PATRONES DE DESPLAZAMIENTO DEL SOL DE MAR *Heliaster helianthus* (LAMARCK 1816) (ECHINODERMATA: ASTEROIDEA) EN SITIOS CON DISTINTA PRODUCTIVIDAD DE ESPECIES PRESA EN LA COSTA DE CHILE CENTRAL

TESIS

UNIVERSIDAD DE VALPARAISO
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR
Y DE RECURSOS NATURALES
CARRERA DE BIOLOGIA MARINA

MARIO ENRIQUE BARAHONA ESPINOZA

2006

Marc 55373

M
B224p
2006

PATRONES DE DESPLAZAMIENTO DEL SOL DE MAR *Heliaster helianthus* (LAMARCK 1816) (ECHINODERMATA: ASTEROIDEA) EN SITIOS CON DISTINTA PRODUCTIVIDAD DE ESPECIES PRESA EN LA COSTA DE CHILE CENTRAL

UNIVERSIDAD DE VALPARAISO
151
BIBLIOTECA
FACULTAD DE CS. DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

TESIS

Para optar al título profesional de Biólogo Marino

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

MARIO ENRIQUE BARAHONA ESPINOZA

2006

MARIO ENRIQUE BARAHONA ESPINOZA

Esta Tesis ha sido aprobada por la Comisión de Tesis en octubre de 2006

Sergio Navarrete Campos

Director de Tesis

Doris Oliva Ekelund

Co-director de Tesis

Chita Guisado Aránguiz

Patrocinador de Tesis

TABLA DE CONTENIDOS

1. AGRADECIMIENTOS v

LISTA DE TABLAS vi

LISTA DE FIGURAS vii

2. RESUMEN x

3. INTRODUCCION 1

4. OBJETIVOS 8

5. HIPOTESIS 9

6. MATERIALES Y METODOS 10

6.1. Selección de sitios y reclutamiento de presas 10

6.2. Marcaje de *H. helianthus* 13

6.3. Control de manipulación 15

6.4. Medición del desplazamiento de *H. helianthus* 15

6.5. Análisis de datos 19

6.6. Análisis de la dieta 20

7. RESULTADOS 21

7.1. Efecto de manipulación sobre el movimiento de *H. helianthus* 21

7.2. Estimaciones de desplazamiento con datos diarios y semi-diarios 22

7.3. Desplazamientos diarios entre sitios y ciclos lunares 23

7.4. Recaptura 29

7.5. Desplazamientos de largo plazo 31

7.6. Dieta 32

8. DISCUSION 35

8.1. Efecto de la manipulación sobre el movimiento de *H. helianthus* 35

8.2. Estimaciones de desplazamiento con observaciones diarias y semi-diarias 36

8.3. Desplazamientos diarios entre ciclos lunares 37

8.4. Desplazamientos diarios entre sitios 37

8.5. Recaptura 43

8.6. Dieta 45

9. CONCLUSIONES 46

10. REFERENCIAS 47

1. AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mí familia, ya que sin su apoyo y confianza nada de esto hubiera sido posible.

Le doy las gracias al profesor Sergio Navarrete por haberme aceptado como alumno tesista en su proyecto de investigación (FONDECYT Nº 1040787) y por el espacio otorgado en ECIM. También, gracias a las profesoras Doris Oliva y Chita Guisado por aceptar ser parte de la comisión de tesis.

Además, agradezco a los integrantes del equipo de trabajo del profesor Sergio Navarrete: Fredy Veliz, Tatiana Manzur, Mirtala Parragué, Maureen Murua, Joan Escobar, Manuel Castillo, Randy Finke y Fabián Tapia, por su ayuda en terreno y/o análisis de datos y comprensión de papers.

LISTA DE TABLAS

1. Ejemplo de planillas de procesamiento de datos tomados en terreno. Los datos utilizados son las posiciones presentadas en la figura 6. Los valores en azul son los que se ingresan en la fórmula de desplazamiento total 18

2. Análisis preliminar de los datos con una prueba t-Student para medias de muestras con varianzas heterogéneas para cada periodo lunar en cada uno de los sitios. Negritas indica diferencias significativas 26

3. Análisis preliminar de los datos con una prueba t-Student para medias de muestras con varianzas heterogéneas para la totalidad de desplazamientos (ambos periodos lunares) en cada uno de los sitios ajustados con corrección de Bonferroni (nivel de significancia = 0,016). Negritas indica diferencias significativas al nivel de significancia corregido. 28

LISTA DE FIGURAS

1. Sitios comprendidos dentro del área de estudio de reclutamiento y cobertura. De estos, Las Cruces, ECIM y Guanaqueros son los sitios trabajados en este estudio (tomada de Navarrete *et al.* 2005) 11

2. Patrones de reclutamiento y abundancia de presas a través del área de estudio. (a y b) reclutamiento mensual por colector, estandarizado por días de exposición y promediado desde junio de 1998 a diciembre de 2004 en cada sitio de estudio para los cirripedios chthamálidos *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* y el mitílido *Perumytilus purpuratus*. (c y d) abundancia intermareal de adultos. Las abreviaciones son las usadas en la figura 1 (modificado de Navarrete *et al.* 2005) 11

3. Izquierda: aplicación de tinción en los brazos 1 y 10 (ejemplar nº 10). Derecha: ejemplar marcado 14

4. Izquierda: mediación del diámetro. Derecha: registro del peso 14

5. Metodología de registro de posición de los individuos marcados 16

6. Criterio para determinar la distancia recorrida por los individuos marcados. D = desplazamiento total entre un punto y otro. El punto rojo indica la posición inicial, el verde la posición final. Los valores de los desplazamientos son sacados de la tabla 3. 17

7. Efecto de la manipulación (marcación de individuos) sobre el movimiento de los ejemplares durante 12 horas de observación continuada. a) desplazamiento promedio respecto de su posición anterior en el tiempo. b) desplazamiento acumulado en cada hora de medición desde la posición inicial de los individuos a tiempo cero. 21

8. Promedio de los desplazamientos netos (cm/h) (+1 DS) estimados en los mismos individuos marcados en base a periodos de 12 y 24 horas agrupando los tres sitios de estudio y fases del ciclo lunar 22

9. Distribuciones de frecuencia de los desplazamientos en los tres sitios y ambos periodos lunares. A y B Las Cruces, C y D ECIM Sur, E y F Guanaqueros 24

10. Desplazamiento promedio (+ 1 DS) de ambos periodos lunares para el conjunto de datos de desplazamiento en 24 h. Nue = luna nueva, Lle = luna llena, LC = Las cruces, Gua = Guanaqueros periodos lunares en los tres sitios 25

11. Dispersión de los desplazamientos promedios diarios para Las Cruces y ECIM Sur, en relación a la desviación estándar diaria de la altura de la ola. La fecha 17 noviembre indica el punto eliminado para lograr significancia de la regresión 27

12. Promedios globales (+ 1 DS) de los desplazamientos en 24 h por sitio de estudio 27

13. a) altura de la marea en los días de observación, b) desplazamiento promedio diario en ambos periodos lunares en los tres sitios. La nomenclatura de nombres es igual a la usada en la figura 10 28

14. Dispersión de los desplazamientos promedios diarios para los tres sitios de estudio, en relación a la altura de marea 29

15. Porcentajes de recaptura en los periodos de luna nueva en los tres sitios de estudio 29

16. Recaptura (%) de individuos marcados a través del tiempo para los tres sitios de estudio. A: Las Cruces, B: ECIM Sur y C: Guanaqueros. La fecha de los puntos indica el día de marcaje de cohortes de soles. Los días transcurridos son contados a partir de la fecha de marcaje 30

17. Distancias alcanzadas por los ejemplares marcados respecto a su punto (coordenadas) inicial en el transcurso del tiempo. El punto inicial es el día de marcaje. a = Las Cruces, b = ECIM Sur y c = Guanaqueros 31

18. Composición de la dieta de *Heliaster helianthus* en los tres sitios de estudio. a: Las Cruces (N=134), b: ECIM Sur (N=183), c: Guanaqueros (242). La dieta se reporta como la proporción del número total de soles alimentándose que consumen una determinada presa. Los porcentajes suman más de 100% ya que un ejemplar de *H. helianthus* puede consumir varios tipos de presa a la vez 33

19. Porcentaje (%) de ejemplares marcados observados alimentándose durante los monitoreos en ambos periodos lunares (Nueva, Llena). LC: Las Cruces, Gua: Guanaqueros. El N de muestreo sobre las barras está conformado por los 45 soles inicialmente marcados más la recaptura en cada periodo 34

20. Porcentaje (%) de ejemplares marcados observados alimentándose en los tres sitios de estudio considerando ambos periodos lunares. El N de muestreo sobre las barras está dado por la suma de la recaptura de ambos periodos lunares (ver figura 19) 34

2. RESUMEN

En los últimos 10 años se ha demostrado que gran parte de la variabilidad observada en comunidades intermareales rocosas a escalas de unos pocos a decenas de kilómetros pueden ser explicadas por variaciones en los ingresos bottom-up, tales como nutrientes, material particulado y el reclutamiento de especies básales que son presa de niveles superiores. Varios estudios experimentales han demostrado que la variación en el reclutamiento de presas puede afectar el patrón e intensidad de depredación sobre ellos. Sin embargo, el efecto de las diferencias del reclutamiento de presas en los depredadores y los mecanismos por los cuales los depredadores se ajustan a estas diferencias son aún poco conocidos. En este estudio, mediante la prueba t-Student para datos con varianzas heterogéneas, se evalúan las tasas de desplazamiento de ejemplares marcados del sol de mar *Heliaster helianthus* entre sitios con grandes diferencias en disponibilidad (reclutamiento y abundancia de adultos) de sus principales presas, el mitílido *Perumytilus purpuratus* y los cirripedios chthamálidos *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus*. Los resultados del seguimiento de individuos marcados muestran que la magnitud de los desplazamientos diarios de *H. helianthus* es baja (< 3 m/día), así, la especie es sedentaria. Se observa variación temporal en las tasas de desplazamiento diario, al parecer relacionada en parte al ciclo lunar y especialmente a la intensidad del oleaje. Se observaron diferencias significativas del desplazamiento entre sitios, las que están inversamente relacionadas con la productividad (cobertura, reclutamiento) de sus principales especies presa. Así mismo, los sitios con mayores desplazamientos son los que presentaron mayor frecuencia de alimentación.

3. INTRODUCCION

En ecología de comunidades uno de los temas centrales es el análisis de los factores responsables de la organización comunitaria, y algunos de los estudios más importantes han sido realizados en comunidades marinas bentónicas (Menge 1982, 2000; Castilla & Paine 1987, Underwood 2000). El carácter sésil de las especies presa y el lento movimiento de la mayoría de los invertebrados depredadores hacen que las comunidades bentónicas intermareales sean susceptibles de manipulación experimental (Dayton 1971), lo que ha contribuido a la ejecución de una gran cantidad de estudios ecológicos llevados a cabo en diversas latitudes (Peterson 1979). Con el objetivo de sintetizar los factores esenciales que controlan las comunidades, Menge & Sutherland (1987) proponen un modelo de regulación comunitaria, centrado en tres procesos ecológicos: factores físicos, depredación y competencia, todos los cuales serían modulados por las tasas de reclutamiento de las especies. Dentro de estos factores, la depredación y competencia han recibido la mayor atención de los investigadores (p.e. Connell 1961a, 1961b, 1972, Paine 1966, 1969a, 1969b, 1971, Dayton 1971, 1975, Menge 1976, Fairweather *et al.* 1984, Castilla & Paine 1987, Durán & Castilla 1989, Navarrete 1996, Navarrete & Menge 1996).

Algunos de los experimentos clásicos en depredación se han realizado en la costa de Chile. Por ejemplo, Paine *et al.* (1985) realizaron experimentos de remoción del sol de mar *Heliaster helianthus* (Lamarck 1816) en el intermareal rocoso de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM), Las Cruces. Al igual que en las remociones de *Pisaster ochraceus* hechas por Paine (1966, 1974) en las costas de Washington, los autores removieron manualmente a *H. helianthus* desde un área y dejaron un sitio control sin perturbar. En el sitio de

exclusión de *H. helianthus* se observó el aumento de cobertura promedio de *Perumytilus purpuratus*, desde un 59% a 79% y la subsiguiente extensión de su límite inferior y reducción de la diversidad local. Estos efectos ocurrieron luego de dos años de iniciada la remoción de *H. helianthus*, lo que coincide con los resultados de Paine (1966, 1971,1974) y demuestran que *H. helianthus* tiene efectos importantes sobre el límite inferior de distribución de *P. purpuratus*. Por ello *H. helianthus* junto al gastrópodo *Concholepas concholepas* son especies clave en la zona intermareal (Paine 1969b, Navarrete & Castilla 2003).

La depredación y la competencia han sido los factores más utilizados para estudiar los procesos que generan los patrones comunitarios, sin embargo se ha dejado de lado un proceso no menos importante, como es el reclutamiento y el efecto ascendente de las presas sobre los depredadores (control "bottom-up"). Este control "bottom-up" se refiere a "la dependencia directa o indirecta de la estructura comunitaria en los factores que producen variación en los niveles tróficos inferiores o en sus recursos" (Menge 1992). Navarrete *et al.* (2000) atribuyen esta falta de estudios orientados a cuantificar los efectos de las presas en los depredadores a las dificultades logísticas de incorporar grandes escalas temporales y espaciales sobre las cuales las presas afectan la dinámica poblacional de los depredadores.

Si bien en hábitats marinos bentónicos se supuso que los procesos "bottom-up" (principalmente nutrientes y fitoplancton) tenían efectos menores en las comunidades, desde mucho tiempo es ampliamente aceptado como uno de los principales factores causantes de variación en la estructura comunitaria de hábitats terrestres y dulceacuícolas (Carpenter *et al.* 1985, 2001, Fretwell 1987, Power 1992). Sin embargo, con la publicación del artículo clásico de Menge (1992)

cambia esta noción y sugiere que gran parte de la variabilidad observada en comunidades intermareales rocosas separadas por pocos a decenas de kilómetros pueden ser explicadas por variaciones en los ingresos "bottom-up". Por ejemplo, la variación en el arribo de nuevos individuos a las poblaciones locales es actualmente reconocido como uno de los principales factores que controlan la interacción entre especies y la regulación comunitaria en ecosistemas marinos (p.e. Underwood & Denley 1984).

Estudios experimentales en terreno han demostrado que la variación en el reclutamiento de presas puede afectar en gran medida el patrón e intensidad de depredación sobre ellos (Menge *et al.* 1994, Robles *et al.* 1995, Robles 1997, Navarrete *et al.* 2005). Sin embargo, el efecto de las diferencias del reclutamiento de presas en los depredadores es en gran medida desconocido, pese al importante rol que las interacciones depredador-presa han jugado en el estudio de comunidades marinas (Underwood & Denley 1984, Menge & Sutherland 1987, Lubchenco & Real 1991). Datos de terreno en el hemisferio norte sugieren que altas tasas de reclutamiento de presas pueden conducir a grandes densidades de depredadores (Menge *et al.* 1994, Robles 1997). No obstante, los mecanismos por los cuales los depredadores se ajustan a las diferencias en el reclutamiento de presas y si estas respuestas influencian la estructura poblacional de los depredadores son aún desconocidos. A lo largo de las costas de Oregon y Washington, Spigth & Emlen (1976), Spigth (1981,1982) registraron cambios numéricos y Menge *et al.* (1994), Wootton (1994) y Wieters & Navarrete (1998) cambios en el comportamiento de poblaciones de *Ostrina* (= *Nucella*) *emarginata*, los que al parecer se corresponden con los cambios en la disponibilidad de alimento que se presentan en escalas de unos pocos a decenas de metros. Esto sugiere a los autores que el alimento puede ser un factor que

controlaría las poblaciones de este depredador con desarrollo directo. Por otro lado, Wieters & Navarrete (en revisión) encuentran cambios en la dieta, movimiento y mortalidad en los caracoles *Ostrina emarginata* y *Acanthina spirata* entre sitios con tasas diferentes de reclutamiento de presas.

Estos resultados sugieren que los cambios en la abundancia y por ende en la disponibilidad de presas tendrían consecuencias directas sobre sus principales depredadores. En sitios donde las presas sésiles son escasas, los depredadores deberían ocupar más tiempo y recorrer mayores distancias para ubicarlas. Además, en el caso de *Heliaster*, las especies presas alternativas móviles (p.e. lapas, caracoles, jaibas intermareales) deberían ser más frecuentes en la dieta y, al contrario de mitílidos y cirripedios, estas especies presa presentan menor densidad y cambian de posición habitualmente. Por ello en sitios donde las presas sésiles son abundantes los depredadores tendrían que desplazarse menos para obtener su alimento en comparación con los sitios en donde éstas son escasas. Keesing & Lucas (1992) estudiando las tasas de movimiento de *Acanthaster planci* encuentran que estas estrellas en áreas de baja cobertura (< 10%) de coral (su principal fuente de alimento) se mueven 3 veces más por día que en áreas de mayor disponibilidad de alimento (> 30% de cobertura de coral). Así mismo, De'ath & Moran (1998) mencionan que *Acanthaster planci* tiende a moverse más en lugares con condiciones de bajo alimento que en zonas con buenas condiciones de alimento. Robles *et al.* (1995) observan que la estrella *Pisaster ochraceus* bajo condiciones naturales de alimento recorren algunas veces > 3 m verticalmente y > 10 m a lo largo de la costa para alcanzar a sus presas en el intermareal. Realizando experimentos de adición y remoción de mitílidos los autores observaron respuestas de agregación rápidas por parte de esta estrella en respuesta a la

variación en el reclutamiento de su principal presa, el mitílido *Mytilus californianus*.

Otra variable que podría afectar la actividad, y por ello, el desplazamiento de los depredadores, es el periodo lunar. En organismos vivos, hay numerosos fenómenos que se repiten con regularidad, obedeciendo a algún tipo de reloj interno que muestra un ritmo asociado a ciclos externos (Brady 1979). Dependiendo de la frecuencia con que se repiten, estos ritmos pueden ser circamareales (12,4 h), circadianos (24 h), circasemilunar (15 d), circalunar (29 d) o circanual (1 año) (Palmer 1990). Ritmos de actividad asociados a la periodicidad lunar han sido descubiertos para organismos planctónicos hasta mamíferos, siendo asociados con periodos de alimentación, escape a depredadores y estrés ambiental, y a la reproducción. Por ejemplo, ritmos circadianos de desplazamiento han sido descritos para el amfípodo *Talitrus saltator* (Bregazzi & Naylor 1972, Williams & Naylor 1978). Ritmos de actividad circamareal y circadiano han sido demostrados para las jaivas *Liocarcinus holsatus* y *L. depurator*, respectivamente (Abello *et al.* 1991). En mamíferos, Sepúlveda *et al.* (2001), por ejemplo, encuentran variaciones circadianas y circanuales en las densidades poblacionales del lobo común *Otaria flavescens*, estando las primeras relacionadas a la actividad de alimentación y las segundas a la actividad reproductiva. Para animales intermareales bentónicos también hay registros de patrones de actividad rítmica, los que están particularmente sincronizados con los ciclos maréales[1]. Ejemplos de ello son las actividades rítmicas descritas para la mayoría de las especies de

[1] **IX REUNION ANUAL SOCIEDAD DE ECOLOGIA DE CHILE.** . *Biol. Res.*. [online]. 2000, vol.33, no.1 [citado 18 Julio 2006], p.r37-r54. Disponible en la World Wide Web: <http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0716-97602000000100011&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0716-9760.

Siphonaria (p.e. Cook 1971; Cook & Cook 1978, 1981; Berteness *et al.* 1981, Hulingns 1985).

En especies de lapas chilenas, Pino *et al.* (1994) encuentran ritmos de actividad circadiano en *Fissurella crassa*. Castilla & Guisado (1979), mediante experimentos en laboratorio con *Concholepas concholepas*, encuentran que la actividad de alimentación de este depredador se desarrolla preferentemente de noche y de manera concomitante con la actividad locomotora, dando un indicio de frecuencia circadiana en la alimentación. En asteroideos, Robles *et al.* (1995) describe un patrón circamareal para la estrella *Pisaster ochraceus*, la cual se mueve hacia el intermareal alto para alimentarse con el avance de la marea y hacia el intermareal bajo con el descenso de la marea.

El sol de mar *Heliaster helianthus* se distribuye desde Ecuador (ca. 2° S) hasta el sur de Valparaíso (ca. 33° S). Es una de las cinco especies de asteroideos presentes en el norte y centro de Chile (Viviani 1978) y uno de los invertebrados más comunes del intermareal rocoso. Si bien puede encontrarse en el submareal hasta profundidades de 5-6 m aproximadamente, estos suelen ser individuos aislados o grupos poblacionales más reducidos (Castilla 1981). La especie es un depredador generalista de amplio espectro trófico (Castilla 1981, Paine *et al.* 1985, Navarrete & Manzur, en revisión). Pese a la gran amplitud en la dieta, todos los estudios coinciden en que depredan más fuertemente sobre mitílidos y cirripedios (Castilla 1981, Tokeshi 1989, Navarrete & Manzur en revisión). Esta amplitud de dieta y preferencia por mitílidos y cirripedios se repite en otras especies del genero *Heliaster*, por ejemplo *H. kubiniji* (Dungan *et al.* 1982), *H. microbrachius* (Menge 1982) y también en las estrellas *Pisaster ochraceus* (Paine 1966, 1974) y *Leptasterias hexactis* (Menge 1972).

Para marcar asteroideos varios autores han desarrollado distintas técnicas, aunque sin muy buenos resultados. Kurihara (1998) realizó marcas en la superficie aboral con un objeto caliente, pero esta técnica sirve sólo para asteroideos que no autotomicen fácilmente sus brazos (que no es el caso de *H. helianthus*). Stump & Lucas (1990) individualizaron ejemplares de acuerdo al patrón existente en la madreporita o a patrones de pigmentación de las espinas, lo que tampoco se puede utilizar en *H. helianthus* ya que posee una madreporita y espinas muy pequeñas. Una técnica mucho más practicable en terreno es la desarrollada por Feder (1955) mediante la aplicación de tinciones vitales, lo cual permite establecer patrones de tinción individuales. Siguiendo esta línea de individualización de ejemplares, Masuero & Navarrete (datos no publicados) desarrollaron la técnica de marcaje mediante la aplicación de tinción vital Azul Nilo (Merk, CAS 3625-57-8). La tinción es inocua para los individuos (supervivencia 100%) y el comportamiento alimentario no cambia respecto de los controles. La tinción además posee gran durabilidad, logrando reconocer fácilmente individuos hasta 9 meses después de la marcación (Masuero & Navarrete, datos no publicados). Otra gran ventaja de la técnica es que puede aplicarse directamente en terreno.

El propósito de la presente investigación es determinar, mediante el seguimiento de ejemplares marcados, si las poblaciones del depredador *H. helianthus* presentan cambios en el patrón o la magnitud de sus desplazamientos entre los periodos de luna nueva y luna llena (circasemilunar) y entre sitios con grandes diferencias en disponibilidad (reclutamiento y abundancia de adultos) de sus principales presas, el mitílido *Perumytilus purpuratus* y los cirripedios chthamálidos *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus*.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general:

Determinar las tasas de desplazamiento del sol de mar *Heliaster helianthus* en los periodos de luna nueva y luna llena en sitios con distinta productividad (= reclutamiento) y abundancia de sus principales presas en Chile central.

4.2. Objetivos específicos:

- Desarrollar la metodología de marcaje y seguimiento de soles en terreno.

- Comparar la magnitud del desplazamiento de *Heliaster helianthus* entre periodos de luna nueva y luna llena en los distintos sitios de estudio.

- Comparar las magnitudes de desplazamiento de *Heliaster helianthus* entre sitios con distinta productividad (reclutamiento) y abundancia de sus principales presas.

5. HIPOTESIS

H_1 : La magnitud de los desplazamientos de *Heliaster helianthus* es igual en los periodos de luna nueva y luna llena.

Ha : La magnitud de los desplazamientos de *Heliaster helianthus* es distinta en los periodos de luna nueva y luna llena.

H_2 : La magnitud de los desplazamientos de *Heliaster helianthus* es igual en sitios con distinta productividad (reclutamiento) y abundancia (cobertura de adultos) de sus principales presas.

Ha : La magnitud de los desplazamientos de *Heliaster helianthus* es distinta en sitios con baja disponibilidad de presas que en sitios con alta disponibilidad.

6. MATERIALES Y METODOS

6.1. Selección de sitios y reclutamiento de presas. Para observar los potenciales cambios en la magnitud del desplazamiento de *Heliaster helianthus* se eligieron 3 sitios con diferentes tasas de reclutamiento y cobertura del mitílido *Perumytilus purpuratus* y de los cirripedios chthamálidos *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus,* las principales presas de *H. helianthus* (Castilla 1981, Castilla & Paine 1987). Actualmente el equipo de trabajo del profesor Sergio Navarrete de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM), ubicada en Las Cruces, cuenta con información de las tasas de reclutamiento de estas especies de invertebrados intermareales para 16 sitios, extendidos sobre mas de 800 Km, aproximadamente entre La Serena y Pichilemu (Fig.1). El reclutamiento de cirripedios fue cuantificado en placas Plexiglass de 10x10 cm cubiertas con Safety Walk®, desplegadas en la zona intermareal media-alta. El reclutamiento de mitílidos se cuantificó en almohadillas plásticas Tuffy de 10 cm de diámetro, dispuestas en la zona intermareal media. Para más detalles de los métodos y sitios ver Martínez & Navarrete (2002), Navarrete *et al.* (2002, 2005). Placas y Tuffys fueron reemplazados mensualmente en cada sitio lo que generó series de tiempo del reclutamiento de estas especies durante los pasados siete años (1997-2004), pudiendo ser observado claramente marcadas diferencias a lo largo de la región de estudio (Fig. 2).

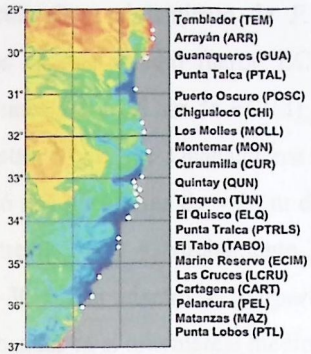


Figura 1. *H. helianthus*. Sitios comprendidos dentro del área de estudio de reclutamiento y cobertura. De estos, Las Cruces, ECIM y Guanaqueros son los sitios trabajados en este estudio (Tomada de Navarrete *et al.* 2005).

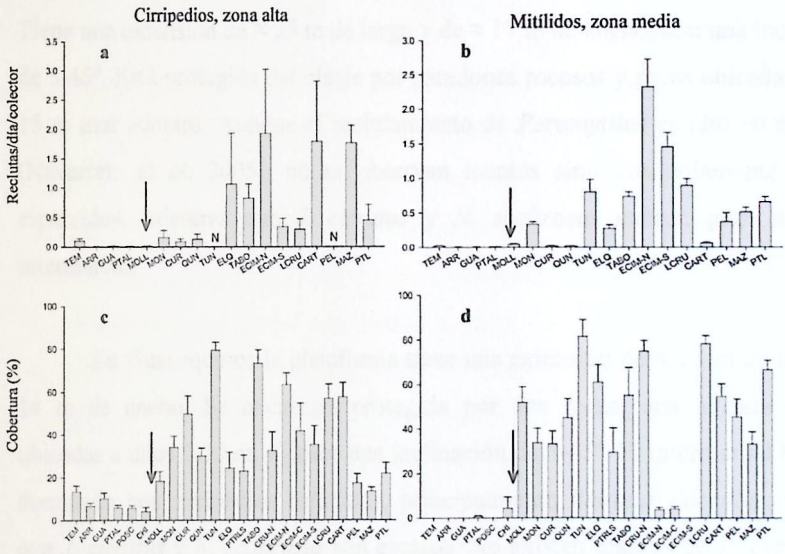


Figura 2. *H. helianthus*. Patrones de reclutamiento y abundancia de presas a través del área de estudio. (a y b) reclutamiento mensual por colector, estandarizado por días de exposición y promediado desde junio 1998 a diciembre de 2004 en cada sitio de estudio para los cirripedios chthamálidos *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* y el mitílido *Perumytilus purpuratus*. (c y d) abundancia intermareal de adultos. Las abreviaciones son las usadas en la figura 1 (modificado de Navarrete *et al.* 2005).

Los sitios con alto reclutamiento de *P. purpuratus*, *J. cirratus* y *N. scabrosus* utilizados en este estudio fueron ECIM (33°30'S, 71°39'W) y Las Cruces (apartado a unos 500 m al sur de ECIM), y el sitio contrastante con bajo reclutamiento de estas presas fue Guanaqueros (30°11'S). En el área de Las Cruces se seleccionó una plataforma de ≈ 20 m de largo y ≈ 16 m de ancho, con una inclinación entre 0 y 45° y parcialmente protegida del oleaje por rocas ubicadas a unos 20-30 m mar adentro. *P. purpuratus*, *J. cirratus* y *N. scabrosus* forman conspicuas bandas en el intermareal medio y alto respectivamente.

La plataforma en ECIM Sur está al interior de la Reserva Marina de ECIM, está rodeada de pozones y canalones con continuo recambio de agua. Tiene una extensión de ≈ 25 m de largo y de ≈ 17 m de ancho, con una inclinación de 5-45°. Está protegida del oleaje por paredones rocosos y rocas ubicadas a unos 15 m mar adentro. Aunque el reclutamiento de *Perumytilus* es alto en este sitio (Navarrete *et al.* 2005), no se observan mantos sino que solamente parches esparcidos, mientras que *J. cirratus* y *N. scabrosus* cubren gran parte del intermareal.

En Guanaqueros la plataforma tiene una extensión de ≈ 23 m de largo y ≈ 14 m de ancho. Se encuentra protegida por dos rocas, una a cada costado, ubicadas a unos 5-10 m, y posee una inclinación de 5-45°. El intermareal bajo está dominado por cirripedios balánidos, principalmente *Balanus flosculus*, mientras que *J. cirratus* y *N. scabrosus* son escasos. No existen mantos de *P. purpuratus*, siendo superado por *Semimytilus algosus* y *Brachidontes granulata*, los se que se encuentran en baja abundancia asociados a *Gelidium chilense*. El reclutamiento de *P. purpuratus* es bajo en este sitio.

La composición y abundancia (cobertura) intermareal de *P. purpuratus*, *J. cirratus* y *N. scabrosus* fue estimada a través de transectos paralelos a la línea de costa en los niveles intermareales bajos, medio y alto en dos a tres plataformas en cada sitio en 7-12 cuadrantes de 50 x 50 cm con 81 puntos de intersección. Para más detalles de la metodología empleada ver Broitman *et al.* (2001) y Navarrete *et al.* (2005). Debido a que los datos de cobertura que aquí interesan son los de *P. purpuratus*, *J. cirratus* y *N. scabrosus* y la densidad de lapas y chitones, no se presentan detalles de patrones comunitarios. Para cuantificar la densidad de *H. helianthus* se contó el número de individuos presentes en áreas definidas en cada plataforma. En Las Cruces el área fue de 139 m^2, en ECIM Sur 274 m^2 y en Guanaqueros 208 m^2.

6.2. Marcaje de *H. helianthus*. Para marcar los individuos se aplicó la tinción vital Azul Nilo en la superficie oral de los brazos (Fig. 3). Para individualizar cada ejemplar se aplicó el siguiente protocolo: se identificaron los dos brazos que limitan con la madreporita, quedando estos dos brazos sin numerar ni pintar. Posteriormente se pintó el primer brazo (adyacente a uno de los brazos que limita con la madreporita) ubicado en sentido horario, y un segundo brazo que coincide con el número de registro del individuo. De esta manera, el individuo # 2 tenía los brazos 1 y 2 pintados, el individuo 3 los brazos 1 y 3, y así sucesivamente. Puesto que esta técnica está limitada por el número de brazos, al superar el número de brazos se marcó el último de ellos y se siguió contando en sentido contrario hasta el número deseado, el que también se pintó.



Figura 3. *H. helianthus.* Izquierda: aplicación de tinción en los brazos 1 y 10 (ejemplar n° 10). Derecha: ejemplar marcado.

Luego de marcados, se registró el diámetro máximo (mm) (longitud de extremo a extremo de los brazos), peso (g) (Fig. 4), número de brazos, si la estrella estaba comiendo (tipo de presa) o no, y el tipo de substrato y nivel del intermareal en que se encontraba. El proceso de marcaje y toma de datos duró aproximadamente 2-3 minutos, después del cual los ejemplares fueron devueltos al mismo punto del cual fueron sacados (asegurándose de que se adhirieran fuertemente al sustrato). En cada sitio se marcaron 45 individuos.



Figura 4. *H. helianthus.* Izquierda: medición del diámetro. Derecha: registro del peso.

6.3. Control de manipulación. Para evaluar si la manipulación (remoción y marcaje) tiene un efecto en el comportamiento (desplazamiento, alimentación) de *H. helianthus*, se realizaron comparaciones entre el desplazamiento de ejemplares manipulados y ejemplares control sin manipular. Para ello durante una marea baja en una plataforma separada ≈ 150 m al norte del sitio de Las Cruces, se seleccionó al azar un grupo de 6 ejemplares, los cuales se manipularon de la misma forma en que se marcaron los individuos bajo estudio, y otro grupo de 6 ejemplares que fue identificado en terreno, pero no fue manipulado de ninguna manera. La medición del desplazamiento se realizó marcando la posición inicial de cada individuo con masilla epóxica en la roca. A intervalos de tiempo de 0.33, 2, 5, 9 y 12 horas se midió la distancia recorrida.

6.4. Medición del desplazamiento de *H. helianthus*. Para cuantificar el desplazamiento de *H. helianthus* se utilizó un sistema de medición en ejes de coordenadas cartesianas. En cada sitio se dispuso un eje de referencia (eje X), paralelo a la línea de costa, fijado al substrato mediante pernos de acero inoxidable. Sobre este eje se extendió una huincha graduada en sentido sur-norte. La longitud del eje de referencia fluctuó entre 20 y 25 m, dependiendo de la extensión de cada plataforma. La posición en el eje de referencia X de todos los ejemplares marcados se determinó en ángulo recto desde la huincha hasta el individuo. Usando una T de madera con la parte superior (horizontal) paralela al eje X y proyectando su parte vertical mediante una cuerda hasta la posición del individuo (Fig. 5), se marcó la posición en X y se midió la distancia hasta el individuo, la que corresponde a la posición en el eje Y.



Figura 5. *H. helianthus*. Metodología de registro de posición de los individuos marcados.

Cuando un ejemplar se encontró al sur del transecto X se le asignó un valor negativo (-X). La posición desde el eje X hacia el intermareal alto se asignó con valores positivos (+Y) y desde allí al intermareal bajo (cinturón de *Lessonia*) valores negativos (-Y). La búsqueda de los ejemplares marcados se realizó abarcando el área original de marcaje y se extendió varios metros alrededor. En las zonas más protegidas la búsqueda abarcó el submareal somero mediante buceo a resuello en pozas y canalones.

Para determinar la distancia recorrida por un individuo en muestreos sucesivos se asumió que los individuos recorren la distancia más corta entre dos puntos, en línea recta (Fig. 6). Así, las posiciones sucesivas de los depredadores

fueron analizadas mediante el Teorema de Pitágoras, usando los valores X e Y en la ecuación:

$$D = \sqrt{|\Delta X|^2 + |\Delta Y|^2}$$

Donde:

D = Desplazamiento total (cm) entre los intervalos de tiempo t_1 y t_2

$|\Delta X|$ = Valor absoluto de la diferencia entre $Xt_{=1}$ y $Xt_{=2}$, del desplazamiento en el eje X (cm)

$|\Delta Y|$ = Valor absoluto de la diferencia entre $Yt_{=1}$ y $Yt_{=2}$, del desplazamiento en el eje Y (cm)

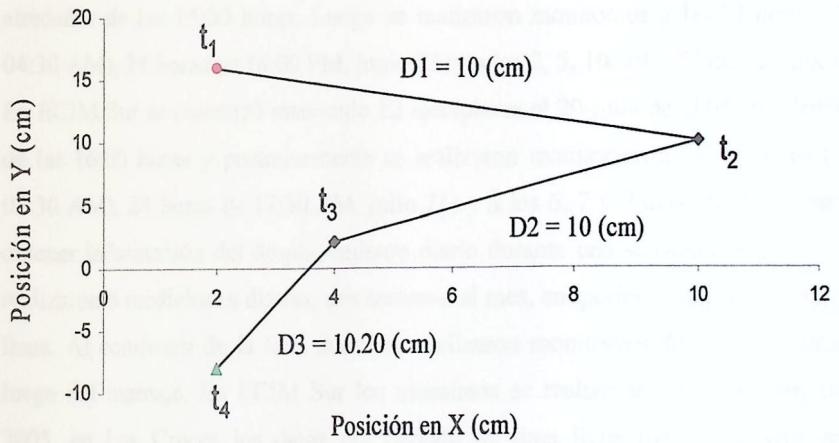


Figura 6. *H. helianthus*. Criterio para determinar la distancia recorrida por los individuos marcados. D = desplazamiento total entre un punto y otro. El punto rojo indica la posición inicial, el verde la posición final. Los valores de los desplazamientos son sacados de la Tabla 3.

Un ejemplo de las planillas construidas para el procesamiento de los datos de coordenadas es presentado en la Tabla 1, cuyas coordenadas (posiciones en los ejes) corresponden a las de la figura 6.

Tabla 1. *H. helianthus*. Ejemplo de planillas de procesamiento de datos tomados en terreno. Los datos utilizados son las posiciones presentadas en la figura 6. Los valores en azul son los que se ingresan en la fórmula de desplazamiento total.

Sitio	Mes	Periodo lunar	N° Sol	Fecha	Posición X	Posición Y	|ΔX|	|ΔY|	|ΔX|2	|ΔY|2	D (cm)
ECIM Sur	Septiembre	Nueva	1	01-Sep-05	2	16	8	6	64	36	10
ECIM Sur	Septiembre	Nueva	1	02-Sep-05	10	10	6	8	36	64	10
ECIM Sur	Septiembre	Nueva	1	03-Sep-05	4	2	2	10	4	100	10,20
ECIM Sur	Septiembre	Nueva	1	04-Sep-05	2	-8					

Para tener los primeros registros de desplazamientos y afinar detalles de la técnica a emplear, el primer marcaje se realizó el 22-junio de 2005 en Las Cruces. Se marcaron 14 ejemplares. El marcaje se realizó en la marea baja de la tarde, alrededor de las 15:00 horas. Luego se realizaron monitoreos a las 12 horas (≈ 04:30 AM), 24 horas (≈ 16:00 PM, junio 23) y a los 2, 5, 10, 19 y 54 días después. En ECIM Sur se comenzó marcando 12 ejemplares el 20-julio de 2005, alrededor de las 16:00 horas y posteriormente se realizaron monitoreos a las 12 horas (≈ 03:30 AM), 24 horas (≈ 17:30 PM, julio 21) y a los 6, 7 y 9 días. Además, para obtener información del desplazamiento diario durante una semana completa, se realizaron 6 mediciones diarias, dos semanas al mes, en periodos de luna nueva y llena. Al comienzo de la luna nueva se realizaron monitoreos de 12 y 24 horas luego del marcaje. En ECIM Sur los muestreos se realizaron en septiembre de 2005, en Las Cruces los datos del periodo de luna llena fueron tomados en noviembre de 2005 y los de luna nueva en enero de 2006. En Guanaqueros en diciembre de 2005. Cada día la toma de datos se prolongó por 3-5 horas.

6.5. Análisis de datos. Puesto que la mayoría de las observaciones se realizaron cada 24 h, las distancias estimadas representan desplazamiento neto durante este periodo de tiempo y no el movimiento real de los individuos en igual periodo. Para determinar en qué medida las estimaciones de 24h subestiman movimiento, se comparó el desplazamiento de los mismos individuos registrado en periodos de 12h y 24h. En cada sitio se seleccionaron los ejemplares para los cuales se disponían de registros de desplazamiento en ambos periodos y sus desplazamientos promedio se compararon mediante una prueba de t-Student para datos pareados.

Para comparar la magnitud del desplazamiento de *H. helianthus* entre los sitios y entre periodos lunares (llena, nueva), se consideraron datos de desplazamiento neto en 24 horas. Dado que en cada periodo lunar se hicieron monitoreos durante 6 días, los mismos ejemplares fueron medidos varias veces. Para mantener la independencia de las observaciones y mantener los individuos como réplicas, previo a los análisis se promediaron los desplazamientos por individuo. En forma preliminar y puesto que no fue posible estabilizar las varianzas entre los grupos, los promedios de desplazamiento por periodo lunar en cada sitio fueron analizados mediante la prueba t-Student para comparar medias de dos muestras cuyas varianzas son heterogéneas. La misma prueba se utilizó para comparar los promedios globales entre sitios. Para ello, los datos de desplazamiento de ambos periodos lunares por sitio se agruparon y se obtuvo la media del sitio.

Adicionalmente, se obtuvieron datos de altura del mar medidos cada una hora en el mareógrafo de ECIM con el objeto de estimar las condiciones predominantes de oleaje durante los días de muestreo. Aunque la frecuencia de

medición del mareógrafo es demasiado baja para medir oleaje, estudios realizados en ECIM sugieren que la magnitud de la desviación diaria en altura del mar esta bien correlacionada con la magnitud del oleaje de ese día.

6.6. Análisis de la dieta. Para determinar las presas consumidas por *H. helianthus*, los ejemplares fueron sacados del substrato y se examinó la superficie oral. Se identificaron (generalmente hasta especie) todas las presas digeridas o en proceso de digestión dentro o en torno de la cavidad oral y aquellas retenidas por los podios.

7. RESULTADOS

7.1. Efecto de manipulación sobre el movimiento de *H. helianthus*. La metodología aplicada para la marcación y posterior reconocimiento de los ejemplares provoca una alteración temporal y leve del movimiento de los individuos. Los ejemplares marcados se movieron alrededor de 10-15 cm más que los no manipulados durante las primeras 5 h siguientes a la manipulación (Fig. 7a). Al cabo de 9 horas de seguimiento, el movimiento de ejemplares manipulados y no manipulados fue similar (9,2 cm y 12,2 cm, respectivamente) (Fig. 7a).

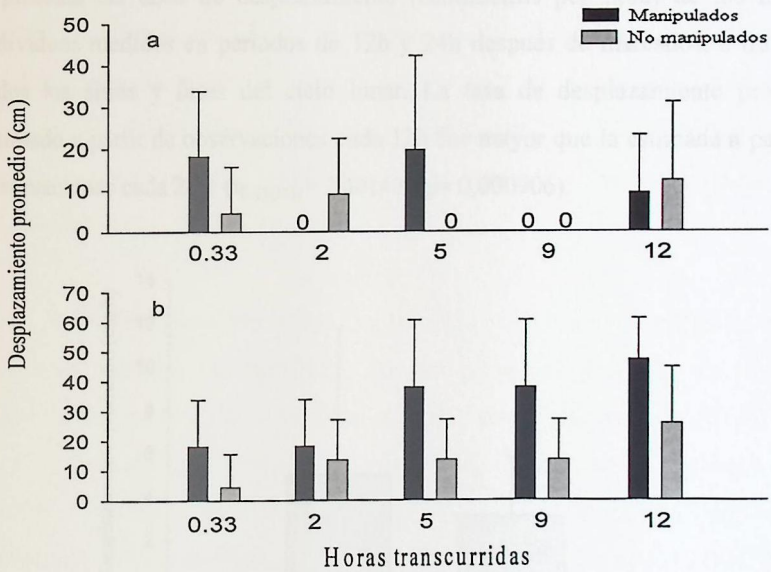


Figura 7. *H. helianthus*. Efecto de la manipulación (marcación de individuos) sobre el movimiento de los ejemplares durante 12 horas de observación continuada. **a)** desplazamiento promedio (+1 DS) respecto de su posición anterior en el tiempo. **b)** desplazamiento acumulado (+1 DS) en cada hora de medición desde la posición inicial de los individuos a tiempo cero.

Debido a las diferencias iniciales en las tasas de movimiento, el desplazamiento total acumulado en las 12 horas fue mayor en los ejemplares manipulados que en los no manipulados (45,3 cm y 25,2 cm, respectivamente) (Fig. 7b). Esto indica que la manipulación afecta temporalmente (primeras 4-9 horas) el movimiento de los individuos y por ello las estimaciones de movimiento, especialmente las medidas en cortos intervalos de tiempo (< 12h) deben tomarse con precaución ya que pueden sobre-estimar el movimiento de los individuos en condiciones naturales.

7.2. Estimaciones de desplazamiento con datos diarios y semi-diarios. La figura 8 presenta las tasas de desplazamiento (centímetros por hora) de los mismos individuos medidos en periodos de 12h y 24h después de marcados, a través de todos los sitios y fases del ciclo lunar. La tasa de desplazamiento promedio estimado a partir de observaciones cada 12h fue mayor que la estimada a partir de observaciones cada 24h ($t_{0.05[123]} = 3.401409$, $p = 0{,}000906$).

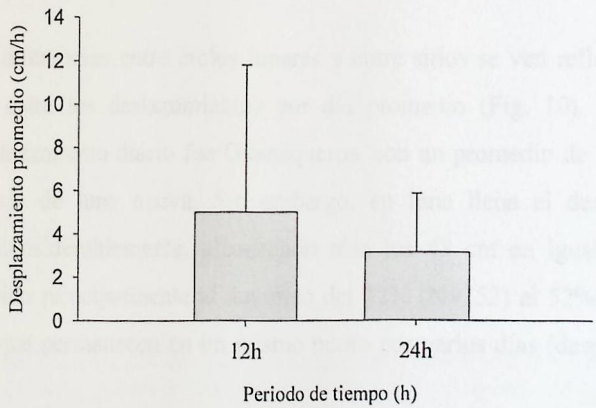


Figura 8. *H. helianthus*. Promedio de los desplazamientos netos (cm/h) (+1 DS) estimados en los mismos individuos marcados en base a periodos de 12 y 24 horas agrupando los tres sitios de estudio y fases del ciclo lunar.

7.3. Desplazamientos diarios entre sitios y ciclos lunares. Las distribuciones de frecuencia de los desplazamientos en los tres sitios de estudio revelan que los desplazamientos de corta distancia (< 50 cm) son los más frecuentes (Fig. 9). La distribución de desplazamientos en la población de soles marcados no siguió una distribución normal, sino que distribuciones muy sesgadas hacia valores extremos de desplazamiento por unos pocos individuos y una mayoría de individuos que no se mueve o se mueve muy poco (Fig. 9).

Los mayores desplazamientos (> 11 m en 24h) se observaron en ECIM y Guanaqueros, pero rara vez se observan desplazamientos mayores a 3 m por día en cualquiera de los sitios. Algunas diferencias entre fases del ciclo lunar son aparentes en las distribuciones de frecuencia. En Guanaqueros se observó el cambio más pronunciado; en luna nueva un 34% se movió menos de 50 cm mientras que en luna llena el porcentaje aumentó a 67%. En ECIM Sur ocurrió algo similar, con mayores desplazamientos en luna nueva que en luna llena, pero no ocurrió lo mismo en Las Cruces.

Las diferencias entre ciclos lunares y entre sitios se ven reflejadas en las diferencias entre los deslazamientos por día promedio (Fig. 10). El sitio con mayor desplazamiento diario fue Guanaqueros, con un promedio de 152 cm/24 h en el periodo de luna nueva. Sin embargo, en luna llena el desplazamiento disminuye considerablemente, alcanzando sólo los 48 cm en igual periodo de tiempo, debido principalmente al aumento del 22% (N=152) al 52% (N=120) de ejemplares que permanecen en un mismo punto por varios días (desplazamientos = 0 cm).

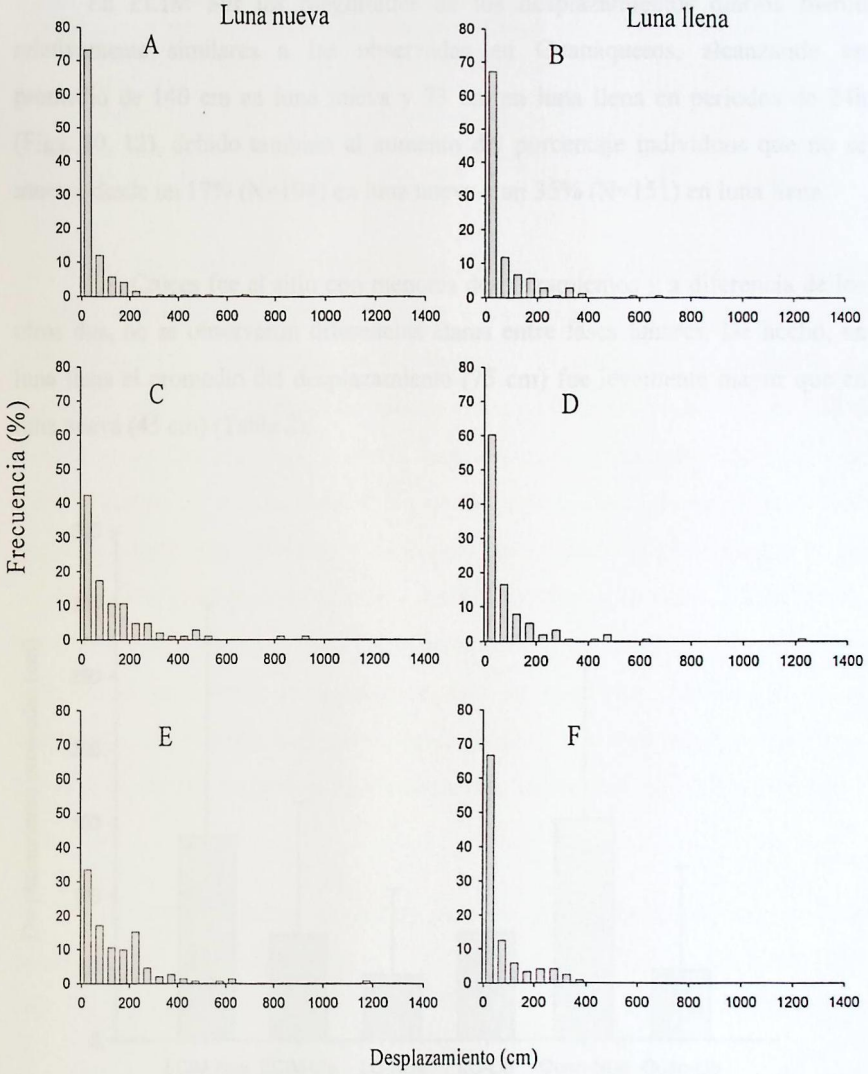


Figura 9. *H. helianthus*. Distribuciones de frecuencia de los desplazamientos en los tres sitios y en ambos periodos lunares. A y B Las Cruces, C y D ECIM Sur, E y F Guanaqueros.

En ECIM Sur las magnitudes de los desplazamientos diarios fueron relativamente similares a las observadas en Guanaqueros, alcanzando un promedio de 140 cm en luna nueva y 73 cm en luna llena en periodos de 24h (Figs. 10, 12), debido también al aumento del porcentaje individuos que no se mueve, desde un 17% (N=104) en luna nueva a un 35% (N=151) en luna llena.

Las Cruces fue el sitio con menores desplazamientos y a diferencia de los otros dos, no se observaron diferencias claras entre fases lunares. De hecho, en luna llena el promedio del desplazamiento (75 cm) fue levemente mayor que en luna nueva (45 cm) (Tabla 2).

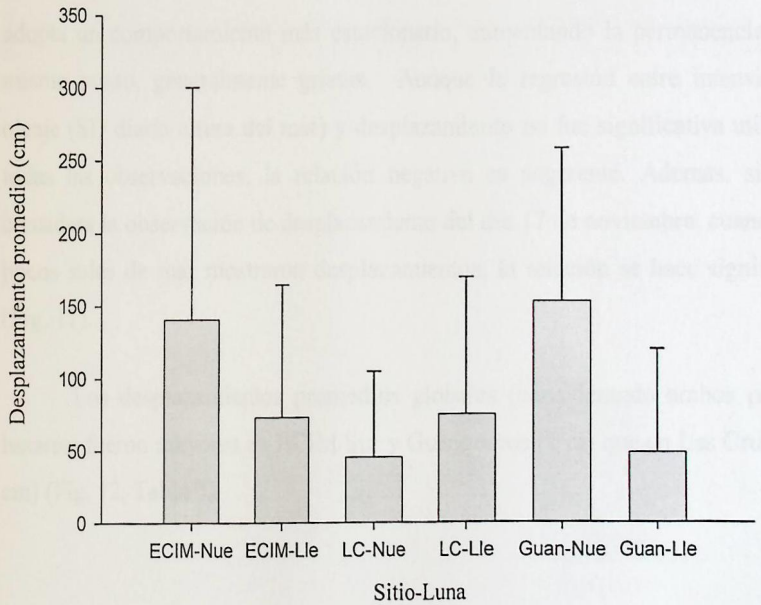


Figura 10. *H. helianthus*. Desplazamiento promedio (+1 DS) de ambos periodos lunares para el conjunto de datos de desplazamiento en 24 h. Nue = luna nueva, Lle = luna llena, LC = Las Cruces, Gua = Guanaqueros.

Tabla 2. *H. heliamthus*. Análisis preliminar de los datos con una prueba t-Student para medias de muestras con varianzas heterogéneas para cada periodo lunar en cada uno de los sitios. Negritas indica diferencias significativas.

Sitio	Fuente	T`s	GL	P
Las Cruces	Luna nueva vs Luna llena	1,7911	43	0,0803
ECIM Sur	Luna nueva vs Luna llena	2,374159	38	**0,0227**
Guanaqueros	Luna nueva vs Luna llena	5,136774	38	**0,00001**

Las observaciones hechas en terreno durante los monitoreos sugieren que el factor ambiental que puede determinar estas diferencias es la intensidad del oleaje (Fig 11). Estimaciones de la magnitud del oleaje diario utilizando la desviación estándar de la altura del mar en el día de observación medida en ECIM mostraron una relación negativa con la magnitud diaria de los desplazamientos de soles de mar en ese sitio de estudio. En condiciones de fuerte oleaje *H. helianthus* adopta un comportamiento más estacionario, aumentando la permanencia en un mismo punto, generalmente grietas. Aunque la regresión entre intensidad de oleaje (SD diaria altura del mar) y desplazamiento no fue significativa utilizando todas las observaciones, la relación negativa es sugerente. Además, si no se considera la observación de desplazamiento del día 17 de noviembre, cuando muy pocos soles de mar mostraron desplazamientos, la relación se hace significativa (Fig. 11).

Los desplazamientos promedios globales (considerando ambos periodos lunares) fueron mayores en ECIM Sur y Guanqueros (1 m) que en Las Cruces (60 cm) (Fig. 12, Tabla 3).

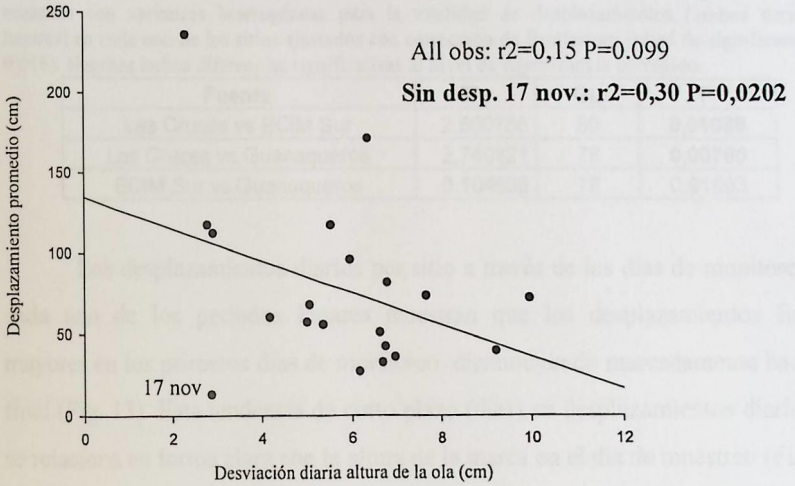


Figura 11. *H. helianthus*. Dispersión de los desplazamientos promedios diarios para Las Cruces y ECIM Sur, en relación a la desviación estándar diaria de la altura de la ola. La fecha 17 noviembre indica el punto eliminado para lograr significancia de la regresión.

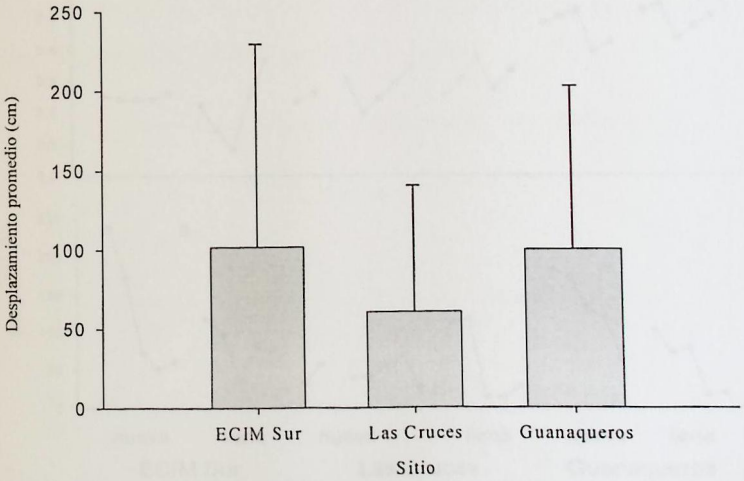


Figura 12. *H. helianthus*. Promedios globales (+1 DS) de los desplazamientos en 24 h por sitio de estudio.

Tabla 3. *H. helianthus*. Análisis preliminar de los datos con una prueba t-Student para medias de muestras con varianzas heterogéneas para la totalidad de desplazamientos (ambos periodos lunares) en cada uno de los sitios ajustados con corrección de Bonferroni (nivel de significancia = 0.016). Negritas indica diferencias significativas al nivel de significancia corregido.

Fuente	T`s	GL	P
Las Cruces vs ECIM Sur	2,600766	89	**0,01089**
Las Cruces vs Guanaqueros	2,740321	78	**0,00760**
ECIM Sur vs Guanaqueros	0,104636	78	0,91693

Los desplazamientos diarios por sitio a través de los días de monitoreo en cada uno de los periodos lunares muestran que los desplazamientos fueron mayores en los primeros días de monitoreo, disminuyendo marcadamente hacia el final (Fig. 13). Esta tendencia de corto plazo (días) en desplazamientos diarios no se relaciona en forma clara con la altura de la marea en el día de muestreo (Fig 13) y de hecho no existe una relación significativa entre ellas (Fig. 14, r = 0.120, P = 0.512, N = 32).

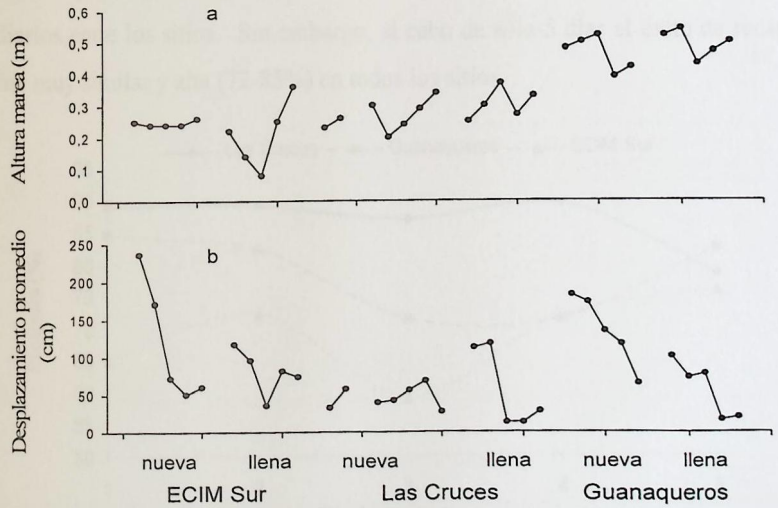


Figura 13. *H. helianthus*. **a)** Altura de la marea en los días de observación, **b)** Desplazamiento promedio diario en ambos periodos lunares en los tres sitios. La nomenclatura de nombres es igual a la usada en la figura 10.

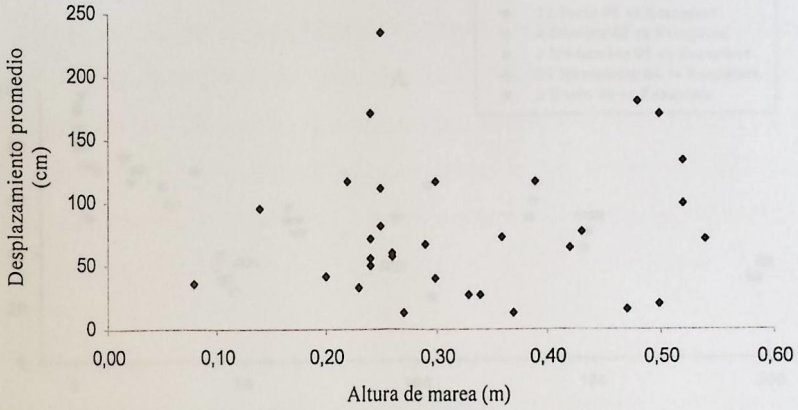


Figura 14. *H. helianthus*. Dispersión de los desplazamientos promedios diarios para los tres sitios de estudio, en relación a la altura de marea.

7.4. Recaptura. Los mayores porcentajes de recaptura diaria (corto plazo) se observaron en Las Cruces, seguido de Guanaqueros y ECIM Sur (Fig. 15). Estos porcentajes están inversamente relacionados a la magnitud de los desplazamientos diarios entre los sitios. Sin embargo, al cabo de sólo 5 días el éxito de recaptura fue muy similar y alta (72-85%) en todos los sitios.

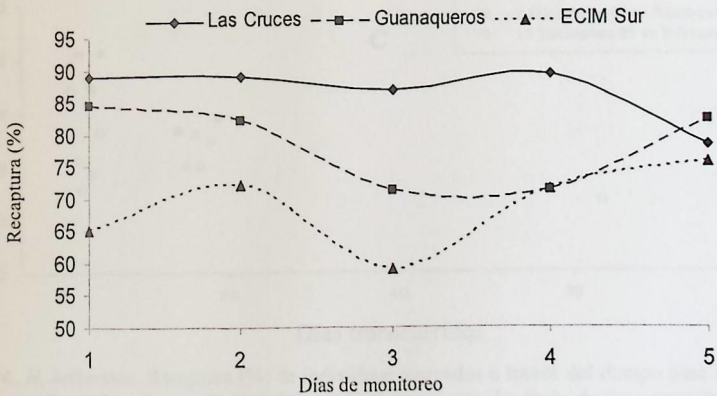


Figura 15. *H. helianthus*. Porcentajes de recaptura en los periodos de luna nueva en los tres sitios de estudio.

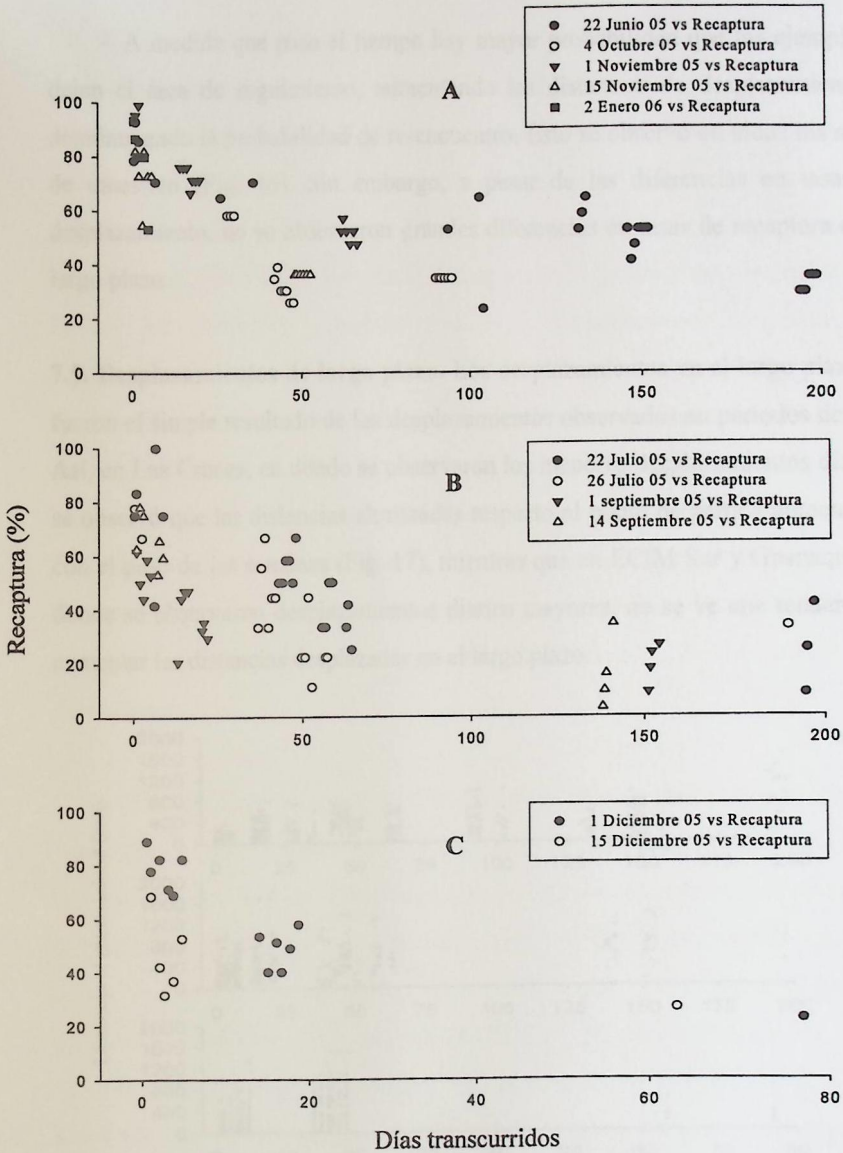


Figura 16. *H. helianthus*. Recaptura (%) de individuos marcados a través del tiempo para los tres sitios de estudio. A: Las Cruces, B: ECIM Sur y C: Guanaqueros. La fecha de los puntos indica el día de marcaje de cohortes de soles. Los días transcurridos son contados a partir de la fecha de marcaje.

A medida que pasa el tiempo hay mayor probabilidad que los ejemplares dejen el área de seguimiento, aumentando las distancias de desplazamiento y disminuyendo la probabilidad de re-encuentro. Esto se observó en todos los sitios de muestreo (Fig. 16). Sin embargo, a pesar de las diferencias en tasas de desplazamiento, no se observaron grandes diferencias en tasas de recaptura en el largo plazo.

7.5. Desplazamientos de largo plazo. Los desplazamientos en el largo plazo no fueron el simple resultado de los desplazamientos observados en períodos de 24h. Así, en Las Cruces, en donde se observaron los menores desplazamientos diarios, se observó que las distancias alcanzadas respecto al punto de partida aumentaron con el paso de las semanas (Fig. 17), mientras que en ECIM Sur y Guanaqueros, donde se observaron desplazamientos diarios mayores, no se ve una tendencia a aumentar las distancias desplazadas en el largo plazo.

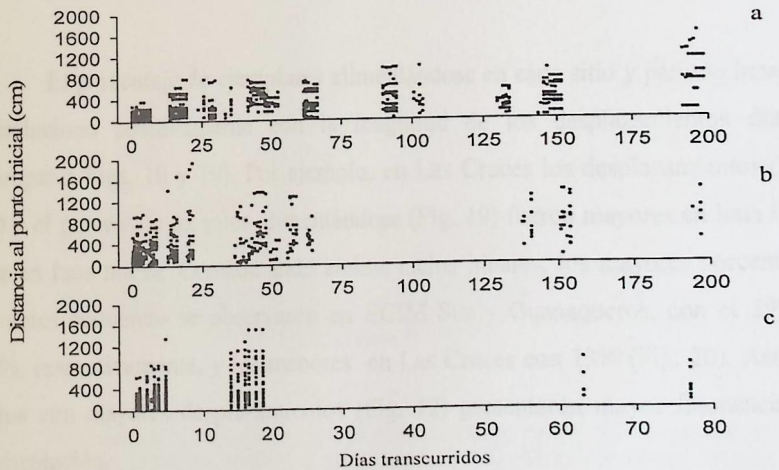


Figura 17. *H. helianthus*. Distancias alcanzadas por los ejemplares marcados respecto a su punto (coordenadas) inicial en el transcurso del tiempo. El punto inicial es el día de marcaje. **a** = Las Cruces, **b** = ECIM Sur y **c** = Guanaqueros.

7.6. Dieta. La figura 18 muestra la composición de la dieta de soles en los sitios de estudio (marcados y no marcados). Si bien *H. helianthus* puede consumir una amplia variedad de presas, mitílidos y/o cirripedios son las presas mas frecuentes en los tres sitios. Sin embargo, sus porcentajes cambian marcadamente, especialmente la frecuencia de mitílidos. En Las Cruces las presas mas frecuentes son *Balanus flosculus* y *Perumytilus purpuratus*, quedando las demás presas, incluso los cirripedios *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus*, con representaciones inferiores al 10%. En ECIM Sur *P. purpuratus* y *B. flosculus* son también las presas mas frecuentes, pero los cirripedios chthamálidos y el mitílido *Brachidontes granulata* alcanzan mayor representación, llegando al 18% y 16%, respectivamente. En Guanaqueros se observó la dieta más contrastante. Aquí, *B. flosculus* fue la presa mas frecuente, mientras que los mitílidos *B. granulata* y *Semimytilus algosus* alcanzan representaciones del 17% y los cirripedios *J. cirratus* y *N. scabrosus* y, en especial *P. purpuratus*, fueron presas muy infrecuentes.

El porcentaje de ejemplares alimentándose en cada sitio y periodo lunar se correlacionó positivamente con la magnitud de los desplazamientos diarios (comparar Figs. 10 y 19). Por ejemplo, en Las Cruces los desplazamientos (Fig. 10) y el porcentaje de soles alimentándose (Fig. 19) fueron mayores en luna llena que en luna nueva. Considerando ambos ciclos lunares, los mayores porcentajes de soles comiendo se observaron en ECIM Sur y Guanaqueros, con el 29% y 30%, respectivamente, y los menores en Las Cruces con 13% (Fig. 20). Así, los sitios con mayores desplazamientos (Fig. 12) presentaron mayor frecuencia de alimentación.

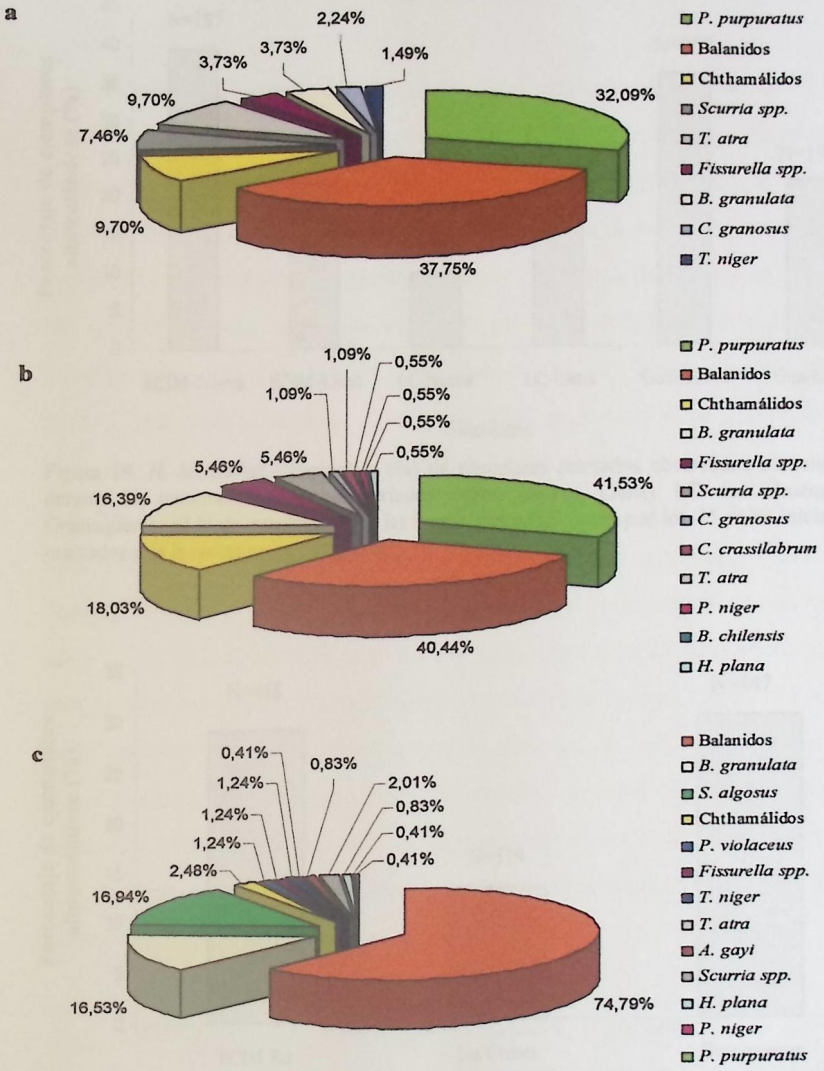


Figura 18. *H. helianthus*. Composición de la dieta de *H. helianthus* en los tres sitios de estudio. **a:** Las Cruces (N=134), **b:** ECIM Sur (N=183), **c:** Guanaqueros (N=242). La dieta se reporta como la proporción del número total de soles alimentándose que consumen una determinada presa. Los porcentajes suman más de 100% ya que un ejemplar de *H. helianthus* puede consumir varios tipos de presas a la vez.

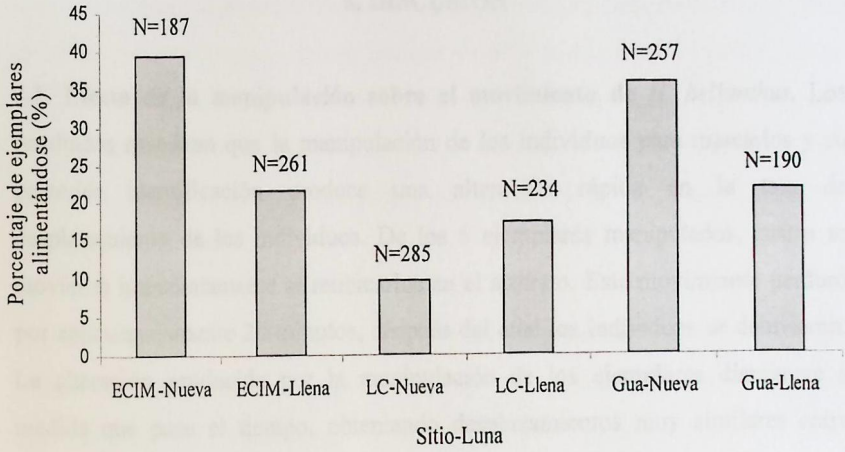


Figura 19. *H. helianthus*. Porcentaje (%) de ejemplares marcados observados alimentándose durante los monitoreos en ambos periodos lunares (Nueva, Llena). LC: Las Cruces, Gua: Guanaqueros. El N de muestreo sobre las barras está conformado por los 45 soles inicialmente marcados más la recaptura en cada periodo.

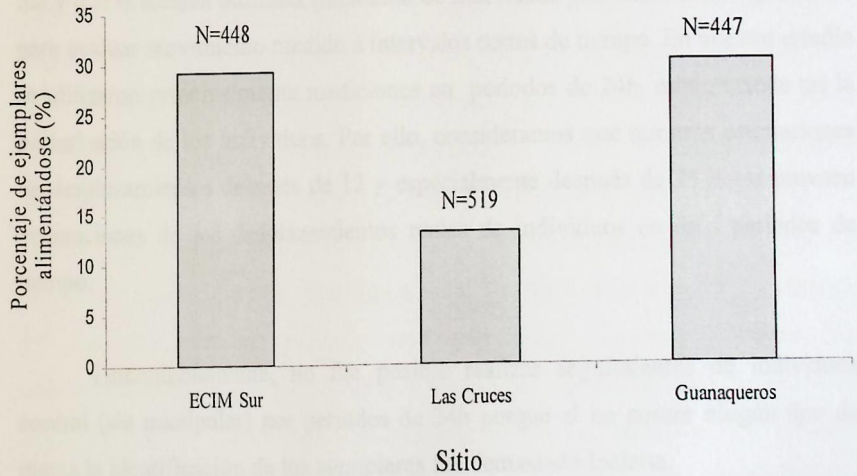


Figura 20. *H. helianthus*. Porcentaje (%) de ejemplares marcados alimentándose en los tres sitios de estudio considerando ambos periodos lunares. El N de muestreo sobre las barras está dado por la suma de la recaptura de ambos periodos lunares (ver figura 19).

8. DISCUSION

8.1. Efecto de la manipulación sobre el movimiento de *H. helianthus*. Los resultados muestran que la manipulación de los individuos para marcarlos y su posterior identificación produce una alteración rápida en la tasa de desplazamiento de los individuos. De los 6 ejemplares manipulados, cuatro se movieron inmediatamente al reubicarlos en el sustrato. Este movimiento perduró por aproximadamente 20 minutos, después del cual los individuos se detuvieron. La alteración producida por la manipulación de los ejemplares disminuye a medida que pasa el tiempo, obteniendo desplazamientos muy similares entre ejemplares manipulados y no manipulados al cabo de 9 y 12h de la manipulación. Esto hace suponer que en periodos más largos de tiempo, superiores a las 12h, los desplazamientos observados podrían no ser alterados por la manipulación inicial. También sugiere que los individuos no deberían manipularse más de una vez por día y que la técnica utilizada (remoción de individuos para identificarlos) no sirve para evaluar movimiento medido a intervalos cortos de tiempo. En nuestro estudio se utilizaron principalmente mediciones en periodos de 24h, minimizando así la perturbación de los individuos. Por ello, consideramos que nuestras estimaciones de desplazamientos después de 12 y especialmente después de 24 horas proveen estimaciones de los desplazamientos reales de individuos en esos periodos de tiempo.

Lamentablemente, no fue posible realizar seguimientos de individuos control (sin manipular) por periodos de 24h porque al no poseer ningún tipo de marca la identificación de los ejemplares fue demasiado incierta.

La selección de periodos de 24 horas para realizar comparaciones a través de sitios y ciclos lunares permite trabajar durante la marea con luz día, lo que facilita la búsqueda y así aumentar la recaptura. Monitoreos cada 12h obligan a trabajar una marea durante la noche, lo que dificulta la recaptura de individuos marcados, especialmente de ejemplares que se encuentran en pozas o canalones bajo el nivel del agua.

8.2. Estimaciones de desplazamiento con observaciones diarias y semi-diarias. Con las limitaciones mencionadas arriba, se realizaron comparaciones de las tasas de desplazamiento (centímetros/hora) entre periodos diarios y semi-diarios para determinar hasta que punto las observaciones diarias estiman el movimiento real de los individuos en el periodo. Los resultados muestran, sin embargo, que a medida que aumentamos el periodo entre monitoreos de 12 a 24 horas se subestima el movimiento real de los ejemplares ya que en periodos de 12 horas las tasas de desplazamiento son significativamente mayores que en 24 horas. Si los soles se movieran en forma azarosa ("random walk" sin dirección), entonces ambos periodos presentarían estimaciones similares, lo que sugiere que los soles tienden a moverse y permanecer, e incluso volver a una zona determinada, probablemente como parte de su actividad de alimentación. De esta manera, si se desea estimar el movimiento de los individuos se debe disminuir el periodo de tiempo (< 24h) con que se realizan los monitoreos. Sin embargo, debemos tener en cuenta que la manipulación de los ejemplares tiende a sobre-estimar el movimiento, especialmente el medido en cortos intervalos de tiempo (< 12h). Es por ello que tales estimaciones deben ser tomadas con bastante precaución. Por todo lo anterior, en este estudio se consideran las mediciones diarias como estimaciones de desplazamiento neto (desde un origen) y no como el movimiento real de los ejemplares en el periodo.

8.3. Desplazamientos diarios entre ciclos lunares. Resultan interesantes las diferencias en desplazamiento entre periodos lunares, especialmente en Guanaqueros y ECIM, con desplazamientos mayores en periodos de luna nueva que en luna llena. Si bien en Las Cruces las diferencias en el desplazamiento entre ambos periodos lunares no son significativas, se puede apreciar un patrón opuesto a los otros sitios (mayores desplazamientos en luna llena y menores en nueva). Por ello, las variaciones en el desplazamiento diario no parecen responder al cambio lunar en forma simple, sino que más bien puede ser una respuesta a las condiciones ambientales imperantes en un determinado periodo de observación y en un sitio particular. Mis observaciones sugieren que el factor ambiental que puede determinar estas diferencias es la intensidad del oleaje. En condiciones de fuerte oleaje *H. helianthus* adopta un comportamiento más estacionario, aumentando la permanencia en un mismo punto, generalmente grietas. Probablemente el riesgo a ser removido y arrastrado por las olas aumenta cuando los ejemplares están en movimiento. Así mismo, alimentarse en periodos de fuerte oleaje conllevaría un mayor riesgo durante el periodo de obtención de la presa. Un resultado similar describe Robles *et al.* (1995) para la estrella *Pisaster ochraceus*, la cual disminuye sus niveles de movimiento, permaneciendo bajo rocas y en grietas durante tormentas. Si bien los datos disponibles de intensidad del oleaje se relacionan negativamente con la magnitud de los desplazamientos diarios, futuros estudios deben considerar tanto el ciclo lunar como mediciones cuantitativas de oleaje de alta frecuencia durante los periodos de observación, lo que nos permitiría vislumbrar mucho mejor el comportamiento de este depredador.

8.4. Desplazamientos diarios entre sitios. Nuestros resultados muestran que los desplazamientos diarios de *H. helianthus* se relacionan en forma inversa con la abundancia de *P. purpuratus* en los sitios. De esta manera, en Las Cruces, con

abundante cobertura y alto reclutamiento de presas, principalmente *P. purpuratus*, se registraron los menores desplazamientos. Un patrón similar ha sido reportado también para la estrella *Acanthaster planci* en submareal tropical de Australia, donde su principal presa es el coral. En lugares donde la cobertura de coral es baja (< 10%) las estrellas se mueven sobre 3 veces más en un día que aquellas en áreas de mucho mayor disponibilidad de alimento (> 30% de cobertura de coral) (Keesing & Lucas 1992). Además estos autores registran cambios en las tasas de movimiento entre estrellas grandes y pequeñas, siendo las primeras más móviles que las segundas. En este estudio no se consideró a los ejemplares de pequeño tamaño (< 10 cm de diámetro) ya que su comportamiento es más bien críptico y ocupan hábitats distintos a los adultos, lo que dificulta su búsqueda y disminuye la recaptura.

En esta misma línea de investigación, Wieters & Navarrete (en revisión) encuentran diferencias en las tasas de movimiento de los caracoles *Ostrina (=Nucella) emarginata* y *Acanthina spirata* entre sitios con niveles contrastantes de reclutamiento de presas (*Mytilus californianus*, *M. edulis*, *Balanus glandula* y *Chthamalus fisus*) en la costa de California. Spight (1981) también observa que los caracoles se mueven muy poco durante el año en un sitio donde el suministro de alimento es alto. Estos resultados llevan a pensar que distintos tipos de depredadores responderían de manera similar a las variaciones en la abundancia de sus principales presas. La costa de Chile nos da la posibilidad de evaluar esta hipótesis, ya que se encuentra presente en ellas un segundo depredador de alto nivel trófico, el gastrópodo muricido *Concholepas concholepas*, especie que junto a *H. helianthus*, constituyen los principales depredadores, en términos de los efectos per cápita y poblacionales, de mitílidos y cirripedios en la zona intermareal (Navarrete & Castilla 2003).

Si bien en ECIM Sur hay alto reclutamiento de *P. purpuratus*, su cobertura es muy inferior en comparación a Las Cruces, presentándose sólo en pequeños parches de ejemplares de menor tamaño. Esta disminución de *P. purpuratus* es el resultado del aumento en densidad y tamaño de *Concholepas concholepas* luego de la exclusión del hombre en la reserva marina de ECIM (Castilla & Durán 1985, Castilla 1999). La baja abundancia de mantos de *P. purpuratus* podría explicar el mayor desplazamiento diario y mayor frecuencia de alimentación de *H. helianthus* (se alimentan de pequeños reclutas de *P. purpuratus* y otras presas pequeñas) con el fin de satisfacer sus necesidades energéticas.

Si consideramos que la disminución en la cobertura de *P. purpuratus* es el principal factor que controla el desplazamiento diario y frecuencia de alimentación, entonces en Guanaqueros deberían presentarse los mayores desplazamientos y frecuencias de alimentación de *H. helianthus*. Sin embargo, tanto los desplazamientos diarios como la frecuencia de alimentación son muy similares a los registrados en ECIM Sur. Es posible que frente a la escasez de *P. purpuratus* la estrategia de los soles de mar no sea simplemente el aumentar cada vez más los desplazamientos si no que cambiar completamente de presa, como sugiere el cambio a una dieta dominada ampliamente por *Balanus flosculus*. Bajo estas condiciones es posible que los desplazamientos diarios de mayor magnitud impliquen un gasto de energía mucho mayor que la energía aportada por las presas disponibles, imponiendo un límite a las distancias que un depredador pueda recorrer.

En uno de los primeros intentos por cuantificar el desplazamientos en asteroideos, Paine (1976) observó distancias netas inferiores a los 4 m por mes para la estrella *P. ochraceus* en las costas de Washington, resultados que lo

llevaron a afirmar que *P. ochraceus* es una estrella sedentaria. Trabajando con esta misma especie, Robles *et al.* (1995) observa que en condiciones naturales de abundancia de *Mytilus californianus* las estrellas algunas veces recorren mas de 3 m verticalmente y mas de 10 m a lo largo del sustrato rocoso durante una marea. Estos desplazamientos reportados por Robles *et al.* (1995) para *P. ochraceus* son muy superiores a los desplazamientos promedios registrados en *H. helianthus*. Aunque los máximos desplazamientos individuales obtenidos en este estudio (12 m, 11 m y 6.5 m en ECIM Sur, Guanaqueros y Las Cruces, respectivamente) son bastante similares a los de *P. ochraceus,* los desplazamientos de mas de 3 m son bastante infrecuentes. Estas diferencias serían el resultado del hábitat y condiciones alimentarias (oferta de presas) en que se desarrollan las distintas especies de asteroideos. Si bien Paine (1976) da registros de desplazamiento muy bajos para *P. ochraceus*, tales resultados se deberían, según Robles *et al.* (1995), a que las estrellas seleccionadas para el cálculo de los desplazamientos promedios son las con altos registros de recaptura y la mayoría de estas estrellas fueron marcadas en el período otoño-invierno, cuando *Pisaster* es comparativamente inactiva (Paine 1974; C. Robles, observaciones personales) y además, debido a que la abundancia de su presa preferida (*M. californianus*) era alta durante el tiempo de marcaje no habrían mayores estímulos para que *Pisaster* recorriera grandes distancias. Keesing & Lucas (1992) reportan tasas de movimiento promedio de *A. planci* 2.8 m/día en zonas de alta cobertura de coral y baja densidad de estrellas y de 10.3 m/día en zonas de baja cobertura de coral y alta densidad de estrellas. Estos resultados consideran también la densidad de los depredadores como un factor influyente en el movimiento de las estrellas. Hay registros de comportamiento agonístico entre estrellas, especialmente para las de comportamiento caníbal (Sloan 1980, 1984), lo que estimula la migración en donde la densidad de estrellas es alta, estimulando finalmente el movimiento de los depredadores. En Chile este comportamiento ha

sido observado en *Meyenaster gelatinosus* y *Luidia magellanica* y es una de las razones de sus hábitos solitarios. Sin embargo *H. helianthus* tiene hábitos gregarios sin manifestación de agresiones co-específicas (Viviani 1978). Por ello la densidad característica de *H. helianthus* en cada sitio no debería influir en las tasas de desplazamiento. Al igual que *A. planci*, nuestros resultados sugieren que *H. helianthus* también se desplaza mayores magnitudes en sitios con menor productividad de presas, sin embargo los desplazamientos promedio más altos, 2.86 m/día y 1.81 m/día (ECIM Sur y Guanaqueros, respectivamente), son sólo comparables a los desplazamientos más bajos de *A. planci*. Por ello *H. helianthus* sería un asteroideo de comportamiento más sedentario que *P. ochraceus* y *A. planci*, probablemente debido en parte al alto impacto del oleaje en Chile central. Sería de interés, sin embargo, poder determinar si *H. helianthus* presenta estacionalidad en su actividad como la sugerida para *Pisaster*.

Otra posible variable que puede influir en el desplazamiento de *H. helianthus* es la altura de marea. Robles *et al.* (1995) haciendo una comparación entre la actividad de *P. ochraceus* en alta y baja marea observa que las estrellas se mueven hacia la zona alta para alimentarse con el avance de la marea y hacia el nivel bajo para quedar inactivas en baja marea. Pese a que un comportamiento similar ha sido observado en *H. helianthus*, aunque de menor magnitud (J.C. Castilla, comunicación personal), en este estudio no se evaluó tal comportamiento ya que requiere estimaciones de alta frecuencia y del movimiento real de los ejemplares.

Si las mayores tasas de desplazamiento en los sitios donde *P. purpuratus* es escaso son el resultado de necesidades energéticas, entonces las poblaciones locales de *H. helianthus* en los distintos sitios deberían ser similares en cuanto a su

talla y peso. En un reciente trabajo Navarrete & Manzur (en revisión) encuentran diferencias significativas en el tamaño y peso entre las poblaciones de *H. helianthus* de sitios con distinta productividad de especies presa, siendo ambos inferiores en Guanaqueros que en Las Cruces y ECIM Sur. Entre los últimos dos sitios no hay diferencias, sugiriendo que en ECIM Sur la estrategia de aumentar las tasas de desplazamiento permitiría a la población de *H. helianthus* tener tasas de crecimiento similares a las de Las Cruces, en donde las especies presa son abundantes. Resultados similares se han observado en poblaciones de *N. emarginata*, las cuales presentan grandes diferencias en movimiento, pero no en sus tasas de crecimiento a pesar de encontrarse en sitios con distintos niveles de reclutamiento de sus especies presa (Wieters & Navarrete, en revisión). Sin embargo en Guanaqueros el aumento de las tasas de desplazamiento no es suficiente para lograr tasas de crecimiento similares a los sitios en donde *P. purpuratus* es muy o relativamente abundante. Esto se debería al menor aporte energético entregado por *Balanus flosculus* que *P. purpuratus*, por lo que se hace necesario realizar estudios de largo aliento para cuantificar tasas de crecimiento de *H. helianthus* en los diferentes sitios.

Por supuesto, otra posible explicación a esta similitud en talla y peso de *H. helianthus* entre sitios con distinta productividad de presas, es que en los sitios con abundante alimento *Heliaster* dirija mayor cantidad de energía a la reproducción, incrementando así la fecundidad de la población. Lamentablemente no dispongo de datos ni información sobre este tema, lo que sería de gran ayuda para comprender las respuestas de estos depredadores a la variación en la productividad de presas entre los sitios. A la vez, sería de interés realizar experimentos de transplante de *H. helianthus* entre los distintos sitios y cuantificar sus cambios, tanto en las tasas de desplazamiento como en las de crecimiento. Paine (1976) realizó transplantes

de *Pisaster* desde un sitio de bajo suministro de presas a uno con abundante oferta de alimento (principalmente *Balanus glandula*, *Balanus cariosus*, *Mytilus edulis* y *Mytilus californianus*). Las estrellas transplantadas crecieron a una tasa entre 18% - 29% de el peso húmedo inicial, mientras que en los controles el crecimiento fue mínimo. Estos resultados llevaron al autor a concluir que el límite del tamaño corporal de *Pisaster* está impuesto ambientalmente, y que las estrellas son capaces de responder a la mejora de las condiciones ambientales (más o mejor comida) incrementando rápidamente el tamaño del cuerpo. Experimentos de laboratorio sugieren que *Pisaster* tiene la capacidad de crecer indeterminadamente, por ejemplo Feder (1970) registra pérdidas de peso de 35% después de un intervalo de 18 meses de inanición y a la inversa, ganancias de peso mensuales de 34% para pequeños individuos (50g) y de 7% para grandes ejemplares (800-1.700 g). Considerar este tipo de crecimiento es de vital importancia para comprender diferencias en talla y peso de ejemplares sujetos a distintas condiciones de suministro de presas.

8.5. Recaptura. En el corto plazo (días), la recaptura obtenida en cada uno de los sitios de estudio está relacionada con la movilidad de los ejemplares y el grado de dificultad con que se realizan los monitoreos. Cuando el mar está tranquilo (bajo oleaje) se puede hacer una mejor búsqueda y por ende el porcentaje de individuos recapturados aumenta. Además de la mayor movilidad de los individuos, el sitio de ECIM Sur, con menores porcentajes de recaptura, es el más difícil de trabajar, lo que aumenta la probabilidad de perder de vista a los ejemplares.

Disminuciones en recaptura no parecen reflejar mortalidad ya que al cabo de pocos días la mayoría de los ejemplares son re-encontrados. Las cruces fue el sitio con mayores recapturas de corto plazo, lo que es una consecuencia de las

bajas tasas de desplazamiento y la relativa facilidad con la que se trabaja en el lugar. Estas altas tasas de recaptura al cabo de pocos días sugiere que las estimaciones de desplazamiento no están sesgadas por individuos que se desplazan más allá del área de estudio. A medida que pasa el tiempo (semanas a meses) existe mayor probabilidad que algunos ejemplares dejen el área de seguimiento, aumentando las distancias de desplazamiento y, por ende, disminuyendo la probabilidad de re-encuentro. Los sitios que poseen mayores tasas de desplazamiento deberían ser los que presentan menores recapturas. Sin embargo, no se observaron grandes diferencias en las tasas de recaptura entre los diferentes sitios, sugiriendo que las estimaciones de largo plazo no están fuertemente sesgadas por individuos que abandonan las áreas de estudio o por mortalidad diferencial. Aparte de una leve tendencia a aumentar las distancias alcanzadas en el largo plazo en Las Cruces, en los otros sitios no se observa tal aumento.

Además, en el largo plazo las tasas de re-encuentro pueden reflejar mortalidad de los individuos marcados o pérdida de marcas. Si bien la tinción aplicada posee gran durabilidad bajo condiciones de laboratorio (9 meses), en terreno puede que su efectividad disminuya y no descarto por completo esta posibilidad. En general los asteroideos se caracterizan por ser animales longevos y con relativamente pocos depredadores. Carlson & Pfister (1999) registran supervivencias anuales relativamente altas (76-90 %) y longevidades de a lo menos 20 años en la estrella *Crossaster papposus*. Viviani (1978) sostiene que *H. helianthus* es predado frecuentemente por la estrella submareal *Meyenaster gelatinosus*, sin embargo, esta estrella no se aventura al intermareal. Castilla (1981), además de observar ataques de *Meyenaster*, registra un ataque por parte del decápodo *Homalaspis plana*. Personalmente, en Guanaqueros, he observado un ataque por parte de la gaviota *Larus dominicana*, la que al parecer más que

consumir masa corporal de *Heliaster* trata de quitarle las presas que éste contiene en su estomago.

8.6. Dieta. La composición de la dieta de *H. helianthus* está relacionada con la abundancia de sus principales presas (mitílidos y cirripedios) en los respectivos sitios de estudio. Sin embargo, llama la atención la importancia del cirripedio *Balanus flosculus*, aún en Las Cruces en donde *P. purpuratus* y los cirripedios *J. cirratus* y *N. scabrosus* tienen gran abundancia. Estos contrastes no pueden explicarse por diferencias en los tiempos de manipulación (Fairweather & Underwood 1983) y pueden reflejar la distinta distribución intermareal de cada especie de cirripedio y, por lo tanto, el gasto energético para obtenerlas. Los cirripedios *J. cirratus* y *N. scabrosus* forman bandas en el intermareal alto, mientras que *B. flosculus* ocupa el intermareal bajo. Por ello, las distancias y el gasto energético necesario para consumir *J. cirratus* y *N. scabrosus* deben ser mayores que para consumir *B. flosculus*. Sin un balance de energía ganada y costos de captura y manipulación de distintas presas en terreno (e.g. Tokeshi 1989), resulta difícil determinar en qué forma las diferencias en dieta afectan las tasas de movimiento de los individuos.

9. CONCLUSIONES

La magnitud de los desplazamientos diarios de *Heliaster helianthus* es baja (< 3 m día), así, la especie es sedentaria. Se observa variación temporal en las tasas de desplazamiento diario, al parecer relacionado en parte al ciclo lunar y especialmente a la intensidad del oleaje. En días de mayor intensidad de oleaje el desplazamiento de los soles es menor. Existe variabilidad en el desplazamiento entre sitios, la que está inversamente relacionada con la productividad (cobertura, reclutamiento) de sus principales especies presa. Por ello Las Cruces es el sitio en donde *H. helianthus* presentó los menores desplazamientos y ECIM Sur y Guanqueros los sitios con los mayores desplazamientos. Así mismo, en los sitios con abundante cobertura de *Perumytilus purpuratus* la frecuencia de alimentación (porcentaje de individuos manipulando presas) fue menor que en los sitios con menor cobertura de presas. De esta manera, los sitios con mayores desplazamientos son los que presentan mayor frecuencia de alimentación.

10. REFERENCIAS

Abello P., D.G. Reid & E. Naylor. 1991. Comparative locomotor activity patterns in the portunid crabs *Liocarcinus holsatus* and *L. depurator*. Journal of the Marine Biological Association, U.K. 71: 1-10.

Bertness M.D., S.D. Garrity & S.C. Levings. 1981. Predation pressure and gastropod foraging. A tropical-temperature comparasion. Evolution 35: 995-1007.

Brady J. 1979. Biologiacl clocks, 79 p. Academic Press, New York.

Bregazzi P.K. & E. Naylor. 1972. The locomotor activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea; Amphipoda). Journal of Experimental Biology 57: 375-391.

Broitman B.R., S.A. Navarrete, F. Smith & S.D. Gaines. 2001. Geographic variation in southern Pacific intertidal communities. Marin Ecology Progress Series 224: 21-34.

Carlson H.R. & C.A. Pfister. 1999. A seventeen-year of the rose star *Crossaster papposus* population in a coastal bay in southeast Alaska. Marine Biology 133: 223-230.

Carpenter S.R., J.F. Kitchell & J.R. Hodgson 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Bioscience 35: 634-639.

Carpenter S.R., J.J. Cole, J.R. Hodgson, J.F. kitchell, M.L. Pace, D. Bade, K.L. Cottingham, T.E. Essington, J.N. Houser & D.D. Schindler. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: Whole-lake experiments. Ecological Monographs 71: 163-186.

Castilla J.C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. Medio Ambiente 5: 190-215.

Castilla J.C. 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. Trends in Ecology and Evolution 14:280-283.

Castilla J.C. & L.R. Durán. 1985. Human exclusión from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). Oikos 45: 391-399.

Castilla J.C. & R.T. Paine 1987. Predation and community organization on eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. Revista Chilena de Historia Natural 60: 131-151.

Connell J.H. 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. Ecological Monographs 31: 61-104.
Connell J.H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.

Connell J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Annual Review of Ecology and Systematics 3: 169-192.

Cook S.B. 1971. A study of homing behaviour in the limpet *Siphonaria alterna*. Biological Bulletin (Woods Hole) 141: 449-457.

Cook S.B. & C.B. Cook. 1978. Tidal amplitude and activity in the pulmonate limpets *Siphonaria normalis* (Gould) and *S. alterna* (Say). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 35: 119-136.

Cook S.B. & C.B. Cook. 1981. Activity patterns in *Siphonaria* populations: heading choice and the effects of size and grazing interval. Journal of Experimental Marin Biology and Ecology 49: 69-79.

Dayton P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs 41: 351-389.

Dayton P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecological Monographs 45: 137-159.

De`ath G. & P.J. Moran. 1998. Factors affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: 1: Patterns of activity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 220: 83-106.

Dungan M.L., T.E. Miller & D.A. Thomson. 1982. Catastrophic decline of a top carnivore in the Gulf of California rocky intertidal zone. Science 216: 989-991.

Durán L.R. & J.C. Castilla. 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. Marine Biology 103: 555-562.

Faiweather P.G. & A.J. Underwood. 1983. The apparent diet of predators and biases due to different handling times. Oecologia 56: 169-179.

Fairweather P.G., A.J. Underwood & M.J. Moran. 1984. Preliminary investigations of predation by the whelk *Morula marginalba*. Marin Ecology Progress Series 17: 143-156.

Feder H.M. 1955. The use of vital stains in marking pacific starfish. California Fish and Game 41(3): 245-246.

Feder H.M. 1970. Growth and predation by the ocre sea star *Pisaster ochraceus* (Brandt), in Monterey Bay, California. Ophelia 8: 161-185.

Fretwell S.D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology. Oikos 50: 291-301.

Hulings N.C. 1985. Activity patterns and homing in two intertidal limpets, Jordan Gulf of Aqaba. Nautilus 99: 75-80.

Keesing J.K. & J.S. Lucas. 1992. Field measurements of feeding and movement rates of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 156: 89-104.

Kurihara T. 1998. Brand marks on the starfish, *Asterina pectinifera*. Journal of the Marine Biological Association, U.K. 78: 677-680.

Lubchenco J. & L.A. Real. 1991. Experimental manipulations in lab and field systems. In: Real L.A., J.H. Brown (Eds) Foundations of Ecology. The University of Chicago Press, Chicago, p. 715-733.

Martínez P. & S.A. Navarrete. 2002. Temporal y spatial variation in settlement of the gastropod *Concholepas concholepas* in natural and artificial substrata. Journal of the Marine Biological Association, U.K. 82: 257-264.

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

Menge B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. Ecological Monographs 46: 355-392.

Menge B.A. 1982. The effects of feeding on the environment: Asteroidea. In: Jangoux M. & J.M. Lawrence (Eds) Echinoderm Nutrition: 521-551. Balkema, AA, Rotterdam.

Menge B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? Ecology 73: 755-765.

Menge, B. A. 2000. Testing the relative importance of positive and negative effects on community structure. Trends in Ecology and Evolution 15:46-47.

Menge B.A. & J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. The American Naturalist 130: 730-757.

Menge B.A., E.L. Berlow, C. Blanchette, S.A. Navarrete & S.B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. Ecological Monographs 64: 249-286.

Navarrete S.A. 1996. Variable predation: Effects of whelks on a mid intertidal successional community. Ecological Monographs 66: 301-322.

Navarrete S.A. & B.A. Menge. 1996. Keystone predation: interactive effects of two predators on their main prey. Ecological Monographs 66: 409-429.

Navarrete S.A. & J.C. Castilla. 2003. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. Oikos 100: 251-262.

Navarrete S.A., B.A. Menge & B.A. Daley. 2000. Species interactions in a rocky intertidal food web: prey or predation regulation of intermediate predators? Ecology 81: 2264-2277.

Navarrete S.A., B. Broitman, E.A. Wieters, G.R. Finke, R.M. Venegas, & A. Sotomayor. 2002. Recruitmente of intertidal invertebrates in the southeast Pacific: inter-annual variability and the 1997-1998 El Niño. Limnology and Oceanography 47: 791-802.

Navarrete S.A., E. Wieters, B. Broitman & J.C. Castilla. 2005. Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. PNAS 50(12): 18046-18051.

Paine R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. The American Naturalist 100: 65-75.

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

Paine R.T. 1969b. A note on trophic complexity and community stability. The American Naturalist 103: 91-93.

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

Paine R.T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a competitor dominant and its principal predator. Oecologia 15: 93-120.

Paine R.T. 1976. Sized-limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction. Ecology 57: 858-873.

Paine R.T., J.C. Castilla & J. Cancino. 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington state. The American Naturalist 125: 679-691.

Palmer JD. 1990. The rhythmic lives of crabs. BioScience 40(5): 352-358.

Peterson C.H. 1979. The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnegat Inlet, New Jersey. Oecologia (Berl.) 39: 1-24.

Pino C., D.P. Oliva & J.C. Castilla. 1994. Ritmos de actividad en las lapas *Fissurella crassa* Lamark 1822 y *F. latimarginata* Sowerby 1835: Efectos del ciclo de marea y fotoperiodo. Revista de Biología Marina 29(1): 89-99.

Power M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? Ecology 73: 733-746.

Robles C.D. 1997. Changing recruitmnet in constant species assemblages: implications for predation theory in intertidal communities. Ecology 78: 1400-1414.

Robles C., R. Sherwood-Stephens & M. Alvarado. 1995. Responses of a key intertidal predator to varying recruitment of its prey. Ecology 76: 565-579.

Sepúlveda M., D.P. Oliva & F.J. Palma. 2001. Daily and annual circarhythms activity in the South American sea lion *Otaria flavescens* (Carnivora: Otariidae) at the central zone of Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 36(2): 181-187.

Sloan N.A. 1980. Aspects of the feeding biology of asteroids. Oceanography and Marine Biology Annual Review 18: 57-124.

Sloan N.A. 1984. Interference and aggression: close encounters of the starfish kind. Ophelia 23: 23-31.

Spigth T.M. 1981. How three rocky shore snails coexist on a limited food resource. Research in Population Ecology 23: 245-261.

Spigth T.M. 1982. Population sizes of two marine snails with a changing food supply. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 57: 195-217.

Spigth T.M. & J.M. Emlen. 1976. Clutch sizes of two marine snails with a changing food supply. Ecology 57: 1162-1178.

Stump R. & J.S. Lucas. 1990. Linear growth in spines from *Acanthaster planci* (L.) involving growth lines and periodic pigment bands. Coral Reefs 9: 149-154.

Tokeshi M. 1989. Feeding ecology of a size-structured predator population, the South American sun-star *Heliaster helianthus*. Marin Biology 100: 495-505.

Underwood A. J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 250:51-76.

Underwood A.J. & E.J. Denley. 1984. Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong D.R., D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle (Eds) Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Viviani C.A.1978. Predación interespecífica, canibalismo y autotomía como mecanismo de escape en las especies de asteroidea (Echidermata) en el litoral del desierto del Norte Grande de Chile. Laboratorio de Ecología Marina, U. del Norte, Chile, 116 pp. (Mimeograph).

Wieters E. A. & S. A. Navarrete. 1998. Spatial variability in prey preferences of the intertidal whelks *Nucella canaliculata* y *N. emarginata*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 222:133-148.

Williams J.A. & E. Naylor. 1978. A procedure for the assessment of significance of rhythmicity in time-series data. Journal of Chronobiology 5: 435-444.

Wootton J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annual Review of Ecology and Systematics 25:443-466.

Universidad de Valparaíso
Chile
00113440