

Variabilidad geográfica en la tolerancia térmica y economía hídrica del gastropodo intermareal *Nodilittorina peruviana* (Gastropoda: Littorinidae, Lamarck, 1822)

Geographic variability in thermal tolerance and water economy of the intertidal
gastropod *Nodilittorina peruviana*. (Gastropoda: Littorinidae, Lamarck, 1822)

¹JOSE MIGUEL ROJAS, JOSE MIGUEL FARIÑA, RUBEN E. SOTO & FRANCISCO BOZINOVIC

¹Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile, e-mail: ljmrojas@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

El gastropodo *Nodilittorina peruviana* es un habitante común de la zona intermareal rocosa de la costa norte y centro de Chile. Las poblaciones de esta especie se caracterizan por presentar distribuciones agregadas. Por medio de mediciones de terreno y ensayos de laboratorio se evaluó la influencia de la agregación sobre las habilidades de termorregulación y conservación de agua, en individuos pertenecientes a dos localidades de la costa de Chile que presentan distintos regímenes termales (Taltal 25° 25' S; 70° 29' W y Las Cruces 33° 35' S; 71° 38' W). Los resultados indican que la influencia de la agregación sobre las habilidades termorregulatorias es dependiente de las condiciones locales. A pesar de que los individuos de ambas localidades presentaron puntos de tolerancia térmica similares, los caracoles de Taltal mostraron tasas de pérdidas de agua menores. El tamaño de las agregaciones se relacionó en forma negativa con la tasa de pérdida de agua de los individuos de ambas localidades. En el caso de Taltal se observó un límite de tolerancia menor que en Las Cruces y una relación positiva entre tamaño de la agregación y temperatura grupal. Los resultados demuestran que las condiciones ambientales locales puede ser determinante para la efectividad de los mecanismos de termorregulación.

Palabras claves: gastropodo, intermareal, termorregulación, agregación, biogeografía.

ABSTRACT

The gastropod *Nodilittorina peruviana* inhabit rocky intertidal of the north and center Chile. Populations of this species exhibits aggregated distributions. Through field and lab records we studied the effect of spatial distribution of snails on their thermoregulatory and water conservation efficiencies. We studied individuals from two localities of the Chilean coast with different climatic conditions (Taltal 25° 25' S; 70° 29' W and Las Cruces 33° 35' S; 71° 38' W). Results indicate that the influence of spatial distribution thermoregulatory efficiency is dependent of the local conditions. Although individuals from both localities presented similar thermal tolerances, snails from Taltal showed lower rates of water loss. Aggregations size were negatively related with the rate of water loss in individuals from both localities. Only, individuals from Taltal decreased their limit of thermal tolerance, and exhibited a positive relationship between aggregation size and the temperature of the group. Results demonstrated that the local environmental conditions are determinate thermoregulatory strategies.

Key words: intertidal, gastropods, thermoregulation, aggregation, biogeography.

INTRODUCCION

La zona intermareal rocosa presenta amplias variaciones espaciales y temporales de temperatura, radiación solar y humedad. (Shick et al 1988, Ohgaki 1989, Chapman 1994, Chapman & Underwood 1994, Little & Kitching 1996). Tomando en cuenta que durante marea baja, los organismos que habitan en esta zona están expuestos a condiciones abióticas extremas, tanto la

mantención del balance hídrico como el control de la temperatura corporal pueden ser factores claves para su distribución y sobrevivencia (Garrity 1984, Stevenson 1985a, 1985b, Soto & Bozinovic 1998, Helmuth 1999). A pesar de esto, sólo en el último tiempo se han realizado estudios que dan cuenta de la influencia de factores microclimáticos sobre los patrones y procesos ecológicos de organismos intermareales. Por ejemplo, Cronin & Hay (1996) demostraron que en el

alga parda *Dictyota ciliolata* la desecación puede disminuir las concentraciones de metabolitos secundarios, haciendo a las plantas más susceptibles al pastoreo por anfípodos y erizos. Stanford (1999) trabajando en la costa de Oregon, demostró que la tasa de depredación de la estrella de mar *Pisaster ochraceus*, depende en gran medida de las variaciones estacionales e interanuales de la temperatura del agua. Del mismo modo, Garrity (1984) trabajando con el gastrópodo herbívoro *Nerita scabricosta*, demostró que, gracias al enfriamiento por evaporación, la formación de agregaciones tridimensionales tiene asociada una disminución en la temperatura de los grupos.

Recientemente, Bertness & Callaway (1994) propusieron un modelo en el cual formalizan una correlación inversa entre estrés ambiental e interacciones positivas (como la formación de agregaciones), para la sobrevivencia y mantenimiento de los organismos. Este modelo podría ser generalizado a especies que se encuentren sobre un rango geográfico amplio con importantes variaciones en las condiciones abióticas (Bertness et al. 1999).

Las Litorinas (Gastropoda, Littorinidae) son abundantes en las costas rocosas y presentan una amplia distribución geográfica (Little & Kitching 1996). Estos organismos normalmente se encuentran en zonas intermareales medias y altas, mostrando patrones de distribución espacial agregada (Little & Kitching 1996 Chapman & Underwood 1996, Chapman 1998). Varios estudios, han demostrado que las litorinas son capaces de generar distintas respuestas fenotípicas y conductuales en relación con las variaciones locales de exposición al oleaje (Underwood & McFayden 1983, Boulding & Van Alstine 1993) y temperatura (Garrity 1984, Etter 1988). En este grupo de moluscos se han propuesto distintas estrategias de evasión del estrés físico ambiental, ellas son: a) formación de agregaciones, estableciendo un microclima en el centro de los grupos (Boyle et al. 1979, Underwood & McFadyen 1983, Garrity 1984, Moran 1985, Chapman 1994, Chapman 1995, Chapman & Underwood 1996), b) ocultarse dentro de la concha, seguido de la adhesión del opérculo a la roca con mucus (Garrity 1984, Hughes 1986), c) selección activa de un microhábitat con menor temperatura, tales como grietas y lugares sombríos (Garrity 1984). Todas estas estrategias son efectivas bajo condiciones climáticas templadas. Sin embargo, en situaciones climáticas extremas como es el caso de regiones tropicales o desérticas, sólo la formación de agregaciones parece ser una respuesta efectiva (Little & Kitching 1996).

La Litorina peruana, *Nodilittorina peruviana*, es uno de los gastrópodos más comunes en las franjas altas y medias de las plataformas rocosas intermareales del norte y centro de Chile (Marincovich 1973, Santelices 1980). Una serie de estudios han sugerido, pero no demostrado, que su distribución espacial y abundancia pueden ser afectadas por las variaciones en la temperatura del agua, roca y aire (Santelices 1980, Santelices et al 1986, véase Soto & Bozinovic 1998). Debido a las características geográficas de la costa de Chile, desde norte a sur, los individuos de esta especie viven sometidos a diferentes regímenes de temperatura. Particularmente, en términos climáticos, la costa norte corresponde a un desierto subtropical y la costa central es una zona templada (di Castri & Hajek 1976). En el presente trabajo proponemos que, en relación con la mantención de la temperatura y el balance hídrico, los individuos pertenecientes a localidades con condiciones extremas de temperatura presentarán características y estrategias de resistencia al estrés térmico diferentes a las de individuos provenientes de otras regiones. Para esto, evaluamos bajo condiciones de terreno y laboratorio; la capacidad de conservación de agua, la importancia de la conducta de agregación para la mantención del balance hídrico y las preferencias térmicas de individuos de *Nodilittorina peruviana* provenientes de la costa norte y central de Chile. Nuestras predicciones son: 1) Los individuos provenientes de la localidad de Taltal debiesen presentar una mayor actividad termoregulatoria frente al estrés ocasionado por la temperatura que los pertenecientes a la localidad de Las Cruces, 2) la agregación debiese jugar un papel fundamental en la habilidad de conservar agua, particularmente en los caracoles provenientes de la localidad de Taltal.

MATERIALES Y METODOS

La recolección de caracoles para los experimentos de laboratorio y los registros de campo se realizaron entre enero y marzo de 1998 y 1999 (verano), en las localidades de Taltal y Las Cruces (Fig. 1). La zona costera de la localidad de Taltal (25° 25' S; 70° 29' W), es caracterizada por un clima desértico tropical con influencias oceánicas y mediterráneas. En el período estival, Taltal presenta elevadas temperaturas (sobre los 30 °C) con una escasa oscilación diaria entre las temperaturas máximas y mínimas (di Castri & Hajek 1976). La localidad de Las Cruces (33° 35' S; 71° 38' W), ubicada en la zona costera de Chile central, presenta un clima marítimo mediterráneo

con escasa influencia oceánica. Durante el período estival, las temperaturas altas sólo en algunas ocasiones superan los 30 °C, con amplias variaciones diarias en las temperaturas extremas (di Castri & Hajek 1976). En ambas localidades, las zonas intermareales media y alta se caracterizan por notorias poblaciones (más de 2000 ind. m⁻²) de *Nodilittorina peruviana* presentando usualmente un patrón de distribución agregado.

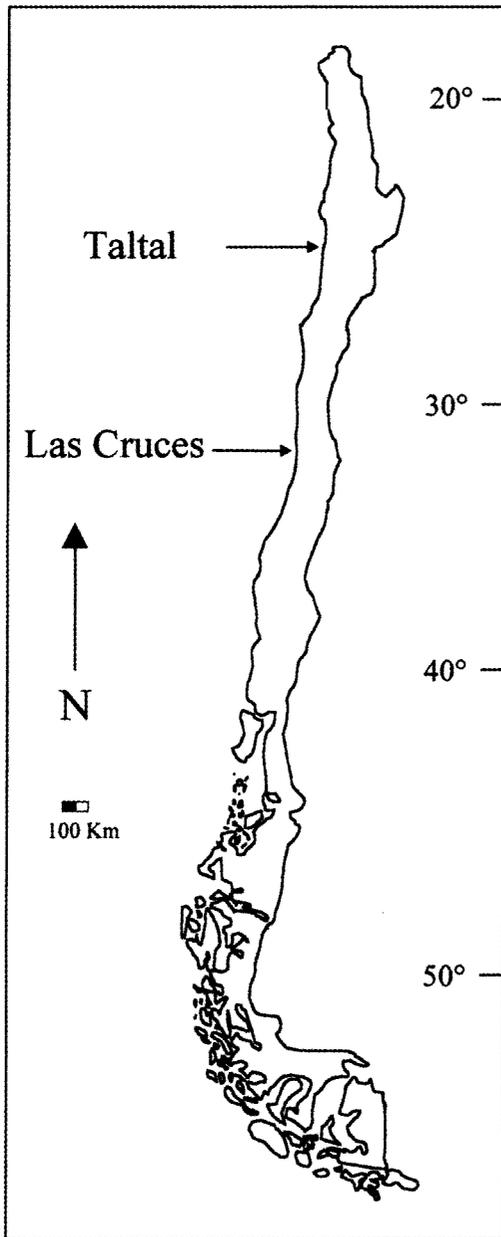


Fig. 1. Mapa de Chile. Localización geográfica de los sitios seleccionados para el estudio.

Chilean map. Geographic position of the sites selected in the study.

Con el objeto de analizar y comparar la importancia de la conducta individual de agregación sobre la termorregulación de *Nodilittorina peruviana*, se seleccionaron plataformas rocosas en cada localidad con características similares de heterogeneidad de sustrato, pendiente y exposición al oleaje. En la zona intermareal alta de cada plataforma se registró la temperatura corporal (Tc) y la temperatura de grupo (Tg) por medio de una termocupla de cobre-constantan estándar conectada a un termómetro digital ($\pm 0,1$ °C), además, se registró la temperatura del aire (Ta) sobre cada caracol (20 mm), y la temperatura superficial de la roca (Tr) en que se encontraban los caracoles. Cada registro fue realizado cada dos horas durante un período de veinticuatro horas. En adelante se consideraran Tc, Tg, Tr, y Ta para referirse a las variables registradas en terreno.

Los valores de Tc fueron registrados sobre el pie de cada litorina. Para garantizar la independencia de cada medición, cada individuo fue registrado sólo una vez. En cada localidad se seleccionaron al azar agregaciones de diferentes tamaños. El tamaño de una agregación fue definido en función del número de caracoles que se encontraban en contacto al momento de realizar los registros. En el centro de cada agregación se registró la temperatura del grupo, y el número de caracoles que la conformaban. Para analizar la asociación entre Tr y Tc se realizaron análisis de regresión lineal entre estas variables para cada localidad. Tanto las variaciones geográficas y diarias entre Tr y Tc fueron analizadas por medio de la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis (H) (Siegel & Castellan 1988). Los límites de tolerancia térmica de los individuos, para cada localidad, se calcularon como el punto de intersección entre la relación isotermal teórica de Tr y Tc y la línea de regresión lineal sobre los valores observados para estas variables.

Para evaluar como la conducta de agregación afecta la termorregulación en los caracoles, las litorinas colectadas en ambas localidades se transportaron al laboratorio y fueron mantenidas en acuarios con alimento por 15 días a 13 °C. El peso de cada caracol fue registrado al comienzo y al final del experimento utilizando una balanza analítica (Chyo JK-180 $\pm 0,0001$ g). Las variaciones en la pérdida de peso de cada litorina fueron estandarizadas por el peso total de cada caracol y el tiempo de duración del experimento.

Durante el experimento se mantuvieron ocho individuos (controles) y dieciséis grupos de litorinas, pertenecientes a cada localidad (tratamientos), en emersión por un período de 5 h, bajo dos distintos regímenes de temperatura (21 °C y 31 °C). En este experimento se consideraron tres

niveles de agregación para las litorinas (1, 3 y 5 individuos). Al finalizar el experimento se registró el cambio de peso de cada caracol (incluyendo todos los individuos que formaban los tratamientos de agregación) como un estimador de la habilidad termorregulatoria y la tasa de conservación de agua.

Tanto los controles como los tratamientos de agregación, pertenecientes a ambas localidades, fueron distribuidos en acuarios separados (5 x 60 x 60 mm) en una pieza a temperatura y humedad controlada (25%), con regímenes naturales de luz. La temperatura menor seleccionada (21 °C) corresponde a la temperatura promedio observada durante el verano entre ambas localidades, por otra parte, la temperatura máxima utilizada (31 °C) corresponde al promedio de las máximas temperaturas alcanzadas en ambas localidades. Esta información se obtuvo a partir de registros de temperatura que consideran los últimos 25 años en ambas localidades (Dirección Meteorológica de Chile).

Los resultados fueron analizados por medio de una prueba de varianza multifactorial de tres vías, considerando localidad, tamaño de la agregación y temperatura como factores. El factor localidad fue considerado como una variable fija, a su vez, tanto la agregación como temperatura fueron tratadas como variables aleatorias. Para la evaluación de hipótesis específicas se realizaron pruebas de comparación planeadas. Los datos obtenidos fueron previamente transformados mediante la relación $\arcseno(\sqrt{p})$, para satisfacer los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad necesarios para la aplicación de la prueba estadística (Sokal & Rohlf 1997).

Finalmente, en laboratorio se realizaron pruebas de preferencias de temperatura para litorinas provenientes de ambas localidades. Se estableció un gradiente térmico sobre una plataforma de roca (2000 x 750 x 100 mm) con temperaturas entre los 10 y 32 °C. El calor fue proporcionado por dos lámparas infrarrojas de 250W cada una (Soto & Bozinovic 1998). Se conformaron grupos de 30 individuos por cada localidad y fueron colocados de manera secuencial en el centro de la plataforma, lugar de mayor temperatura en la plataforma (32 °C). Luego de dos horas, se registró la Tr donde cada litorina se encontraba, asumiéndola como la temperatura preferida por el individuo. Este experimento fue replicado tres veces para cada localidad utilizando distintos caracoles en cada oportunidad. Se utilizó un análisis de varianza de una vía considerando la localidad como un factor fijo de dos niveles para comparar las diferencias en las preferencias promedio de los caracoles pertenecientes a cada lo-

calidad. Antes de realizar los análisis, los datos fueron transformados mediante la relación $\log(x+1)$ de manera de satisfacer los supuestos necesarios para la aplicación de la prueba estadística (Sokal & Rohlf 1997).

RESULTADOS

Se observaron diferencias importantes en los valores de Tr medidos en cada localidad. En Taltal esta variable fluctuó entre 15 y 45 °C, y en Las Cruces fluctuó entre 14 y 34 °C. En Taltal (Fig. 2), Tc estuvo positivamente relacionado con Ta, y con Tr ($r^2 = 0,88$ y $r^2 = 0,96$ para Tc v/s Ta y para Tc v/s Tr respectivamente, $P < 0,001$ en ambos casos). El mismo patrón (Fig. 2) fue observado en Las Cruces ($r^2 = 0,98$ para Tc v/s Ta, y $r^2 = 0,81$

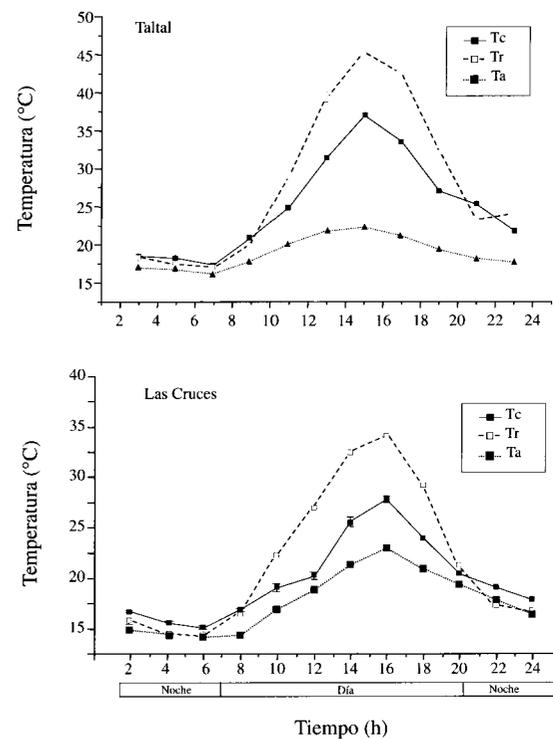


Fig. 2. Variación diaria en la temperatura corporal (Tc) de *Nodilittorina peruviana* y su relación con la variación de la temperatura superficial de la roca (Tr) y la temperatura del aire (Ta) durante el verano en ambas localidades. La amplitud de la desviación estándar en la mayoría de los casos cae dentro de los símbolos correspondientes a cada variable.

Diel variation in body temperature (Tc) of the snail *Nodilittorina peruviana* and their relationship with air (Ta) and surface rock (Tr) temperature during summer at both localities. Many of the standard deviations are within the point.

para T_c v/s T_r respectivamente, $P < 0,001$ en ambos casos). Durante las horas del día, en Taltal (Fig. 2), T_b fue significativamente menor que T_r ($H = 12,274$; $P = 0,005$) siendo ambas variables similares durante la noche ($H = 0,758$; $P = 0,383$). En Las Cruces durante el día (Fig. 2), T_c también fue menor que T_r ($H = 69,45$; $P < 0,001$), pero durante la noche fue mayor ($H = 12,42$, $P < 0,005$). A pesar de las diferencias en la relación entre T_c versus T_r durante el día y noche, los individuos de ambas localidades mostraron puntos de tolerancia térmica similares (Fig. 3). En Taltal el punto de tolerancia correspondió a $19,3^\circ\text{C}$ y en Las Cruces a $17,6^\circ\text{C}$.

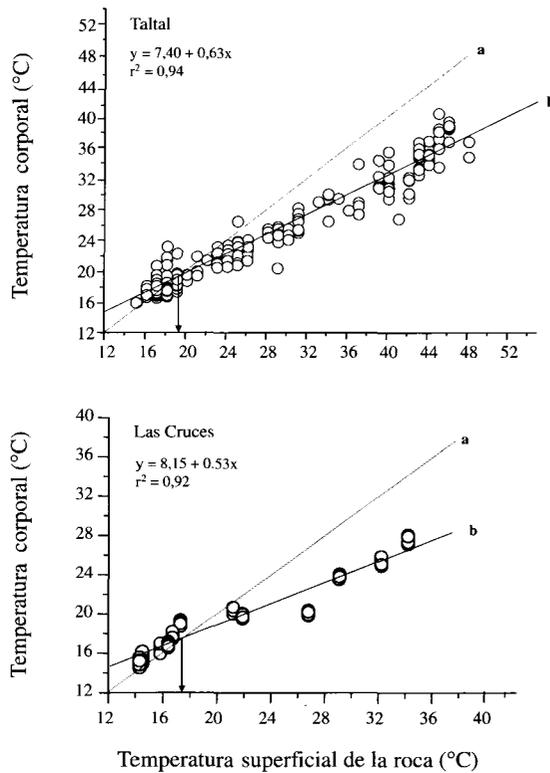


Fig. 3. Relación entre temperatura corporal de *Nodilittorina peruviana* y la temperatura superficial de la roca durante el verano en ambas localidades. a) señalan la relación isotérmica entre T_r y T_c , y b) indica la relación observada en terreno para estas variables. La flecha señala el límite de tolerancia termal para los caracoles, estimado a partir del punto de intersección entre la relación isotermal y la observada para T_r y T_c .

Relationship between body temperature (T_c) of *Nodilittorina peruviana* and surface rock temperature (T_r) during summer at both localities. a) Isothermal condition between T_r vs T_c , and b) observed value of T_r and T_c . The arrow indicate the limit of thermal tolerance for snails estimated from to intersection point between isothermal and field relation for T_r and T_c .

Dadas las diferencias en los rangos de T_r registrados en Taltal y Las Cruces, las relaciones entre los tamaños de grupo y T_g , y los puntos de tolerancia térmica de los grupos, fueron calculadas sobre el rango común de T_r (14 a 35°C) para ambas localidades. En ambas localidades (Fig. 4), T_g estuvo positivamente relacionado con T_r ($r^2 = 0,772$ y $r^2 = 0,70$; para Taltal y Las Cruces respectivamente, $P < 0,001$ en ambos casos). Se registraron diferentes puntos de tolerancia térmica entre los grupos de ambas localidades. En Taltal, donde todos los valores de T_g estuvieron bajo la isoterma de T_g versus T_r , el punto de tolerancia térmica (extrapolado) fue de $14,5^\circ\text{C}$, mientras que en Las Cruces fue de $21,6^\circ\text{C}$.

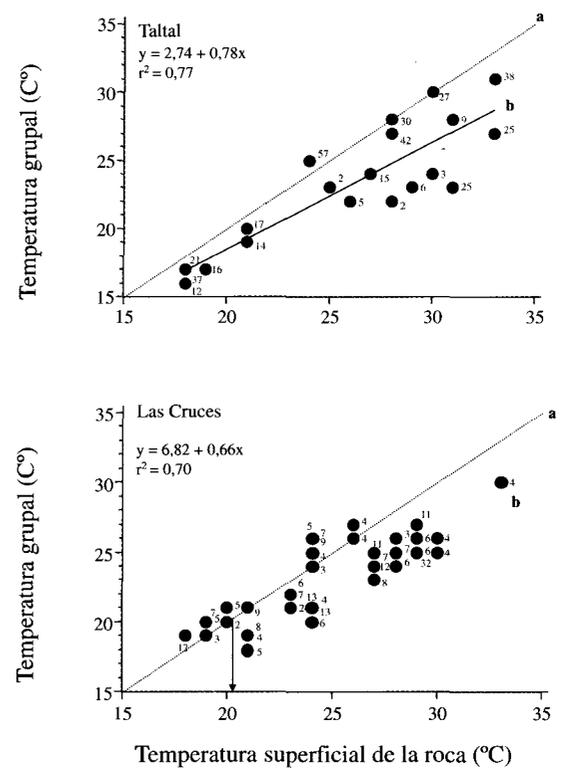


Fig. 4. Relación entre la temperatura grupal (T_g) de *Nodilittorina peruviana* y temperatura superficial de la roca (T_r) durante el verano en ambas localidades. Los números señalan el tamaño de los grupos en cada observación. Las flechas señalan el límite de tolerancia termal, estimado a partir del punto de intersección entre la relación isotermal y la estimada entre T_r y T_g .

Relationship between group temperature (T_g) of *Nodilittorina peruviana* and surface rock temperature (T_r) during summer. Numbers near each dot indicate the size of each group. The arrows indicate the limit of thermal tolerance estimated from the intersection point between the isothermal and the observed relationship between T_r and T_g .

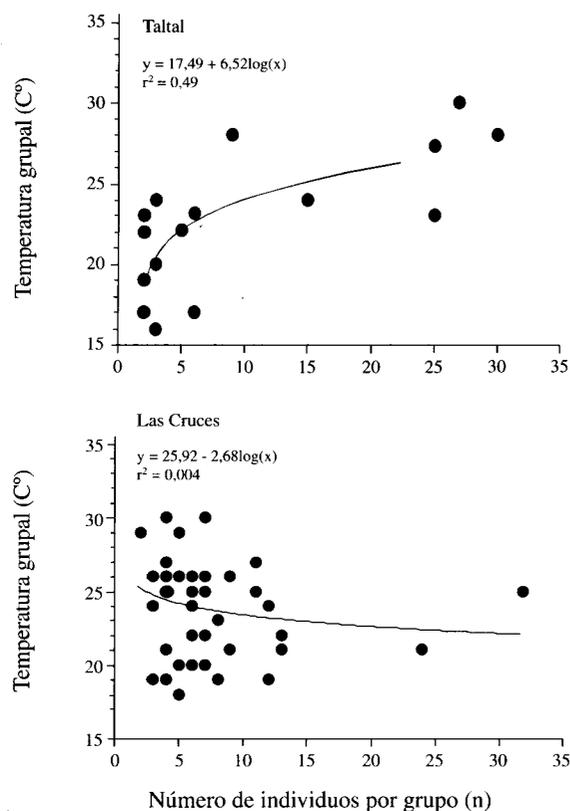


Fig. 5. Relación entre temperatura grupal (Tg) y el tamaño de las agregaciones para *Nodilittorina peruviana*.

Relationship between group temperature (Tg) and the aggregations size of *Nodilittorina peruviana*.

Las relaciones entre el tamaño de los grupos y sus temperaturas (Tg) fueron diferentes para ambas localidades. En Taltal, se observó una relación positiva y significativa, que tiende a un equilibrio para grupos mayores de 10 individuos, mientras que en las Cruces no se observó una relación significativa entre estas variables (Fig. 5).

Los cambios en el peso corporal de los individuos mantenidos bajo condiciones experimentales de laboratorio mostraron diferencias en relación con los factores de agregación y localidad, pero no para el factor temperatura. Asimismo, no se encontraron diferencias significativas para todas las interacciones de estos factores (Tabla). Una disminución significativamente menor en el peso corporal se observó en litorinas de Taltal ($0,093 \pm 0,002 \text{ g g}^{-1}\text{h}^{-1}$) con respecto a los individuos provenientes de Las Cruces ($0,1 \pm 0,002 \text{ g g}^{-1}\text{h}^{-1}$; $F_{0,05,1,23} = 4,85$; $P = 0,034$). En relación con el factor agregación, los grupos de 5 individuos mostraron menores pérdidas de peso ($0,088 \pm 0,0036 \text{ g g}^{-1}\text{h}^{-1}$) que los individuos que permanecieron en grupos de otros tamaños ($0,1 \pm 0,0025$; $0,1 \pm 0,0025$; para los individuos solitarios y para los que permanecieron en grupos de tres individuos, respectivamente). Todas estas diferencias fueron significativas (individuos solitarios versus grupos de cinco individuos $P = 0,026$ y grupos de tres versus grupos de cinco, $P = 0,021$).

Las litorinas de Taltal y Las Cruces mantenidas dentro del gradiente térmico mostraron diferentes preferencias de temperaturas ($F_{0,05,1,90} = 7,43$, $P < 0,007$). Los individuos de Taltal ($15,43 \pm 0,23 \text{ °C}$) seleccionaron substratos con temperaturas mayores que los individuos provenientes de Las Cruces

TABLA 1

Resultados del análisis multifactorial para la diferencia en la pérdida de peso en *Nodilittorina peruviana* ($\text{g g}^{-1}\text{h}^{-1}$) como respuesta a diferentes tamaños de agregación, localidades de origen y temperatura ambiental entre individuos. Los datos fueron normalizados antes de realizar el análisis ($\text{arcsen}\sqrt{p}$)

Results of multifactorial analysis for differences in weight loss ($\text{g g}^{-1}\text{h}^{-1}$) in response to aggregation sizes, localities and temperature among individual of *Nodilittorina peruviana*. The data were normalized previous analysis ($\text{arcsen}\sqrt{p}$)

Fuente de variación	gl	CM	F	P
Tamaño agregación	2	0,0168	5,47	0,0089 *
Localidad	1	0,0161	5,24	0,0286 *
Temperatura	1	0,002	0,67	0,4195
Agregación* Localidad	2	0,001	0,47	0,6286
Agregación* Temperatura	2	0,000	0,09	0,9145
Localidad* Temperatura	1	0,003	1,03	0,3184
Agregación* Temperatura* Localidad	2	0,000	0,18	0,8337
Residuos	33	0,101	0,003	-

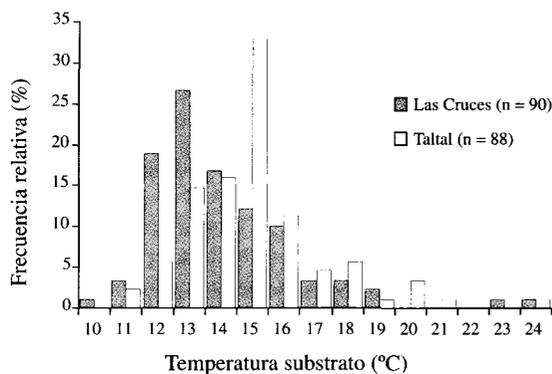


Fig. 6. Distribución de frecuencia relativa para las preferencias de temperatura superficial de la roca en *Nodilittorina peruviana* en condiciones de laboratorio.

Relative frequency distribution of surface rocky temperature preferences of *Nodilittorina peruviana* under laboratory conditions.

($14,55 \pm 0,25$ °C; Fig. 6). A pesar de que al inicio del experimento los individuos de ambas localidades fueron dispuestos de manera agrupada sobre el gradiente, luego de las dos horas de experimentación, se dispusieron en forma aislada sobre la plataforma experimental.

DISCUSION

En la literatura contemporánea es posible encontrar un reconocimiento implícito y explícito respecto de la importancia y el papel que juegan las condiciones térmicas sobre la distribución de los organismos (Johnson & Benett 1996). En ectotermos se ha demostrado que la termorregulación conductual es una de las principales respuestas de los organismos a los distintos regímenes de temperatura ambiental (Stevenson 1985a). En gastrópodos habitantes de la zona intermareal se ha descrito un patrón de distribución agregada durante los períodos de emersión, sugiriéndose esta conducta como una estrategia conductual de termorregulación (Boyle et. al. 1979). Sin embargo, la evidencia empírica disponible no es suficiente para aseverar y generalizar tal estrategia en gastrópodos intermareales (Garrity 1984, Moran 1985, Underwood & McFadyen 1983, Chapman 1994, Chapman 1995, Chapman & Underwood 1996).

En litorínidos se ha especulado que la condición agregada de los individuos no es influida directamente por el contenido de agua corporal y la temperatura ambiental, debido a que estos caracoles cierran su opérculo cuando se encuentran

en inactividad o luego de perder agua (Garrity 1984, Hughes 1986). Al respecto, Chapman & Underwood (1996) encontraron que las agregaciones de *L. unisfasciata* mostraban temperaturas corporales más elevadas que las observadas en caracoles solitarios, concluyendo que la agregación no reduce la temperatura interna de los individuos. Basándose en una significativa variabilidad temporal dentro de un mismo parche y entre parches de una misma área de las agregaciones, Chapman & Underwood (1996) sugirieron que la interacción de variables tanto a pequeña como a gran escala sería la responsable de los patrones de agregación observados en caracoles litorínidos. De este modo, el comportamiento de agregación podría estar dado por las condiciones locales predominantes.

Nuestros registros de terreno indican que los valores de temperatura del aire (T_a) y de la superficie de las rocas (T_r) registrados en Taltal, ubicada en una región de desierto tropical, fueron mayores que los registrados en Las Cruces, ubicada en una región templada. A pesar de la relación general y positiva entre T_c y T_r , las diferencias día versus noche en la dinámica de estas variables, pueden estar relacionadas con las características climatológicas de cada localidad. En efecto, en Taltal, donde las altas temperaturas son constantes incluso durante la noche, los valores de T_c registrados no estuvieron nunca sobre los valores de T_r . En este sentido, las litorinas de esta localidad regularon y mantuvieron durante día y noche sus temperaturas corporales. En las Cruces, este patrón sólo fue observado durante las horas de mayor temperatura.

Los puntos de tolerancia térmica, calculados para cada localidad concuerdan con las diferencias en la dinámica día versus noche de la relación entre T_c y T_r . En Taltal los valores de T_r siempre fueron mayores o muy cercanos al punto de tolerancia térmica ($T_r = 19,3$ °C), confirmando la idea de que en esta localidad las litorinas siempre estuvieron regulando activamente sus temperaturas corporales. En Las Cruces el punto de tolerancia ($T_r = 17,6$ °C), sólo fue superado durante el día, momento de mayor actividad termorreguladora.

Si bien, para ambas localidades se observó una relación positiva entre T_g y T_r , dentro del rango común de T_r , los grupos de Taltal presentaron menores temperaturas que los grupos de Las Cruces. Esta diferencia puede estar relacionada con los tamaños de los grupos registrados en cada localidad. En general los grupos encontrados en Taltal fueron de mayor tamaño que los encontrados en Las Cruces. Mas aún, en Taltal se encontró una relación positiva (aunque acotada) entre los

tamaños de los grupos y sus temperaturas. Esto significa que, para una misma T_r , en Taltal los individuos forman grupos más numerosos manteniendo en su interior una menor temperatura que los de Las Cruces (ver Fig. 4 y Fig. 5).

Los resultados de los experimentos de laboratorio concuerdan con las diferencias observadas en el sistema natural entre ambas localidades. Las diferencias en el peso (pérdida de agua), de las litorinas mantenidas bajo condiciones experimentales fueron explicadas por dos factores, ellos son localidad y agregación. En este sentido, las litorinas provenientes de Taltal (localidad) y los grupos de litorinas de mayor tamaño fueron los que mostraron menores pérdidas de peso. Este resultado indica que tanto a escala individual como grupal, las litorinas de Taltal poseen niveles de tolerancia al estrés térmico mayores que las de Las Cruces.

En el experimento desarrollado en el gradiente térmico todas las litorinas (de ambas localidades) seleccionaron temperaturas más bajas que las de su punto de tolerancia y no formaron agrupaciones. Este resultado sugiere que, de ser posible y dependiendo de su localidad de origen, las litorinas aparentemente seleccionaran una temperatura a la cual los costos de termorregulación sean mínimos. En este sentido, dadas las diferencias en las características climatológicas de ambas localidades, las diferencias en las T_r seleccionadas, con valores más altos en Taltal, eran predecibles.

Si bien, la evaporación ha sido reconocida como el mecanismo común de termorregulación en gastrópodos. La recuperación del agua corporal perdida por evaporación ocurre por difusión del agua proveniente del exterior hacia los tejidos, por lo tanto, la efectividad del proceso va a estar asociada a la duración de los períodos de exposición de los individuos y a la temperatura ambiental. De este modo, la menor pérdida de peso para los caracoles provenientes de Taltal, podría estar asociada a una activa termorregulación dado las condiciones climatológicas de la región. Un retardo en la respuesta termorregulatoria podría permitirle a los individuos tolerar cortos períodos continuos de emersión con temperaturas moderadas (Little & Kitching 1996). En este sentido, la reducción en el límite de tolerancia térmica para las agregaciones en los caracoles provenientes de Taltal, podría ser el resultado de habitar un ambiente más estresante desde el punto de vista de la temperatura.

En general nuestros resultados mostraron una importante dependencia de T_c sobre las condiciones locales, como es de esperarse para organismos ectotermos. La escasa diferencia en los límites de tolerancia termal observada entre localida-

des concuerda con los resultados obtenidos por Southward (1958), donde encontró una pequeña pero mayor tolerancia térmica por parte de gastrópodos y mitílidos que se distribuyen en zonas más cercanas al trópico.

El lento desplazamiento de los caracoles en relación con el movimiento de las mareas, dificulta ver a la agregación como una respuesta directa a la emersión. No obstante, podría considerarse que los litorinidos que permanecen agregados en forma constante soportan en mejores condiciones largos períodos de emersión. La relación positiva encontrada entre el tamaño de la agregación y la temperatura grupal sólo para los individuos pertenecientes a la localidad de Taltal, podría ser el resultado de un proceso de adaptación conductual a las condiciones locales. Feare (1970) destacó la relevancia de las condiciones locales como presión de selección sobre distintas poblaciones de *Nucella lapillus*. En este sentido sería importante evaluar la adecuación biológica de los caracoles en distintos estados de agregación particularmente entre especies que habitan distintos regímenes termales. Al respecto, Bertness et al. (1999) mostraron que la formación de agregaciones en *Semibalanus balanoides* juegan un importante papel en la sobrevivencia de los individuos, particularmente en aquellos que habitan zonas con un marcado estrés térmico.

En *Lymnaea auriculata* (Gastropoda: Pulmonata), Rossetti et al. (1989) describieron una oscilación en las preferencias de temperatura para esta especie, la cual concordaba con la variación anual del fotoperíodo y las temperaturas. Sin embargo, encontraron que la remoción de las oscilaciones ambientales en el fotoperíodo causa una supresión en la variabilidad de las preferencias termales, concluyendo que las preferencias de temperatura están asociadas a los ciclos de fotoperíodo más que a la temperatura ambiental.

En nuestro caso y en resumen, observamos una fuerte influencia de las condiciones locales sobre la habilidad termorregulatoria de *N. peruviana*. Los resultados mostraron una concordancia entre los patrones observados en condiciones de terreno y bajo condiciones de laboratorio, *i.e.* menor pérdida de agua en los caracoles provenientes de Taltal, un efecto significativo de la agregación sobre la tasa de pérdida de agua y diferencias en las preferencias térmicas.

Estos resultados enfatizan la necesidad de incorporar las condiciones ambientales locales como una variable relevante dentro de los estudios de la conducta termorregulatoria de gastrópodos intermareales. Ya que, individuos de una misma especie pertenecientes a distintas poblaciones pueden presentar respuestas conductuales dife-

rentes ante un determinado estrés ambiental. Sin embargo, desconocemos si esta conducta posee bases genéticas y si el beneficio debido a la agregación es una estrategia de termorregulación o simplemente un epifenómeno dentro de las habilidades termorregulatorias de este grupo de gastrópodos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer los comentarios de dos revisores anónimos que aportaron valiosas sugerencias para el manuscrito. JMR agradece al importante apoyo y comentarios brindado por Fabio Labra durante el desarrollo del estudio y manuscrito. RES agradece la beca de doctorado Conicyt. JMF. Agradece a la ciudad de Taltal. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos Fondecyt 2980020 (a RES), 2970075 y 4990021 (a JMF) y 1980959 (a FB).

LITERATURA CITADA

- BERTNESS MD & R CALLAWAY (1994) Positive interactions in communities: a post cold war perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- BERTNESS M K, LEONARD G H, LEVINE JM. & JF BRUNO (1999) Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. *Oecologia*. 120: 446-450.
- BOULDING EG & KL VAN ALSTYNE (1993) Mechanisms of differential survival and growth of two species of *Littorina* on wave-exposed and on protected shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 169: 139-166.
- BOYLE PR, SILLAR M & K BRYCESON (1979) Water balance and mantle cavity fluids of *Nucella lapillus* (Linnaeus) (Mollusca: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 40: 41-51.
- CHAPMAN MG (1994) Small- and broad-scale patterns of distribution of the upper-shore littorinid *Nodilittorina pyramidalis* in New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 19: 83-95.
- CHAPMAN MG (1995) Aggregation of littorinid snail *Littorina unifasciata* in New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 213-237.
- CHAPMAN MG (1998) Variability in trail-following and aggregation in *Nodilittorina unifasciata* Gray *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224: 49-71.
- CHAPMAN MG & AJ UNDERWOOD (1994) Dispersal of the intertidal snail *Nodilittorina pyramidalis*, in response to the topographic complexity of the substratum. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 179: 145-169.
- CHAPMAN MG & AJ UNDERWOOD (1996) Influence of tidal conditions, temperature and desiccation on patterns of aggregation of the high-shore periwinkle, *Littorina unifasciata*, in New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 213-237.
- CRONIN G & M HAY (1996) Susceptibility to herbivores depends on recent history of both the plant and animal. *Ecology* 77: 1531-1543.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 128 pp.
- DIRECCION METEOROLOGICA DE CHILE. <http://www.meteochile.cl/caltemp.htm>.
- ETTER RJ (1988) Physiological stress and color polymorphism in the intertidal snail *Nucella lapillus*. *Evolution* 42: 660-680.
- FEARE CJ (1970). Aspects of the ecology of an exposed shore population of dogwhelks *Nucella lapillus* (L.). *Oecologia* 5: 1-18.
- GARRITY S (1984) Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65: 559-574.
- HELMUTH B (1999) Thermal biology of rocky mussel: Quantifying body temperatures using climatological data. *Ecology* 80: 15-34.
- HUGHES RN (1986) A functional biology of marine gastropods. London Croom Helm. 245 pp.
- JOHNSTON I A & AF BENNETT (1996) Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation. Society for Experimental Biology. Seminar Series 59. Cambridge University Press. 419 pp.
- LITTLE C & JA KITCHING (1996) The biology of rocky shores. Oxford University Press Inc., New York. 240 pp.
- MARINCOVICH L (1973) Intertidal mollusks of Iquique, Chile. Natural History Museum Los Angeles County Science Bulletin 16:1-48.
- MORAN MJ (1985) The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 103-114.
- OHGAKIS (1989) Vertical movement of the littoral fringe periwinkle *Nodilittorina exigua* in relation to wave height. *Marine Biology* 100: 443-448.
- ROSSETTI Y, ROSSETTI L & M CABANAC (1989) Annual oscillation of preferred temperature in the freshwater snail *Lymnaea auricularia*: effect of light and temperature. *Animal Behavior* 37: 879-907.
- SANTELICES B (1980) Muestreo cuantitativo de comunidades intermareales de Chile central. *Archivos de Biología y Medicina Experimental (Chile)*13: 413-424.
- SANTELICES B, VASQUEZ J & I MENESES (1986) Patrones de distribución y dietas de un gremio de moluscos herbívoros de Chile central. *Monografías Biológicas (Chile)* 4: 147-171.
- SHICK JM, WIDDOWS J & E GNAIGER (1988) Calorimetric studies of behavior, metabolism and energetics of sessile intertidal animals. *American Zoologist* 28: 161-181.

- SIEGEL S & NJ CASTELLAN (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Second edition McGraw-Hill. 397 pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1997) Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Third edition. W H Freeman and Company, New York. 887 pp.
- SOTO RE & F BOZINOVIC (1998) Behavioral thermoregulation of periwinkle *Nodilittorina peruviana* inhabiting the rocky intertidal of central Chile: a laboratory and fields study. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 375-382.
- SOUTHWARD A J (1958) Note on the temperature tolerances of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographical distribution. *The Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 37: 49-66.
- SANFORD E (1999) Regulation of keystone predation by small change in ocean temperature. *Science* 283: 2095-2097.
- STEVENSON RD (1985a) Body size and limit to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 125: 102-117.
- STEVENSON RD (1985b) The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 126: 326-328.
- UNDERWOOD AJ & KE McFAYDEN (1983) Ecology of the intertidal snail *Littorina acutispira* Smith. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 66: 169-197.