

Tamaño corporal y hábitat del nape *Callinassa garthi* Retamal, 1975 (Crustacea: Thalassinidea) como factores que afectan la distribución y abundancia del copépodo ectosimbionte *Clausidium* sp. (Cyclopoida)

Host body size and habitat as factors affecting the distribution and abundance of the copepod *Clausidium* sp. (Cyclopoida), ectosymbiont of the ghost shrimp *Callinassa garthi* Retamal, 1975 (Crustacea: Thalassinidea)

SANDRA L. MARIN Y MARIO GEORGE-NASCIMENTO

Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Sma. Concepción, Casilla 127, Talcahuano, Chile

RESUMEN

Se analiza la importancia del tamaño corporal y del hábitat del nape, *Callinassa garthi*, como factores propios del hospedador que podrían afectar la distribución, abundancia y variación de los componentes reproductivos de la adecuación biológica del copépodo ectosimbionte, *Clausidium* sp. Para esto se recolectaron napes en dos hábitat y se los comparó en la distribución de los copépodos, abundancia, número, proporción y fecundidad de hembras ovígeras simbioses por hospedador. En forma experimental se realizaron estimaciones de la capacidad de carga de copépodos y la tasa de colonización de éstos. Se observa que los copépodos se distribuyen agregadamente y que la talla corporal del hospedador es el principal factor que determina la abundancia de copépodos por nape. La importancia del hábitat del hospedador sobre las variaciones de la abundancia de simbioses es indirecta, ya que hay diferencia en el tamaño corporal de los hospedadores según hábitat. La competencia intraespecífica entre los copépodos sería poco importante en determinar el tamaño de sus infrapoblaciones debido a la baja intensidad de la densodependencia de la fecundidad de los ectosimbioses. Se discute si la abundancia en estas infrapoblaciones está limitada por el reclutamiento.

Palabras claves: Abundancia infrapoblacional, tamaño corporal del hospedador, densodependencia, colonización

ABSTRACT

This study analyzes the importance of body size and habitat of the ghost shrimp *Callinassa garthi*, as host factors affecting the patterns of distribution, abundance and fecundity of the ectosymbiont copepod *Clausidium* sp. Ghost shrimps from two different habitats were collected and compared in the copepod abundance, fecundity, and number of ovigerous and mature females per host. Experimental estimates of the carrying capacity and colonization rates of copepods were also carried out. Results revealed that the aggregated distribution of copepods among hosts and the host body size were the principal factors determining infrapopulation size. Host habitat indirectly influenced the size of copepod infrapopulations through changes in the body size structure of the ghost shrimp population. Intraspecific competition among copepods seems to play a minor role in regulating infrapopulation size, as indicated by the low intensity of the density dependence of copepod fecundity. We discuss the possibility that the size of copepod infrapopulations is limited by recruitment.

Key words: Infrapopulation size, host body size, density-dependence, colonization.

INTRODUCCION

En estudios de la ecología de poblaciones es importante identificar los procesos que determinan o regulan la abundancia poblacional. Sin embargo, la mayoría han sido realizados en poblaciones cerradas o supuestamente cerradas, donde los procesos densodependientes como la competencia intraespecífica podrían regular el tamaño poblacional

(Hughes 1990). Sólo recientemente se ha comenzado a indagar acerca de los factores que podrían explicar las variaciones de la abundancia en sistemas poblacionales abiertos, compuestos por subpoblaciones que se interrelacionan a través de la dispersión de las larvas (Vance 1980, Roughgarden *et al.* 1988, Ebenhard 1991, Hanski & Gilpin 1991, Hanski 1991, Verboom & Lankester 1991).

Las infrapoblaciones del copépodo *Clausidium* sp. Haddon 1912 están constituidas por los individuos simbioses presentes en un individuo hospedador al momento del muestreo (Margolis *et al.* 1982). Estas constituyen una interesante y ventajosa unidad de estudio para la búsqueda de patrones de distribución y abundancia de las poblaciones, y de los procesos que los determinan. Por ejemplo, la clara delimitación física del hábitat o la unidad poblacional de ectosimbioses, el individuo hospedador, permitiría identificar variables potencialmente relevantes para explicar las variaciones de su abundancia infrapoblacional. Entre éstas se cuentan el tipo de hábitat, sexo y tamaño corporal del hospedador. En general, los estudios recientes sobre la dinámica infrapoblacional en otras asociaciones simbióticas confirman estas ventajas (Gleason 1987, Bell 1988, Underwood & Versteegen 1988, Stebbins 1989, Gannon 1990).

El objeto de este estudio lo constituyen las infrapoblaciones del copépodo ectosimbiote *Clausidium* sp. que ocupa la caparazón de su hospedador, el nape o camarón fantasma *Callinassa garthi* Retamal, 1975. Los integrantes de esta asociación simbiótica se encuentran ampliamente distribuidos, ya que existen registros de especies congénicas de ambos taxa en diversas localidades geográficas (Ricketts & Calvin 1968, Allen 1969, Light 1975, Ross 1983). Las especies del género *Callinassa* habitan la zona inter y submareal de playas y esteros, en madrigueras que construyen con sus pereiópodos especializados. Los copépodos ectosimbioses viven y se movilizan sobre la superficie corporal del hospedador, y se alimentan de la materia orgánica, detritus y microalgas que se depositan sobre su caparazón. La biología básica de *Clausidium* sp., aunque se desconoce, puede ser deducida a partir de la de otros copépodos confamiliares. El desarrollo ontogenético de estos copépodos incluye un estado de larva nauplius que emerge de la eclosión de los huevos, al que prosigue un copepodito de vida libre, y luego el adulto, que en este caso es un ectocomensal. Por lo tanto, las infrapoblaciones del copépodo *Clausidium* sp. se consideran sistemas poblacionales abiertos, en los cuales los estados de vida libre colonizan nuevos hospedadores.

Existen antecedentes que permiten suponer que tanto el hábitat como el tamaño corporal

del nape serían factores relevantes para explicar las variaciones de la abundancia de las infrapoblaciones de *Clausidium* sp. (Vera 1986¹). Sin embargo, en las relaciones simbióticas no siempre la talla corporal de los hospedadores determina la variación de la abundancia de los simbioses (Bell 1988, Stebbins 1989, Downes 1991). Por otra parte, observaciones preliminares indican que interacciones interespecíficas como la competencia y/o depredación son improbables entre estos simbioses y otras especies, puesto que son los únicos presentes en la caparazón del hospedador. En consecuencia, la competencia intraespecífica podría ser la causa biótica más importante en determinar las variaciones de la abundancia infrapoblacional, particularmente cuando un organismo en el cual los recursos son potencialmente limitantes, es hábitat de otro (Bell 1988).

Para aproximarse a develar la importancia que podrían tener diversos factores del hospedador en determinar o regular la abundancia de los simbioses ectocomensales del nape, en este estudio, i) se evalúa inferencialmente la importancia del tamaño corporal y los distintos hábitat ocupados por el hospedador como determinantes de patrones de distribución, abundancia infrapoblacional y abundancia de los distintos estados de desarrollo reproductivo de los ectosimbioses, ii) se evalúa experimentalmente la existencia de una capacidad de carga para la abundancia infrapoblacional de los simbioses, definiéndola como la máxima abundancia de simbioses sustentable por un individuo hospedador de tamaño corporal determinado, y iii) se busca evidencias de competencia intraespecífica evaluando si existe densodependencia, ya sea en la abundancia y proporción de los distintos estados reproductivos, como en la fecundidad de los copépodos hembra de cada infrapoblación.

MATERIAL Y METODOS

Origen de los datos

Los muestreos fueron realizados en la localidad de Lengua, Bahía San Vicente, Octava Re-

¹ VERA A (1986) Estudio estacional de las poblaciones de copépodos comensales del nape, *Callinassa garthi*, Retamal, 1975, en ambiente estuarino. Seminario para optar al título de profesora de Ciencias Naturales y Biología. Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Regional Talcahuano, 47 pp.

gión, Chile (36°45'S; 73°10'W), entre septiembre y noviembre de 1989. Se recolectaron 85 individuos hospedadores, de los cuales 46 provienen de la playa (mar) y 39 del estero. Los hospedadores fueron capturados con una bomba extractora, e inmediatamente introducidos en una bolsa de nailon con formalina al 10% para su fijación.

En el laboratorio se registró el tamaño corporal y tipo de hábitat ocupado por el hospedador, así como el tamaño de las infrapoblaciones de los simbioses, el número y proporción de hembras por estado de desarrollo reproductivo y la fecundidad promedio de hembras de cada infrapoblación.

El tamaño corporal de cada nape fue estimado midiendo su longitud céfalo-torácica (LCT) con un vernier de 0,1 mm de precisión, y su superficie se estimó como LCT. La abundancia de copépodos por hospedador se obtuvo por censo de cada infrapoblación, trasladándolos a una cápsula de Petri cuadrada y contándolos bajo un microscopio estereoscópico.

Los copépodos hembra fueron categorizados en dos estados de desarrollo reproductivo, según la presencia y el estado de desarrollo de los huevos en los sacos ovígeros. Se consideró como hembras ovígeras a aquellas que presentaban al menos un saco ovígero y como hembras no ovígeras a aquellas que no los tenían. Las hembras ovígeras, a su vez, fueron consideradas inmaduras cuando los huevos no eran individualizables, y maduras cuando sí lo eran. Luego se calculó la proporción de hembras ovígeras con respecto a las hembras totales presentes en cada individuo hospedador, y la proporción de hembras maduras con respecto al número de hembras ovígeras en cada hospedador.

La fecundidad fue evaluada en todas las hembras maduras encontradas en napes que tenían a lo menos 50 hembras maduras, y en el 50% de las hembras cuando su número total excedía un valor de 50. Para cada hembra madura se contó el número de huevos en uno de los sacos ovígeros y se multiplicó por 2, debido a que estimaciones preliminares no indicaron diferencias significativas entre el número de huevos de ambos sacos (Prueba "t" de Student para la comparación de promedios; mar: $n = 37$, $p = 0,76$; estero: $n = 37$; $p = 0,62$).

La existencia de una capacidad de carga de copépodos en los hospedadores se evaluó por experimentos de colonización. En experimentos de laboratorio se usaron napes en una clase de tamaño corporal de 10,0 a 12,0 mm LCT, a los que se les sacaron todos los copépodos que portaban al momento de su recolección. Esta clase de tamaño fue elegida debido a que se supuso que en hospedadores relativamente pequeños la saturación de copépodos se observaría en intervalos de tiempo más cortos que en napes de mayor tamaño corporal. No se realizaron experimentos de mayor tiempo de exposición porque tanto los copépodos como los napes no permanecían en buen estado en las condiciones de laboratorio.

En el laboratorio los napes sin copépodos fueron sometidos a 7 tratamientos distintos, cada uno con 3 réplicas. Sólo un tratamiento no contó con réplicas, y fue el de más larga duración (14 h). Los tratamientos consistían en la exposición de los napes, por lapsos de 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 14 horas, en recipientes de 16 x 11 x 6 cm, a abundancias de copépodos que variaron entre 212 y 760. Terminado un intervalo de tiempo, cada nape junto a los copépodos que lo habían colonizado fueron fijados con formalina al 10% y contados al igual que los copépodos que quedaron en el recipiente sin colonizar a los napes. La suma de las dos cantidades permitió conocer el número total de copépodos agregados inicialmente. Se calculó la tasa de colonización como la división entre el número de copépodos que colonizaron al nape, después de cada intervalo, y el tiempo de exposición.

Los experimentos de terreno, además de evaluar la existencia de capacidad de carga de copépodos, tenían por objetivo evaluar si ésta era significativamente diferente entre napes de distinto tamaño corporal. Para esto se recolectaron 18 napes desde la playa de Lenga, y sus tamaños corporales se dividieron en 3 intervalos de LCT (6 napes por cada intervalo): (1) de 9,6 a 12 mm, (2) de 12,4 a 15,7 mm y (3) de 17 a 18,3 mm. Para estos experimentos se adaptaron, al estilo de jaulas, botellas plásticas de 25 x 9 x 8 cm, abriendo un extremo y perforando su superficie a intervalos regulares. A cada nape se le sacaron todos los copépodos que traían al momento de recolectarlos, para ser introducidos en las jaulas. Luego, el extremo abierto de la botella se selló con una

mallas cuya luz permitiera el paso de los copépodos y se enterraron en la misma zona del intermareal de la cual habían sido recolectados, a una profundidad entre 50 y 80 cm. Los tratamientos consistían en dejar a los napes enterrados y dentro de las jaulas por lapsos de 1 a 6 días, para seguir la colonización de los copépodos en el tiempo. Terminado cada día se recolectaron tres jaulas, una por cada rango de tamaño corporal de los napes. Se extrajo cada nape, fijándolo con formalina al 10%, para posteriormente contar en el laboratorio el número de copépodos que los colonizó.

Análisis de los datos

Previo al análisis de los datos se evaluó la desviación a la condición de normalidad de las distribuciones de frecuencia de las variables, usando el estadístico Chi-cuadrado. Este mostró que sólo algunas variables se ajustaban a la condición de normalidad, por lo cual se indagó el efecto de transformar los datos (al rango, al logaritmo en base 10) sobre los resultados de los análisis. Dado que no había variaciones cualitativas en ellos, se usó estadística paramétrica, principalmente porque la expresión numérica de los parámetros estimados es de más fácil interpretación. Para el análisis de los datos se consultó a Sokal & Rohlf (1981) y Zar (1984).

Para evaluar el efecto de la ocupación diferencial del hábitat por el hospedador como determinante de los patrones de distribución y abundancia de los ectocomensales, se evaluó la frecuencia de ocurrencia de napes con y sin copépodos entre hábitat a través de una tabla de contingencia de 2*2. La significancia se evaluó mediante el estadístico Chi-cuadrado, el que también fue utilizado para determinar el tipo de distribución de frecuencia de la abundancia de copépodos por hospedador en los napes de cada hábitat (Poisson, uniforme, o contagiosa, Elliot 1971).

Se utilizaron además las siguientes pruebas estadísticas: i) análisis de la varianza de una vía, para evaluar diferencias en cada una de las variables entre hábitat; ii) análisis de la covarianza, en los casos en que la variable dependiente se correlacionaba significativamente con otra variable continua pero independiente. La variable clasificatoria para estos análisis fue el hábitat del hospedador, iii) aná-

lisis de regresión simple, para evaluar la existencia de una capacidad de carga de los copépodos, la variación de la tasa de colonización de los copépodos en el tiempo, y la densodependencia de las variables del componente reproductivo de las hembras simbiotes, y iv) análisis de regresión cuadrática, para evaluar la densodependencia de la fecundidad promedio de las hembras simbiotes.

RESULTADOS

El tamaño corporal promedio de los hospedadores colectados en el mar era mayor que en los del estero (Tabla 1). Sólo son comunes a ambos hábitat los napes entre 9,2, y 18,8 mm LCT, ya que los mayores a 18,8 mm se encuentran sólo en el mar, y los menores a 9,2 mm sólo en el estero (Fig. 1).

Del total de napes analizados el 80% tenía al menos 1 copépodo; sin embargo, se observó una proporción significativamente mayor de napes con copépodos en el mar ($\chi^2 = 7,89$, g.l. = 1, $p < 0,005$). En el estero un 36% de los napes no tenía copépodos, correspondiendo a los más pequeños muestreados (6,5 mm a 9,8 mm de LCT). En el mar, en cambio, sólo un 7% no portaba copépodos y correspondían a napes de tamaño corporal variable (11,4, 11,9 y 16,6 mm LCT).

La distribución de frecuencias del número de copépodos por individuo hospedador resultó ser agregada en cada hábitat (Mar: $\chi^2 = 6.522,67$, $p < 0,05$; estero: $\chi^2 = 2.559,54$, $p < 0,05$). Los napes con pocos o ningún copépodo eran más frecuentes en el estero.

El tamaño de las infrapoblaciones de copépodos es significativamente mayor en los napes recolectados en el mar (Tabla 1). Sin embargo, el 43,9% de la varianza del tamaño infrapoblacional está explicado por las variaciones en tamaño corporal de los napes de ambos hábitat (Fig. 2). El hábitat del nape no es una variable de importancia significativa para explicar las variaciones del tamaño infrapoblacional, después de corregir por el efecto del tamaño corporal del hospedador ($F_{(1,82)} = 2,63$, $p = 0,1$, Tabla 2).

De las 5 variables utilizadas para estimar el componente reproductivo de la adecuación biológica de los ectocomensales, sólo el número de hembras ovígeras fue significativa-

TABLA 1

Resultados de análisis de la varianza de clasificación única en los que la variable clasificatoria es el hábitat de los hospedadores (estadístico F y probabilidad P), y estadísticos simples (mínimo = Mín., máximo = Máx., promedio aritmético y desviación estándar = d.e.), para las variables analizadas en los hospedadores *C. garthi* (talla corporal en mm), y en los copépodos *Clausidium* sp., recolectados en el hábitat mar (1) y estero (2). n = tamaño muestral.

Results of one-way ANOVAS in which the classificatory variable is the host habitat (F statistic and probability P), and simple statistics (minimum = Min., maximum = Max., arithmetic mean and standard deviation = d.e.), of the variables analyzed in the hosts *C. garthi* (body size as LCT in mm), and in the copepods *Clausidium* sp., collected from sea shore (1) and estuary (2) habitats. n = sample size.

Variable (Hábitat)	Mín.	Máx.	Promedio	d.e.	n	F	p
Talla corporal hospedador (LCT, mm)							
(1)	9,3	21,0	15,22	3,18	46	64,5	0,001
(2)	6,5	17,1	9,71	3,18	39		
Abundancia copépodos (Nº por hospedador)							
(1)	0	498	92,19	128,75	46	8,8	0,004
(2)	0	237	25,94	58,29	39		
Hembras ovígeras (Nº por hospedador)							
(1)	0	136	20,65	32,45	43	4,8	0,03
(2)	0	42	5,84	11,15	25		
Hembras maduras (Nº por hospedador)							
(1)	0	103	18,00	25,57	35	2,3	0,1
(2)	0	22	6,66	8,14	12		
Fecundidad (Nº de huevos por copépodo hembra)							
(1)	37	79	60,03	11,20	31	0,6	0,3
(2)	48	65	57,69	4,10	11		
Proporción de hembras ovígeras (por hospedador)							
(1)	0	0,65	0,29	0,19	43	0,3	0,6
(2)	0	1	0,25	0,34	25		
Proporción de hembras maduras (por hospedador)							
(1)	0	1	0,66	0,25	35	2,3	0,1
(2)	0	1	0,52	0,33	12		

mente distinto entre las categorías de hábitat ocupadas por el hospedador (Tabla 1). Sin embargo, las diferencias significativas entre hábitat, tanto en número y proporción de hembras ovígeras como en el número de hembras maduras, son explicadas por las diferencias de abundancia de copépodos por hospedador entre hábitat (Tabla 2), las que, según se dijo, se deben a su vez a las diferencias en tamaño corporal de los hospedadores de ambos hábitat (Fig. 2).

En el laboratorio, el número de copépodos que coloniza los napes no está significativamente correlacionado con el tiempo de exposición a ellos, al cabo de la primera y hasta la decimocuarta hora de experimentación (Fig.

3B, pendiente no significativamente distinta de cero: $t = -0,2$, $p = 0,75$, $n = 18$). La abundancia de copépodos por nape obtenida en estos experimentos fluctuó entre 51 y 504, y es, en promedio (promedio: 178), trece veces mayor que la que en forma natural tienen los napes de este rango de tamaño corporal (promedio: 13).

La oferta inicial de copépodos explica un 45% de la varianza del número de copépodos totales al final de cada experimento ($p < 0,001$, $n = 18$, Fig. 3C). Sin embargo, la pendiente de esta regresión es significativamente menor que 1 ($t = -3,9$, $p < 0,05$, $n = 18$), mostrando que la magnitud de los incrementos en la oferta de copépodos provoca incrementos de magnitud

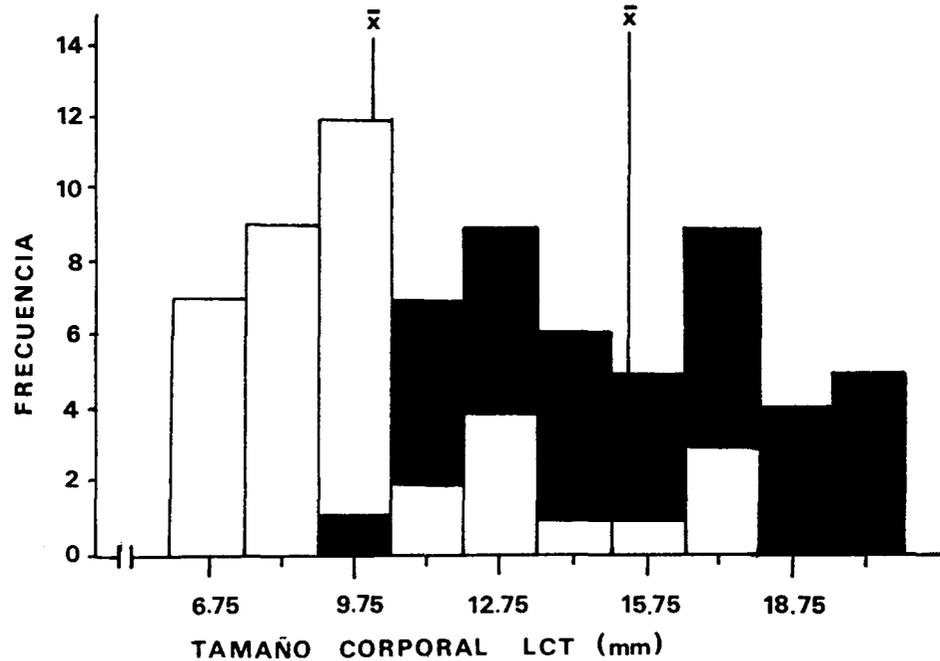


Fig. 1: Distribuciones de frecuencias absolutas del tamaño corporal de los napes muestreados en el hábitat mar (barras oscuras) y estero (barras blancas).

Absolute frequency distributions of ghost shrimp body size at sea shore (dark bars) and estuary habitats (clear bars).

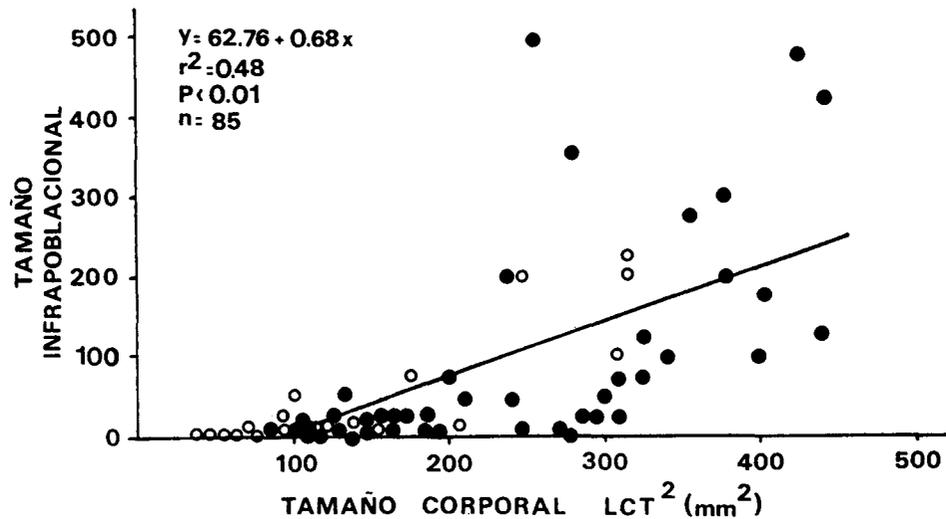


Fig. 2: Relación entre tamaño infrapoblacional (número de copépodos por hospedador) y tamaño corporal del hospedador, LCT^2 en mm^2 . (o Observaciones obtenidas en el hábitat estero, y (•) en el mar.

Relationship between infrapopulation size (number of copepods per host) and host body size, LCT^2 in mm^2 . (o) Estuary habitat, (•) sea shore habitat.

decreciente en el número de copépodos que coloniza a los hospedadores.

El balance entre el número de copépodos que coloniza al hospedador y el número que

emigra, es decir la tasa de colonización neta, disminuye significativamente con el tiempo de exposición de los napes a los copépodos ($t = -3,8$, $p = 0,01$, $n = 18$, Fig. 3A).

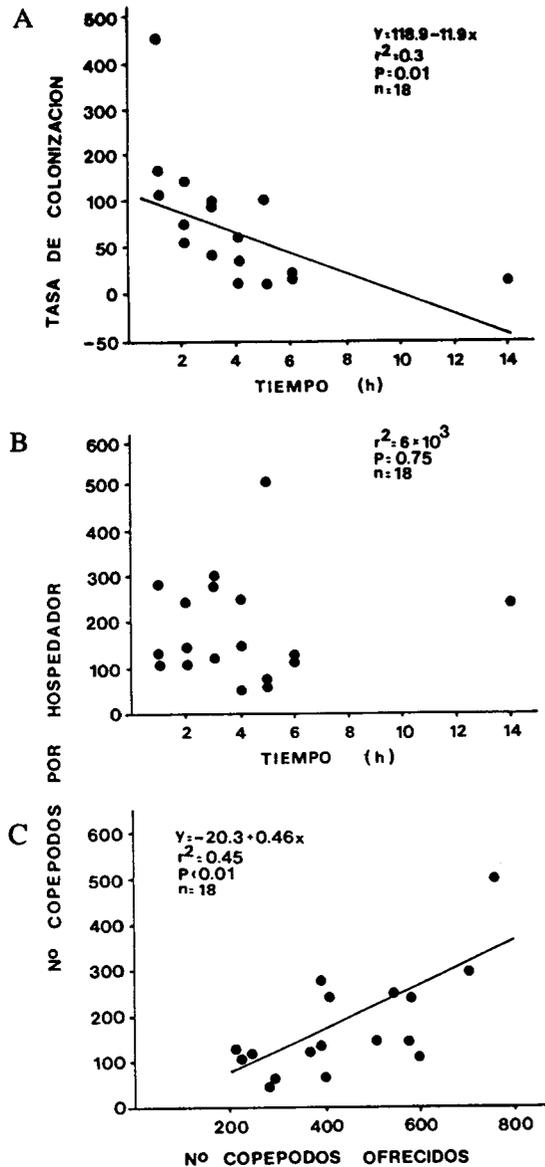


Fig. 3: Resultados de experimentos en el laboratorio. A) Relación entre la tasa de colonización de los copépodos y el tiempo de exposición a los hospedadores. B) Relación entre número de copépodos por hospedador y tiempo de exposición de los napes a los copépodos. C) Relación entre número de copépodos por hospedador y número de copépodos ofrecidos (oferta).

Results of experiments in the laboratory. A) Relationships between colonization rate of copepods and time of host exposure to copepods. B) Relationships between the number of copepods per host and time of host exposure to copepods. C) Relationship between the number of copepods per host and the number of copepods supplied in the experiments.

De los 18 napes que se mantuvieron en terreno, sólo 3 sobrevivieron al tiempo determinado para su recolección, y estaban en muy

mal estado, esto es, sin movimiento y con reacción lenta a los estímulos. Por esto, no se consideró exitoso el intento experimental de terreno.

Tanto el número de hembras ovígeras por nape, como el número de hembras maduras, dependen positivamente de la abundancia total de copépodos por hospedador ($r^2 = 0,86$, $p < 0,01$, $n = 68$; $r^2 = 0,76$, $p < 0,01$, $n = 47$, respectivamente). La proporción de hembras maduras y la proporción de hembras ovígeras, en cambio, no están correlacionadas con la abundancia infrapoblacional ($r^2 = 0,001$, $p = 0,8$, $n = 47$; $r^2 = 0,03$, $p = 0,12$, $n = 68$, respectivamente).

A diferencia de los componentes reproductivos señalados anteriormente, la fecundidad promedio de las hembras está mejor explicada por una regresión cuadrática, con la abundancia de copépodos por nape como variable independiente (Fig. 4). Esta relación muestra un incremento de la fecundidad cuando la abundancia de copépodos es baja y una disminución hacia las infrapoblaciones de mayor tamaño.

DISCUSION

El patrón de distribución espacial de *Clausidium* sp. en los napes (Tabla 1), es un resultado frecuente al describir las distribuciones de simbioses en sus hospedadores. Se han postulado diversas causas para explicar esta distribución espacial altamente agregada en simbioses cuyos sistemas poblacionales son abiertos: i) preferencia de los simbioses por determinados hospedadores (Gannon 1990); ii) variaciones entre los hospedadores en variables tales como la talla, el sexo, la edad y el hábitat que ocupan (Gannon 1990), y iii) muestreo aleatorio de pocos hospedadores con altas abundancias de simbioses (Keymer & Slater 1987). Para este trabajo, al menos las dos últimas hipótesis serían adecuadas para comprender la distribución agregada de los copépodos, ya que la abundancia de copépodos incrementa con el tamaño corporal del hospedador (Fig. 2), y el muestreo incluyó un bajo número de hospedadores de tamaño corporal relativamente grande, los cuales albergan las infrapoblaciones más abundantes.

TABLA 2

Resumen de análisis de la covarianza. Se indica el porcentaje de la varianza de cada variable dependiente explicado por la covariable y por el hábitat del hospedador, expresados como sumas de cuadrados secuenciales. Tamaño = Tamaño corporal del nape (LCT^2), Abun = Abundancia de copépodos por hospedador, Nhovíg = Número de hembras ovígeras por hospedador, Phovíg = Proporción de hembras ovígeras por hospedador, Nhmad = Número de hembras maduras por hospedador. GL = Grados de libertad, SC = Suma de cuadrados, estadístico F y probabilidad p.

Summary of the ANCOVAs. Percent of the variance of each dependent variable explained by the covariable and the host habitat, expressed as sequential sums of squares. Tamaño = Host body size (LCT^2), Abun = Abundance of copepods per host, Nhovig = Number of ovigerous females per host, Phovig = Proportion of ovigerous females per host, Nhmad = Number of mature females per host. GL = Degrees of freedom, SC = Sum of squares, F statistic and probability p.

Variable dependiente	Fuente de variación	SC	GL	F	p	% de varianza
Abun	Tamaño	390.943,29	1	66,22	0,0001	43,9
	Hábitat	15.552,42	1	2,63	0,1	1,7
	Error	484.127,85	82			
	Total	890.623,56	84			45,6
Nhovíg	Tamaño	40.410,74	1	379,55	0,0001	85,3
	Hábitat	61,47	1	0,58	0,5	0,1
	Error	6.920,55	65			
	Total	47.392,76	67			85,4
Phovíg	Tamaño	0,33	1	5,39	0,02	7,7
	Hábitat	0,003	1	0,05	0,90	0,1
	Error	3,958	65			
	Total	4,290	67			7,8
Nhmad	Tamaño	17.131,30	1	129,80	0,0001	74,5
	Hábitat	172,58	1	1,31	0,26	0,7
	Error	5.675,13	43			
	Total	22.979,02	45			75,2

El tamaño corporal del nape es el principal factor determinante de la abundancia de copépodos (Fig. 2). Este resultado ha sido señalado en diversos sistemas simbióticos (Chappel 1969, Cone & Anderson 1977, Gilbert & Smiley 1978, Kuris *et al.* 1980, Svavarsson 1990). En este caso, una explicación plausible es que los napes más grandes no sólo habrían tenido más tiempo para ser colonizados, sino que ofrecerían mayor cantidad de recursos, tanto de alimento como de espacio, y por lo tanto podrían sustentar mayor cantidad de copépodos.

El hábitat del hospedador resultó ser una variable de importancia indirecta para explicar tanto las variaciones del tamaño infrapoblacional como las de la abundancia y propor-

ción de los estados reproductivos de las hembras. La mayor abundancia registrada en el hábitat mar se debería a que los hospedadores son en promedio de mayor tamaño corporal que los del estero (Fig. 1, Tablas 1 y 2). Esta diferencia de tamaño de los hospedadores entre hábitat (Fig. 1) ha sido registrada también para *Callianassa australiensis* en distintas áreas de muestreo (Felder & Lovett 1989). Otros autores han señalado que estos animales rara vez salen fuera de sus túneles porque son muy vulnerables a la depredación (Pohl 1946, Rodrigues 1976), y porque son afectados negativamente por perturbaciones ambientales tales como movimientos de arena y corrientes de agua (Hanekom & Erasmus 1988). De acuerdo a observaciones en terreno, también

es posible que las diferencias en el tamaño corporal de los hospedadores colectados en ambos hábitat se deban a la presión diferencial de extracción ejercida por el hombre como depredador del nape. Nuestras observaciones revelan que los pescadores extraen principalmente del estero a los napes de mayor tamaño.

Aunque los experimentos de terreno se consideren fallidos, sugieren que la tasa de colonización de los copépodos adultos es baja. En estos resultados pudieron influir problemas metodológicos tales como el estado del hospedador (muerto o vivo), y la factibilidad que tienen los copépodos de llegar al nape a través de la jaula. En todo caso, observaciones experimentales adicionales refuerzan la idea de una baja tasa de colonización ya que no la hubo en 3 napes que permanecieron en bandejas por dos días, en terreno, en sistemas de túneles naturales (sin jaulas) y con sobreabundancia de copépodos en su entorno.

La baja tasa de colonización de los copépodos adultos podría deberse a que la colonización de nuevos hospedadores está restringida a la fase larval de vida libre de los copépodos, durante la cual podría moverse más, y la independencia de las madrigueras de *Callianassa* (Witbaard & Duineveld 1989) podría no ser una barrera que impida la inmigración de los copépodos a infrapoblaciones distintas a la del origen. Tampoco es posible descartar que la baja tasa de colonización se

deba a que en forma natural la oferta de copépodos en el ambiente es baja.

Los resultados de los experimentos de laboratorio no muestran evidencias numéricas claras de una capacidad de carga de copépodos (Fig. 3B). Esto puede ser el resultado de la variación en la oferta de copépodos tanto entre réplicas, como entre tratamientos (Fig. 3C). Sin embargo, la tasa de colonización, el número de copépodos que llegan al hospedador por hora, disminuye en el tiempo, indicando que la abundancia total de copépodos no continuaría incrementando indefinidamente (Fig. 3A). Por otra parte, los experimentos señalan claramente que, al menos durante 14 h, los hospedadores pueden albergar infrapoblaciones de copépodos mayores que las que tienen en forma natural. Esto sugiere que en la naturaleza los hospedadores podrían estar insaturados debido a un bajo reclutamiento de los estados de vida libre, ya sea por una alta mortalidad prerrecluta o por una baja fecundidad de los adultos.

En general, el conjunto de los resultados hacen poco sustentable la idea de que el tamaño de las infrapoblaciones de estos copépodos esté regulado por procesos densodependientes. Casi ninguna de las estimaciones del componente reproductivo de los copépodos hembra registró una disminución con los incrementos de la abundancia infrapoblacional (Tabla 2). En cambio, la fecundidad promedio de las hembras es afectada negativamente por los

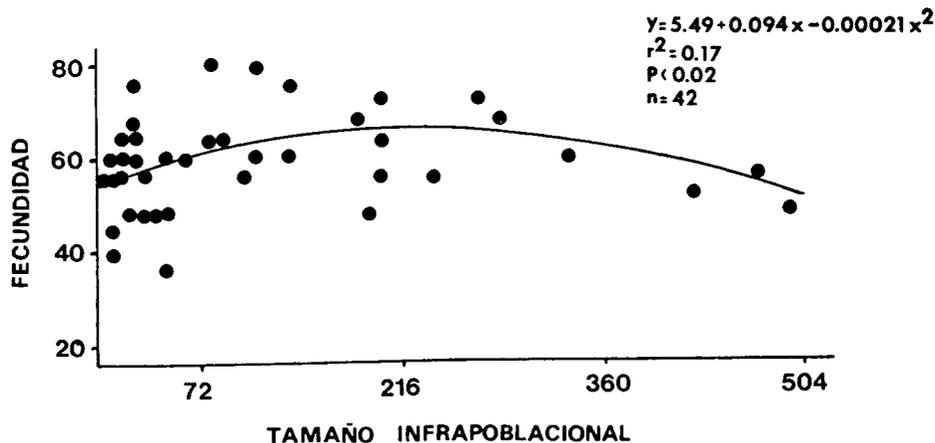


Fig. 4: Relación entre la fecundidad media de los copépodos hembra (número de huevos) por hospedador y el número de copépodos por hospedador.

Relationship between the mean fecundity of female copepods (number of eggs) per host and the number of the copepods per host.

incrementos de la abundancia infrapoblacional (Fig. 4). Sin embargo, la alta variabilidad de la fecundidad promedio en las infrapoblaciones pequeñas permite suponer que la intensidad de la densodependencia es baja y posiblemente su origen de variación sea estocástico (Strong 1986). La relación que describe las variaciones de la fecundidad de los ectosimbiontes con la abundancia infrapoblacional debe ser interpretada con cautela, ya que la disminución de la fecundidad en infrapoblaciones de mayor abundancia puede ser una ilusión estadística, debida principalmente al bajo número de observaciones para esta zona de la curva (Fig. 4; Keymer & Slater 1987).

Los resultados sugieren que la emigración de copépodos al estado adulto es baja. Por esto, si las infrapoblaciones de copépodos constituyen unidades en las que no hay eventos de emigración de los adultos, o éstos son despreciables, el tamaño de las infrapoblaciones estaría determinado exclusivamente por la magnitud del reclutamiento y la mortalidad de los adultos (poblaciones limitadas por el reclutamiento, Hughes 1990). En este caso la existencia de competencia dependería de la magnitud y variabilidad del reclutamiento y del tiempo promedio de vida de los copépodos en el hospedador. Por otra parte, si el tamaño de las infrapoblaciones de copépodos además se viese afectado por la emigración de los adultos, entonces la competencia se podría manifestar a través de un aumento de la emigración de los simbioses a otros hospedadores (Levitan 1989). En este caso, la competencia como proceso regulador del tamaño de las infrapoblaciones sería más importante si la disponibilidad de hospedadores fuera limitada.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio forma parte de la tesis de la autora principal para optar al grado de licenciada en Biología en la Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Talcahuano. Se agradece a José Iriarte y Eliseo Vergara por la valiosa colaboración prestada durante los trabajos realizados en terreno.

LITERATURA CITADA

- ALLEN RK (1969) Common intertidal invertebrates of Southern California. Peek Publication, Palo Alto, California.
- BELL JL (1988) Distribution and abundance of *Dissodactylus mellitae* Rathbun (Pinnotheridae) on *Mellita quinquesperforata* (Leske) (Echinodermata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 117: 93-114.
- CHAPPEL LH (1969) The parasites of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* from a Yorkshire pond. II. Variation of the parasite fauna with sex and size of fish. *Journal of Fish Biology* 1: 339-347.
- CONE DK & RC ANDERSON (1977) Parasite of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L.) from Byan Lake, Algonquin Park, Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1410-1423.
- DOWNES BJ (1991) Competition between mobile species using patchy resources: an example from a freshwater, symbiotic assemblage. *Oecologia* 85: 472-482.
- EBENHARD T (1991) Colonization in metapopulations: a review of theory and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 105-121.
- ELLIOT J (1971) Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Scientific Publication* N° 251.
- FELDER DL & D LOVETT (1989) Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callinassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Journal of Crustacean Biology* 9 (4): 540-553.
- GANNON AT (1900) Distribution of *Octolasmis muellerie*, an ectocommensal gill barnacle, on the blue crab. *Bulletin of Marine Science* 46 (1): 55-61.
- GILBERT LE & JT SMILEY (1978) Determinants of local diversity in phytophagous insects. Host specialists in tropical environments. In: Mounds L & N Waloff, eds. *Diversity of insects faunas*: 89-109. Blackwell Scientific, Oxford.
- GLEASON LN (1987) Population dynamics of *Pomphorhynchus bulbocollis* in *Gammarus pseudolinnaeus*. *Journal of Parasitology* 73 (6): 1009-1101.
- HANEKOM N & T ERASMUS (1988) Variations in size compositions of populations of *Upogebia africana* (Ortmann) (Decapoda, Crustacea) within the Swarkops estuary and possible influencing factors. *South African Journal of Zoology* 23: 259-265.
- HANSKI I (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- HANSKI I & M GILPIN (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- HUGHES TP (1990) Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case study. *Ecology* 71: 12-20.
- KEYMER AE & AFG SLATER (1987) Helminth fecundity: density dependence or statistical illusion? *Parasitology Today* 3: 56-58.
- KURIS AM, R BLAUSTEIN & JJ ALIO (1980) Hosts as islands. *American Naturalist* 116: 570-586.
- LEVITAN DR (1989) Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* 70 (5): 1414-1424.
- LIGHT MANUAL (1975) Intertidal invertebrates of the Central California Coast. Smith R & J Carlton, eds. Third edition. University of California Press Berkeley. Los Angeles.
- MARGOLIS L, GW ESCH, JC HOLMES, AM KURIS & GA SCHAD (1982) The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *The Journal of Parasitology* 68 (1): 131-133.
- POHL ME (1946) Ecological observations on *Callinassa major* Say at Beaufort, North Carolina. *Ecology* 27: 71-80.

- RICKETTS E & J CALVIN (1968) *Between Pacific Tides*. Fourth Edition Stanford, California.
- RODRIGUES S DE A (1976) Sobre a reprodução, embriologia e desenvolvimento larval de *Callirus major* Say, 1818 (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo* 1: 85-104.
- ROSS DM (1983) Symbiotic relations. IN: FJ Vernberg & WB Vernberg, eds. *The biology of Crustacea. Behavior and Ecology* 7: 163-212. Academic Press, London.
- ROUGHGARDEN J, S GAINES & H POSSINGHAM (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. Second edition. WH Freeman and Co., San Francisco.
- STEBBINS TD (1989) Population dynamics reproductive biology of the commensal isopod *Colidotea rostrata* (Crustacea: Isopoda: Idoteidae). *Marine Biology* 101: 329-337.
- STRONG DR (1986) Density vagueness: Abiding the variance in the demography of real populations. In: Diamond J & TJ Case, eds. *Community Ecology*: 257-268. Harper & Row, Publishers, New York.
- SVAVARSSON J (1990) Life cycle and populations dynamics of the symbiotic copepod *Lichomolgus canui* Sars associated with the ascidian *Halocynthia pyriformis* (Rathke). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142: 1-12.
- UNDERWOOD AJ & PH VERSTEGEN (1988) Experiments on the association between the intertidal amphipod *Hyale media* Dana and the limpet *Cellana tramoserica* (Sowerby). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 119: 83-98.
- VANCE RR (1980) The effect of dispersal on population size in a temporally varyin environment. *Theoretical Population Biology* 18: 343-362.
- VERBOOM J & K LANKESTER (1991) Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 39-55.
- WITBAARD R & GCA DUINEVELD (1989) Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp *Callianassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea. *Sarsia* 74: 209-219.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.