02 \pm 0,002	0,04 \pm 0,003	0,01 \pm 0,007
Sin briozoos	0,17 \pm 0,02	0,1 \pm 0,09	0,08 \pm 0,005	0,02 \pm 0,01
probabilidad	0,000	NS	0,034	NS

briozoos al inicio del experimento disminuyeron significativamente su concentración de pigmentos, no distinguiéndose de los talos sin briozoos al término de este experimento (Fig. 3a, b, c). Los talos con briozoos, que contenían inicialmente un promedio de 243,5 \pm 29 mg Cl a/gph, 163,4 \pm 6 μg ficoeritrina/gph y 17,84 \pm 3,4 mg carotenos totales/gph, presentaron al cabo de 7 días 188,11 \pm 22 mg Cl a/gph, 138,67 \pm 20,1 μg ficoeritrina/gph y 12,6 \pm 1,3 mg carotenos totales/gph. En el caso de los talos con falsos briozoos, éstos aumentaron significativamente su concentración de pigmentos alcanzando valores similares a los de los talos con briozoos. Al comenzar el experimento contenían 180 \pm 29 mg Cl a/gph, 152,7 \pm 15 μg ficoeritrina/gph y 8,5 \pm 0,86 mg carotenos totales/gph y después de 7 días las concentraciones de pigmentos fueron de 253,9 \pm 31 mg Cl a/gph, 183,9 \pm 24 μg ficoeritrina/gph y 20,3 \pm 2,5 mg carotenos totales/gph. Esto demuestra que los basibiontes son capaces de revertir la concentración de pigmentos en ambos senti-

dos. Cabe destacar que los talos con briozoos y falsos briozoos presentaron al final del experimento valores significativamente mayores de pigmentos que la que presentaban talos con briozoos al inicio del experimento.

DISCUSION

El presente estudio ha demostrado que el briozoo epibionte *Membranipora tuberculata* tiene consecuencias en los talos de *G. rex*. Estos muestran un incremento significativo en la concentración de pigmentos fotosintetizadores (ficobilinas, Cl a y carotenos totales). Esto concuerda con lo señalado por Ramus (1976a, 1981) en relación a que las plantas responden a la interferencia de la luz, compensando pigmentos; sin embargo, la concentración de ficocianina fue mayor en las plantas sin epibiontes, pero *G. rex* pertenece al grupo de las rodofitas donde el principal pigmento ficobilínico que aporta energía es ficoeritrina. El espectro de absorción de las ficobilinas

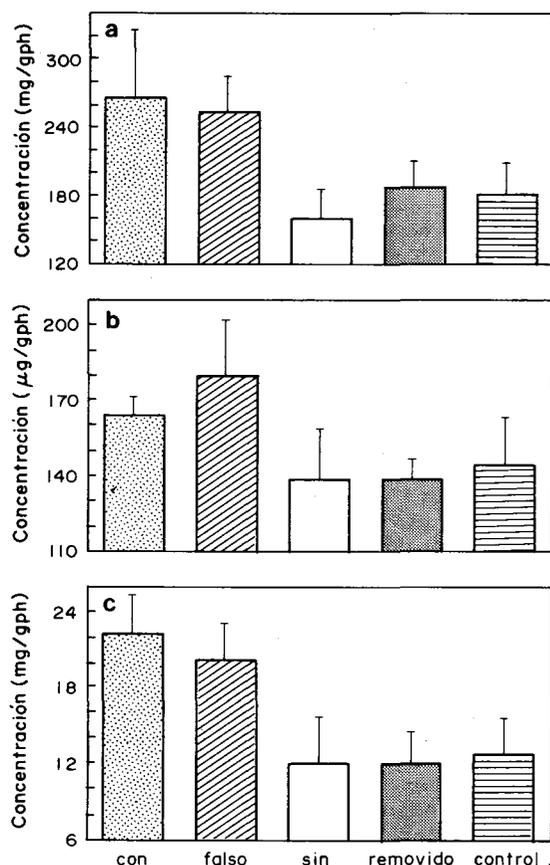


Fig. 3: Concentraciones promedio (\pm DS) de pigmentos en talos de *Gelidium rex* con briozoos (barras punteado grueso), talos con briozoos falsos (barras con líneas oblicuas), talos sin briozoos (barras blancas), talos con briozoos removidos (barras punteado fino) y en el control (barras con líneas horizontales), luego que las plantas fueron mantenidas por siete días en terreno. a: Clorofila *a*. b: Ficoeritrina. c: Carotenos totales. (n = 16 para todas las determinaciones. La significancia entre los tratamientos se determinó con una prueba de t, $p < 0,05$).

Mean concentration (\pm SD) of pigments in thalli of *Gelidium rex* with bryozoans (gross dotted bars), fake bryozoans (bars with oblique lines), without bryozoans (open bars), removed bryozoans (thin dotted bars) and control treatment (bars with horizontal lines) maintained for seven days *in situ*. a: Chlorophyll *a*. b: Phycoerythrin. c: Total Carotenoids. (n = 16 for all determinations. Significance between treatments (t test) was $p < 0.05$).

de *G. rex* fue similar al de *Delesseria*; en esta última planta también la ficoeritrina es el pigmento ficobilínico más abundante (Dring 1982).

Las proporciones de “pigmentos accesorios vs Cl *a*” de talos con y sin briozoos,

sometidos a irradiación *in situ*, no cambian significativamente, en el caso de ficoeritrina o ficobilina en general. Según Ramus (1976a) es esperable que la proporción de “ficoeritrina y ficocianina vs Cl *a*” varíen muy poco para las algas intermareales en condiciones *in situ*, dado que la intensidad luminosa varía ampliamente en cortos lapsos de tiempo. Sin embargo, la proporción “carotenos totales vs Cl *a*” fue significativamente mayor en los talos con briozoos que en los talos sin briozoos. Esto podría ser un efecto compensatorio provocado por la interferencia de los epibiontes, los que actúan como filtro preferentemente en la región del azul (Cancino *et al.* 1987b), que es el rango de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), donde absorben los carotenos. Sin embargo, este cambio en la distribución espectral causado por los briozoos no indujo cambios en la calidad de los pigmentos fotosintetizadores.

Al estudiar los cambios en la concentración de pigmentos fotosintetizadores en el laboratorio por 3 y 7 días con respecto a condiciones *in situ*, las plantas sin briozoos respondieron en forma diferente de las plantas con briozoos. En el laboratorio las plantas sin epibiontes sintetizaron significativamente más pigmentos fotosintetizadores que plantas sin briozoos *in situ*, pero las plantas con briozoos mantenidas en iguales condiciones que las plantas sin epibiontes sólo mostraron significativamente mayor cantidad de ficoeritrina que plantas con briozoos *in situ* (Fig. 2a, b, c). Una de las posibles explicaciones para estos resultados es que los basibiontes habrían sido afectados por la composición espectral de los tubos fluorescentes y por los epibiontes. La fuente de luz utilizada en el laboratorio tiene porcentajes menores de azul y de rojo que lo encontrado en condiciones naturales; además la colonia de briozoos interfiere en la región del azul. Existe entonces para los talos con briozoos una mayor proporción de luz verde disponible, la que corresponde al intervalo de absorción de la ficoeritrina (545 nm).

Al analizar los cambios en términos de proporción de “pigmentos accesorios vs

Cl *a*'' de plantas incubadas en el laboratorio se observó que en general los cambios significativos en dichas proporciones fueron a $18,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y no a menor irradiación. En condiciones *in situ* las diferencias significativas entre talos con y sin epibiontes se observaron sólo en la proporción de "carotenos totales vs Cl *a*". La alteración en la distribución espectral causada por los briozoos sería la responsable de inducir los cambios en la concentración de carotenos totales, ya que al remover los briozoos la concentración disminuye a niveles similares a los encontrados en plantas sin briozoos (Fig. 3).

En condiciones de laboratorio las mayores tasas de incremento diario en la concentración de pigmentos se produjeron a la menor irradiación utilizada ($6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); sin embargo, estas tasas fueron menores para los talos con epibiontes (Tabla 2). Esto podría deberse a que estos talos estaban aclimatados a irradiaciones menores que los talos sin briozoos. En este estudio se determinó que el sombreado por frondas de *Lessonia nigrescens* (Bory) puede disminuir hasta en un 60% la irradiación incidente total *in situ* y adicionalmente los briozoos le reducen al talo hasta en un 56% la irradiación incidente total (Cancino *et al.* 1987b).

La capacidad de los talos para responder a los cambios de irradiación no es afectada por la presencia de los epibiontes. A los 7 días los talos cuyos briozoos fueron removidos no difieren en concentración de pigmentos de los talos sin briozoos, y en promedio ambos tratamientos presentaron diferencias significativas respecto a talos con briozoos mantenidos en iguales condiciones. Esto indica que la capacidad para compensar pigmentos es dinámica y que el epibionte *M. tuberculata* no altera la fisiología del basibionte *G. rex* en cuanto a su capacidad biosintética de pigmentos.

Los niveles de pigmentos fotosintéticos varían, optimizando la capacidad fotosintética, y esto tiene incidencia en los requerimientos energéticos para el crecimiento de la planta (Ramus 1981, Lapointe 1984). Los talos con briozoos presentaron en los meses de invierno mayor concentra-

ción de pigmentos que los talos sin briozoos; esto podría incidir en el incremento en biomasa de la planta.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a los Proyectos DTI (Nº 2449) U. de Chile, Fondecyt Nº 0854-89 e IFS A/758-2. Se agradece a Sergio Cabrera por la sugerencias al manuscrito, a Lorena Soto por su ayuda en el análisis de las muestras y a Bernardino Quinchalef por su colaboración en el terreno.

LITERATURA CITADA

- CANCINO JM (1986) Marine macroalgae as a substratum for sessile invertebrates. A study of *Celleporella hyalina* (Bryozoa) on fronds of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). Monografías Biológicas 4: 279-308.
- CANCINO JM, M MUÑOZ & MC ORELLANA (1987a) Effects of the epifauna on algae growth and quality of the gel produced by *Gracilaria verrucosa* (Hudson). Papenfuss. Hydrobiologia 151: 105-112.
- CANCINO JM, J MUÑOZ, M MUÑOZ & MC ORELLANA (1987b) Effects of the bryozoan *Membranipora tuberculata* (Bosc) on the photosynthesis and growth of *Gelidium rex* Santelices & Abbott. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 113: 105-112.
- D'ANTONIO C (1985) Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: Negative effects on the host and food for herbivores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 86: 197-218.
- DIXON J, SC SCHROETER & J KASTENDIEK (1981) Effects of the encrusting Bryozoan, *Membranipora membranacea* on the loss of blades and fronds by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales). Journal of Phycology 3: 103-108.
- DRING, MJ (1982) The Biology of Marine Plants. Edward Arnold, London. 199.
- JEFFREY SW & GF HUMPHREY (1975) New spectrophotometric equation for determining chlorophylls a, b and c, in higher plants, algae and natural phytoplankton. Biochemie und Physiologie der Pflanzen 167: 191-194.
- KURSAR TA & RS ALBERTE (1983) Photosynthetic unit organization in a red alga. Relationships between light-harvesting pigments and reaction centers. Plant Physiology 72: 409-414.
- LAPOINTE BE & CS DUKE (1984) Biochemical strategies for growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta) in relation to light intensity and nitrogen availability. Journal of Phycology 20: 488-495.
- MOYANO HI (1966) Las especies chilenas del género *Membranipora* (Bryozoa, Cheilostomata, Anasca). Gayana 13: 1-19.
- OSWALD RC, N TELFORD, R SEED & CM HAPPEY-WOOD (1984) The effect of encrusting bryozoans on the photosynthetic activity of *Fucus serratus* L. Estuarine Coastal and Shelf Science 9: 697-702.
- RAMUS J & KL HOWARD (1976a) Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as

- a function on a water depth. *Marine Biology* 37: 223-229.
- RAMUS J, SI BEALE & D MAUZERALL (1976b) Correlation of changes in pigments content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology* 37: 231-238.
- RAMUS J (1981) The capture and transduction of light energy. In, *The Biology of Seaweeds*, edited by C.S. Lobban & M.J. Wynne, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 458-492.
- RICHARDSON TA & TG THOMPSON (1952) The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *Journal of Marine Research* 11: 156-172.
- SANTELICES B & I ABBOTT (1985) *Gelidium rex* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from Central Chile. In, *Taxonomy of Economic Seaweeds*, I.A. Abbott & J.N. Novies, California Sea Grant College Program, University of California, La Jolla. 33-36.
- SEED R & RJ O'CONNOR (1981) Community organization in marine algae epifaunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 49-74.
- WING BL & KA CLENNING (1971) Kelps surfaces and associated invertebrates. In: North W.J. (ed.) *The Biology of Giant Kelp Beds (Macrocystis) in California*: 319-341. Nova Hedwigia.
- WOOLACOTT RM & WJ NORTH (1971) Bryozoans of California and northern Mexico kelp beds. In: North W.J. (ed.) *The Biology of Giant Kelp Beds (Macrocystis) in California*.