

## CAPITULO VI

# Mecanismos Estructuradores de Comunidades de Algas Intermareales. Estudio de Casos en Chile Continental

A los estudios descriptivos de comunidades intermareales y submareales les han seguido, en los últimos años, estudios experimentales de organización de comunidades. Dichos estudios tratan, a través de manipulación experimental en terreno, de determinar los mecanismos estructuradores de las comunidades. Perturbaciones abióticas, competencia intra e interespecífica y ataque por enemigos naturales, incluyendo consumidores y parásitos, han sido descritos en general como los factores que determinan los patrones de distribución de especies (Paine, 1974; Connell, 1975; Lubchenco y Gaines, 1981). Sin embargo, la importancia relativa de cada factor en las distintas comunidades es aún materia de discusión (Connell, 1975, 1983; Menge y Sutherland, 1976). En general, pareciera que perturbaciones abióticas y depredación son factores determinantes, especialmente con respecto a especies de niveles tróficos bajos (como algas). Interacciones competitivas son importantes entre especies de niveles tróficos altos o cuando las especies de niveles tróficos bajos poseen mecanismos de resistencia a extremos abióticos o de escape o defensa al consumo (Connell, 1975; Menge y Sutherland, 1976).

Los estudios experimentales de organización de comunidades se han restringido en el país a hábitat intermareales rocosos expuestos en Chile central (alrededor de 30°S), a frentes intermareales rocosos semiexpuestos en las costas frente a Valdivia (39°S) y a hábitat submareales protegidos en el área del Canal Beagle (54°S). La discusión que sigue se limitará sólo a los cinturones intermareales de algas, porque la información que tenemos sobre comunidades submareales de algas es aún reducida.

### 6.1 Cinturones de macroalgas en Chile central

Como ya se señaló en el Capítulo IV, las comunidades intermareales rocosas en frentes expuestos de Chile central muestran (Fig. 4.1)

una franja intermareal-submareal dominada en cobertura y biomasa por las algas pardas *Lessonia nigrescens* y *Durvillaea antarctica*. Desde el límite inferior de los discos de estas algas pardas se extiende hacia el submareal una cubierta rosada de algas calcáreas, probablemente *Mesophyllum* sp., sobre la que a menudo se observan pastoreadores de tamaño grande. Los niveles verticales inmediatamente sobre *Lessonia-Durvillaea* están cubiertos, especialmente en paredones verticales y con poca exposición a luz directa, por una Chlorophyta crustosa, no calcificada, *Codium dimorphum*. En paredes más horizontales, con buen recambio de agua y mayor exposición a la luz, es posible encontrar cojines de *Gelidium lingulatum* y *Gelidium chilense*. Los niveles intermareales inmediatamente superiores, y hasta 2-3 m sobre el nivel de mareas bajas, contienen poblaciones de choritos (*Perumytilus purpuratus*) y picorocos (*Jehlius cirratus* y *Chthamalus scabrosus*) donde es posible encontrar una variedad de especies tales como *Iridaea laminariodes*, *Ulva rigida*, *Enteromorpha compressa*, *Centroceras clavulatum*, y que son estrictamente estacionales. La única especie de macroalga conspicua por sobre 3 m de elevación es *Porphyra columbina*, la que en Chile central es estrictamente estacional, siendo abundante de agosto a noviembre.

Cuando se examina este patrón de zonación con una perspectiva ecológica, más bien que taxonómica, es posible concluir (Santelices, 1981) que en estos paredones verticales expuestos al oleaje existe zonación de morfologías más bien que de especies, y que es posible reconocer tres cinturones permanentes de algas y uno o varios cinturones temporales (Fig. 6.1). Los tres cinturones permanentes incluyen un cinturón de costras calcáreas que incluye *Mesophyllum* sp. y otras especies, un cinturón de algas pardas, que incluye a *Lessonia nigrescens* y *Durvillaea antarctica* y un cinturón angosto de algas crustosas o que forman cojines bajos, representados por *Codium dimorphum* y/o las es-

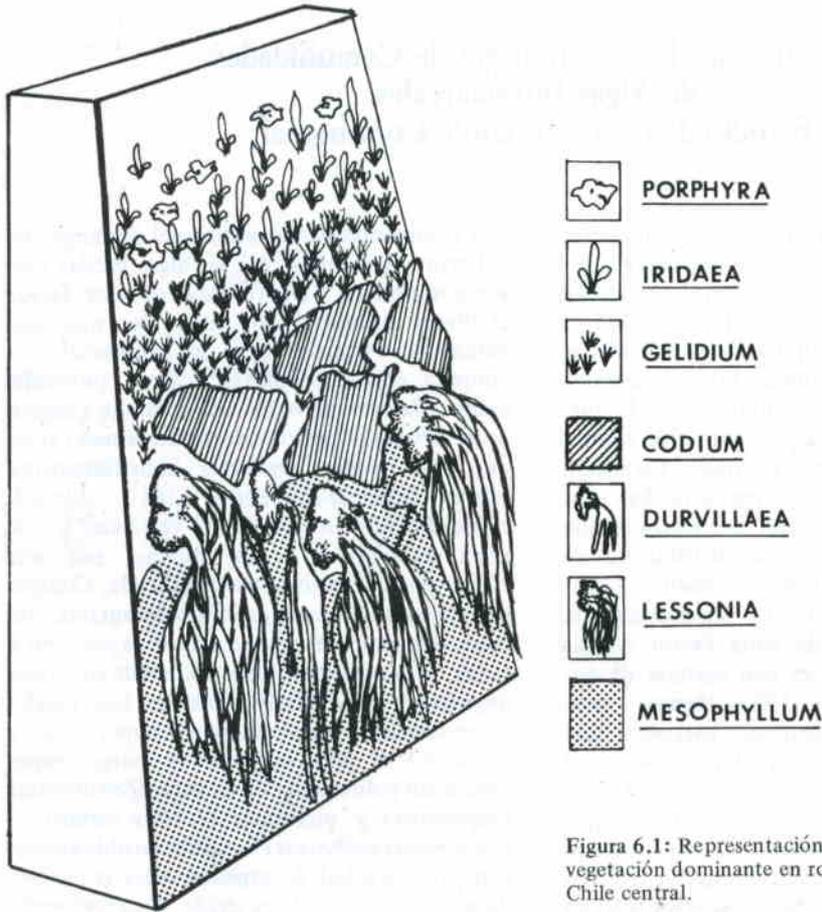


Figura 6.1: Representación esquemática de la vegetación dominante en roqueríos expuestos de Chile central.

pecies de *Gelidium*. Los cinturones temporales incluyen formas frondosas de grosor variable y formas filamentosas.

## 6.2 Franja de *Lessonia-Durvillaea*

La estructura de la porción más baja del intermareal, esto es de la franja intermareal-submareal dominada por *Lessonia nigrescens-Durvillaea antarctica*, depende de una variedad de factores que afecta tanto el reclutamiento de los juveniles de cada una de estas especies, así como la importancia relativa de *Lessonia* y *Durvillaea*, y que varían en importancia a distintos niveles verticales dentro de la franja.

A través de manipulación experimental ha sido posible evaluar el efecto del ambiente abiótico, de los pastoreadores de tamaño pequeño y de otras algas del intermareal medio, sobre la determinación del nivel su-

perior de la franja de *Lessonia nigrescens*. Simultáneamente, y también a través de manipulación experimental, se han podido determinar los efectos de plantas adultas, de la competencia intraespecífica y del pastoreo por pastoreadores grandes del submareal, sobre la determinación del nivel inferior de la franja de *Lessonia* (Ojeda y Santelices, 1984b; Santelices y Ojeda, 1984).

Los resultados indican que el reclutamiento de plantas juveniles de *Lessonia* puede ser inhibido totalmente por el efecto de los pastoreadores del submareal somero y también por el efecto de barrido de plantas adultas de la propia especie. En la ausencia de estos dos factores inhibitorios el reclutamiento de *Lessonia* depende de la estación del año y del nivel de mareas correspondiente.

En experimentos realizados en invierno (junio), época en que *Lessonia nigrescens*

muestra máxima fertilidad y en ausencia de pastoreadores grandes o de interferencia por plantas adultas, *L. nigrescens* recluta en un rango vertical mayor que aquel normalmente ocupado por la población adulta (Fig. 6.2). Esporofitos de aproximadamente un mes de edad miden 5-6 cm de longitud y reclutan en densidades de 2.500-3.000 individuos  $m^{-2}$  en niveles de 0,5 y 1 m sobre el nivel normal de *Lessonia*, y en densidades de 6.000-8.000 individuos  $m^{-2}$  en los niveles normales del cinturón.

La supervivencia y las velocidades de crecimiento posteriores varían de acuerdo al nivel de mareas (Fig. 6.3). En estos experimentos (Santelices y Ojeda, 1984) las densidades en los niveles más altos disminuyeron a aproximadamente 160 ind.  $m^{-2}$  hacia finales de oc-

tubre, a 20-30 ind.  $m^{-2}$  hacia fines de diciembre y desaparecieron completamente de este nivel hacia febrero. La desecación extrema de finales de primavera y principios de verano mata a la mayoría de estos individuos. Unos pocos a veces sobreviven, generalmente con tamaños reducidos, en grietas de las rocas o en pequeños pozones que retienen alguna cantidad de agua durante los períodos de marea baja. La remoción de otras especies de algas o de pastoreadores de tamaño pequeño en el intermareal medio no modificó los valores de reclutamiento a este nivel alto de playa, por lo que el límite vertical del cinturón en esta época del año parece depender enteramente de factores abióticos.

Los individuos que han reclutado en los niveles normales de la banda de *Lessonia*

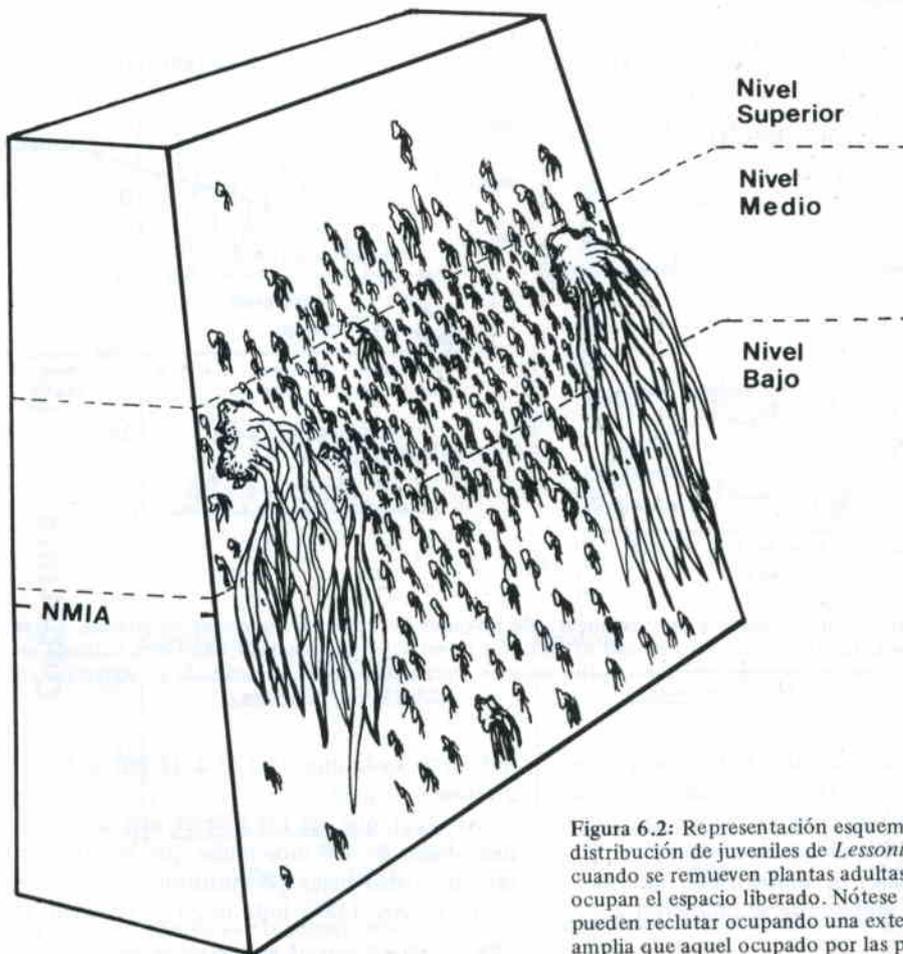


Figura 6.2: Representación esquemática de la distribución de juveniles de *Lessonia nigrescens* cuando se remueven plantas adultas y los juveniles ocupan el espacio liberado. Nótese que los juveniles pueden reclutar ocupando una extensión vertical más amplia que aquel ocupado por las plantas adultas.

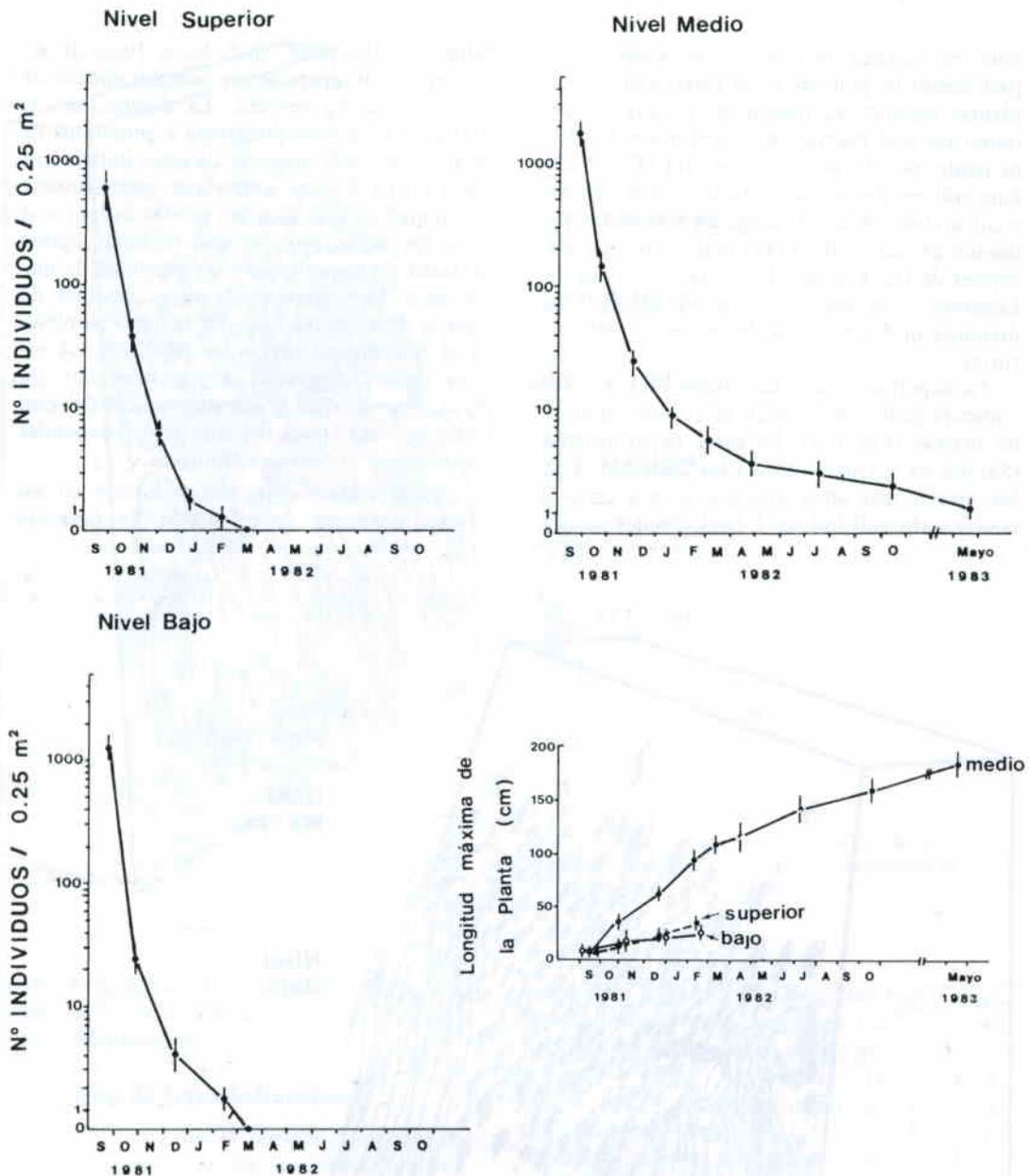


Figura 6.3: Curvas de supervivencia y de crecimiento de juveniles de *Lessonia nigrescens* reclutados, a tres niveles del cinturón. La ubicación con respecto al cinturón (nivel superior, medio y bajo) está indicada en la Figura 6.2. La curva del extremo inferior derecho muestra crecimiento de los juveniles de *L. nigrescens* en estos tres niveles.

también sufren una notable reducción en sus valores de densidad (Fig. 6.3), pero esto va aparejado con un incremento significativo del tamaño de las plantas sobrevivientes. Así, las densidades iniciales de 6.000-8.000 ind. m<sup>-2</sup> encontrados en septiembre se redujeron a 4-5

ind. m<sup>-2</sup>, cada uno de 175 ± 15 cm de largo, 20 meses después.

Al igual que en los niveles más altos, las densidades de los individuos que reclutan en las partes más bajas del cinturón también son bajas (2.000-3.000 ind. m<sup>-2</sup>) y también se

reducen a cero (Fig. 6.3) unos pocos meses después de haber reclutado. En este caso, sin embargo, la mortalidad es una función de los efectos de sombreo producidos por los individuos reclutados en los niveles inmediatamente superiores. Un dosel denso de individuos de *Lessonia nigrescens* creciendo puede reducir en casi un 90% la cantidad de luz que incide sobre el cinturón de algas. Por lo tanto, la intensidad luminosa que alcanza a los individuos asentados en los niveles más bajos es limitante. De hecho, si a través de remoción experimental a estos individuos de los niveles bajos se les permite crecer sin efecto sombreador de la población en los niveles medios, su curva de crecimiento y supervivencia es semejante a la de individuos en los niveles medios.

Si estos experimentos se realizan en otra época del año, los resultados pueden variar (Ojeda y Santelices, 1984b). Por ejemplo, si

*Lessonia nigrescens* es removida en verano, se produce (Fig. 6.4) una reducción drástica de *Mesophyllum* y un incremento sostenido de los valores de cobertura de *Gelidium chilense*. En estos cuadrantes experimentales no se observó (Ojeda y Santelices, 1984b) reclutamiento de juveniles de *Lessonia* en 21 meses en que se mantuvieron estos experimentos. Durante las remociones de invierno también se observó un incremento en los valores de cobertura de *Gelidium*, pero el poco tiempo transcurrido entre la remoción de las plantas adultas de *Lessonia* y la aparición de sus juveniles no le permite a *Gelidium*, o *Codium*, monopolizar el sustrato. En invierno los juveniles de *Lessonia* cubren, sombrean y finalmente asfixian por el crecimiento de su disco adhesivo a las plantas de *Codium* o *Gelidium*. Cuando la remoción se hace en verano, *Gelidium* tiene tiempo para cubrir el sustrato antes de que se produzca una nueva gene-

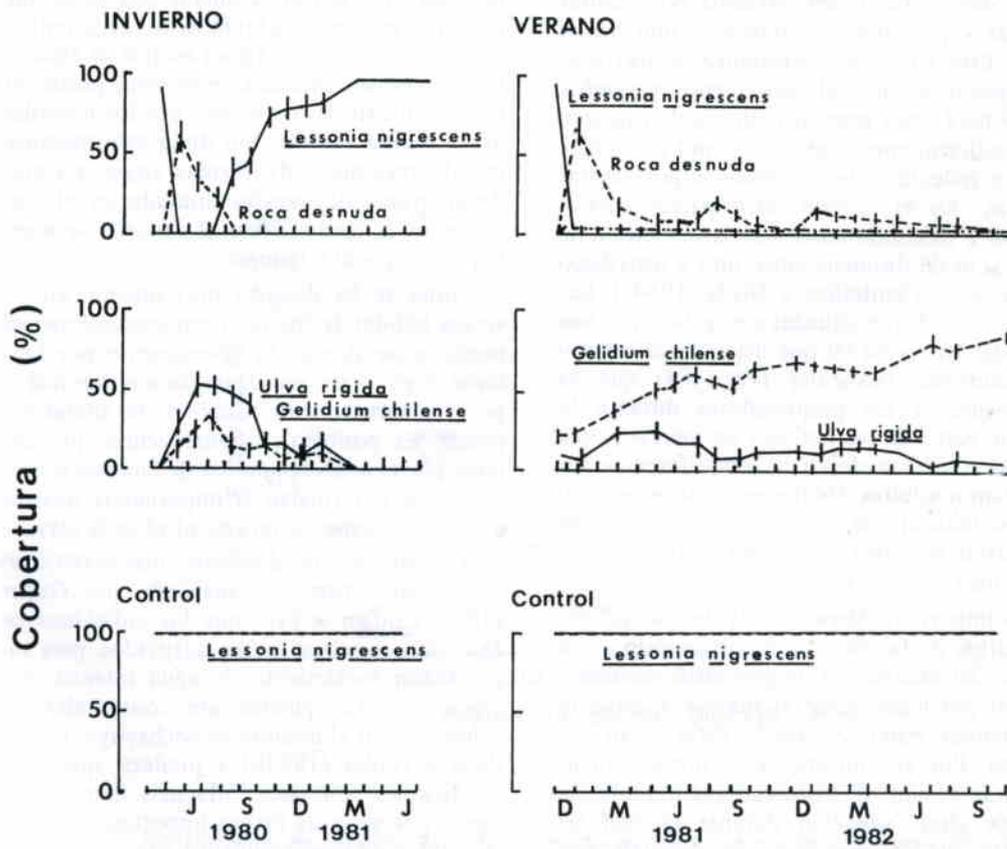


Figura 6.4: Cambios en la importancia de especies de algas después de la remoción de *Lessonia nigrescens* en ausencia de pastoreadores durante dos épocas del año (invierno o verano).

morfológica de *Durvillaea antarctica*, la que a menudo se expresa en la presencia de plantas con varios estipes, probablemente el resultado de la germinación y posterior coalescencia de varios embriones. Si se compara el peso de estas plantas con aquellas que tienen sólo un estipe, se observa (Santelices *et al.*, 1980) que discos de igual diámetro pueden soportar pesos significativamente mayores que cuando dicho peso se distribuye sobre un solo estipe. Estas plantas de *D. antarctica* se aproximan morfológicamente a las plantas de *L. nigrescens* en el sentido de tener un disco grande y varios estipes. La existencia de esta variante morfológica, y su resistencia a ser removidas, permiten la existencia de un stock poblacional de *D. antarctica* que puede funcionar como fuente de propágulos con capacidad de instalarse en espacios liberados.

Como se mencionó previamente, las estructuras adhesivas de *Lessonia nigrescens* y *Durvillaea antarctica* son discoides y masivas, y constituyen el hábitat temporal o permanente de un número grande y variado de invertebrados. El peso total de los animales en el

interior del disco, especialmente en *L. nigrescens*, aumenta a medida que la planta crece. La acción de los invertebrados, por lo tanto, daña la integridad estructural del disco y reduce la resistencia mecánica al impacto del oleaje. Esto genera espacio libre que puede ser invadido por propágulos de cualquiera de las dos especies.

Una comparación de la estrategias de crecimiento y reproducción de ambas especies en Chile central además muestra claras diferencias (Figs. 6.6 y 6.7). Talos reproductivos y plantas juveniles de *D. antarctica* pueden ser encontrados en cualquier mes del año. Las plantas pueden empezar a reproducirse cuando ellas alcanzan 75 cm de largo, lo que equivale a edades de aproximadamente 6 meses. La velocidad de crecimiento, medida en términos de elongación de fronda, es a lo menos 30% más rápida que la de individuos de *Lessonia nigrescens*, la que además es estrictamente estacional en su periodicidad reproductiva y en la que los individuos alcanzan fertilidad sólo después de 14 a 18 meses de edad. El conjunto de resultados obtenidos con

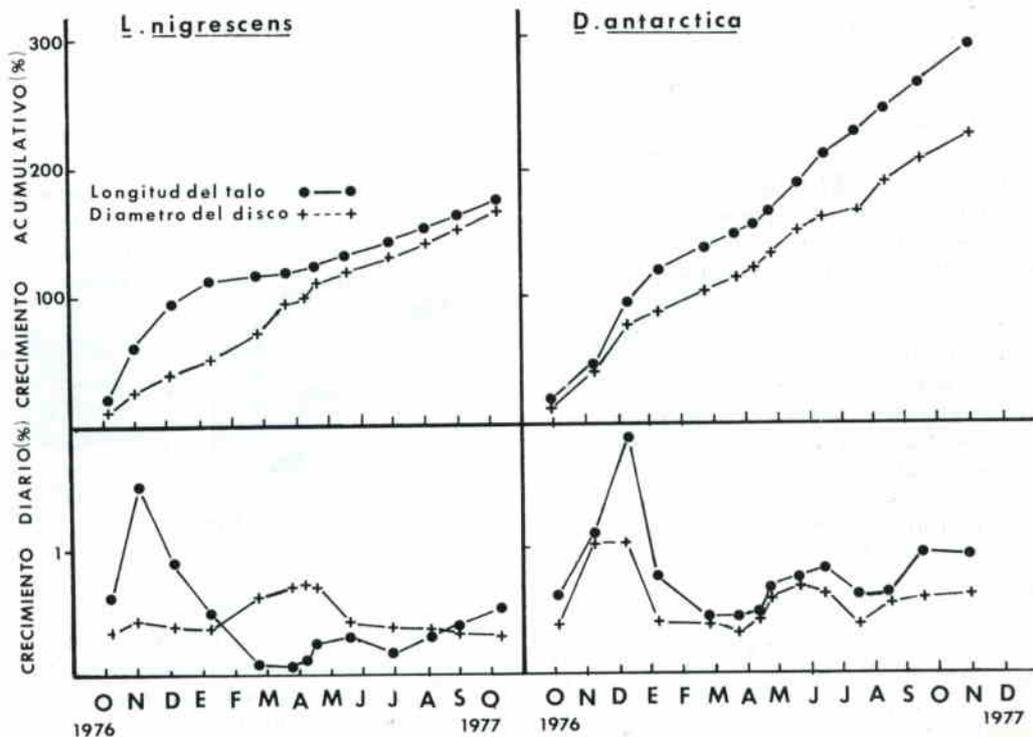


Figura 6.6: Comparación de crecimiento de *Lessonia nigrescens* con *Durvillaea antarctica*.

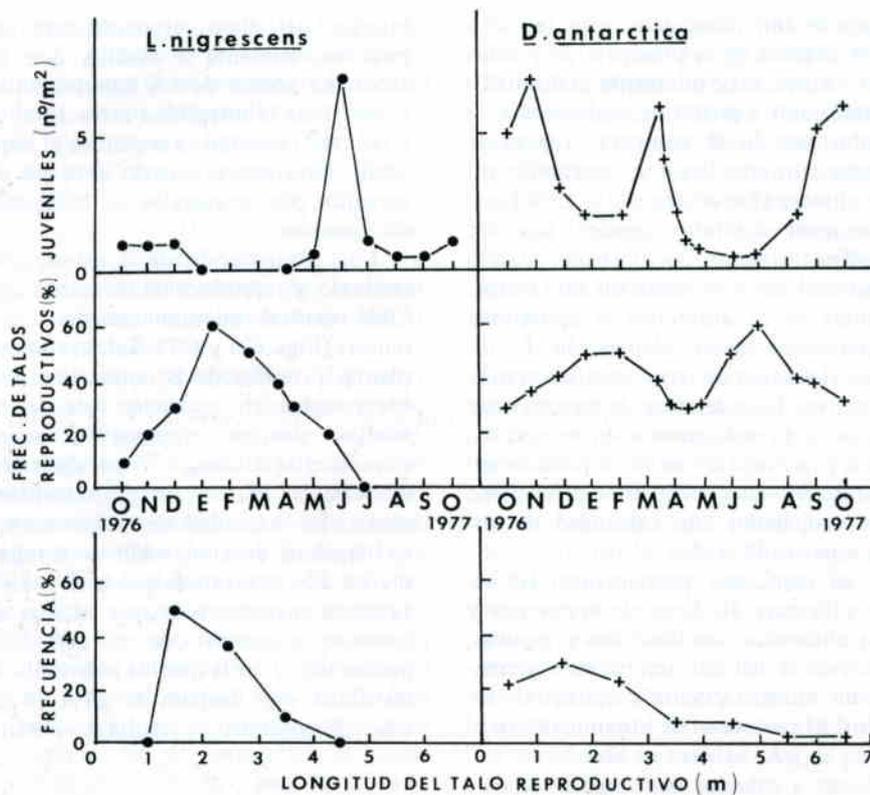


Figura 6.7: Diferencias entre *Lessonia nigrescens* y *Durvillaea antarctica* con respecto al reclutamiento de juveniles, frecuencia temporal y tamaños de talos reproductivos.

estas dos especies indica, en consecuencia, que el movimiento de agua es el factor más importante determinando la abundancia de estas especies. En hábitat expuestos a fuerte impacto de oleaje, *Durvillaea antarctica* es removida constantemente por movimiento de agua, pero persiste por su estrategia colonizadora. En hábitat más protegidos, esta especie podría desplazar competitivamente a *L. nigrescens*. Es necesario recordar, sin embargo, que en estos ambientes *D. antarctica* es recolectada por los pescadores para consumo como alimento humano.

### 6.3 Cinturón de *Mesophyllum* y otras algas calcáreas

Un cinturón rosado de *Mesophyllum* sp., y otras algas calcáreas, es común en el nivel intermareal inmediatamente por debajo de *Lessonia-Durvillaea*, y a menudo se extiende hasta el submareal somero (Fig. 4.1). Este cinturón nunca ha sido sujeto específico de estudio en Chile central, por las dificultades

implícitas en su manipulación experimental. De hecho, desconocemos incluso la taxonomía de estas costras calcáreas y es posible que no sólo *Mesophyllum* sp. sino que un complejo de especies sean las que realmente forman la cubierta calcárea que se interna en el submareal.

Sin embargo, unos pocos resultados experimentales indican que esta cubierta rosada depende en gran medida de algunos de los factores que determinan la permanencia del cinturón de *Lessonia-Durvillaea*. Así, por ejemplo, en los experimentos, evaluando el efecto de pastoreo por pastoreadores submareales grandes sobre el reclutamiento de *Lessonia*, los cuadrantes experimentales sometidos a pastoreo intenso mostraron una reducción significativa en los valores de cobertura de *Mesophyllum* sp. y un aumento en los valores de roca desnuda. Por lo tanto, pastoreo intenso es limitante para estas especies (Ojeda y Santelices, 1984b). En forma análoga, los experimentos ya discutidos de re-

moción de *Lessonia nigrescens* realizados en verano, y que permitieron la expansión de *Gelidium* y la consecuente exclusión de *Lessonia*, también implicaron una reducción en la cobertura de *Mesophyllum* debido al sobrecrecimiento de *Gelidium* sobre la costra rosada. Así, la permanencia de la costra requiere algún nivel de interferencia, por pastoreo y/o interferencia de plantas de *Lessonia* para poder persistir.

La dependencia de *Mesophyllum* sp. de *Lessonia nigrescens* no sólo se refiere a posibilidades de sobrecrecimiento por otras algas o destrucción por pastoreadores. En varios experimentos, la remoción inicial de *Lessonia* produjo una drástica reducción de *Mesophyllum*, la que primero cambia de color rosado a blanco y luego se suelta de la roca. Esto parece resultar por la mayor intensidad luminosa que alcanza la superficie de la costra después de la remoción del denso dosel de *L. nigrescens* en conjunto con incrementos en los niveles de desecación de la costra durante los períodos de baja marea. Una vez que los juveniles de *L. nigrescens* se instalan de nuevo en el lugar y alcanzan valores de cobertura cercanos al 90%, los valores de cobertura de *Mesophyllum* sp. se recuperan. Por lo tanto, *Mesophyllum* sp., y quizás las otras especies en esta cubierta rosada, son subdoseses obli-

gados, que dependen fisiológicamente de la sombra y la humedad generada por el dosel de *Lessonia nigrescens*, y competitivamente del pastoreo y de la interferencia biológica generada por el movimiento del dosel que impiden el establecimiento de otras algas sobre la costra. Es notable, además, que el pastoreo no sólo contribuya a mantener esta franja, sino que además determina el límite entre esta franja y la de *Lessonia-Durvillaea* que se ubica inmediatamente más arriba. Más aún, cuando se monitorean numerosas poblaciones de *Lessonia-Durvillaea* en frentes con distintos grados de exposición y de inclinación, resulta evidente que extensiones de algas calcáreas, de superficie variable, pueden existir al interior del cinturón de *Lessonia-Durvillaea*, como un estado alternativo de equilibrio (*sensu* Sutherland, 1974) con mayor presión local de pastoreo. Incrementos sustanciales de pastoreo determinan destrucción total o parcial de la costra calcárea y pueden generar roca desnuda.

La interacción de todos los factores ecológicos discutidos en las secciones 6.2 y 6.3 determina distintos paisajes en los niveles más bajos de la playa. Una representación esquemática de algunas de estas variantes está ilustrada en la Fig. 6.8.

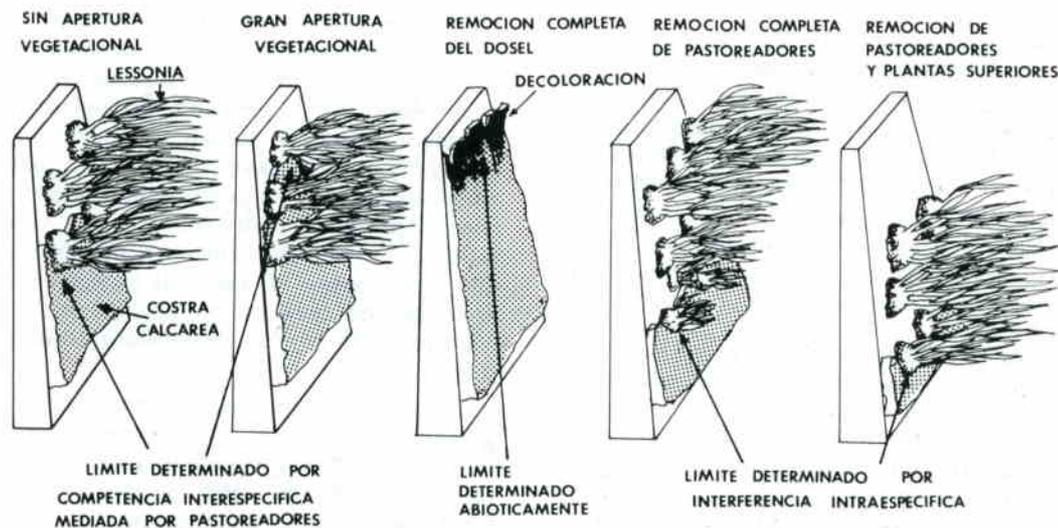


Figura 6.8: Estados alternativos de vegetación posibles de encontrar en la franja intermareal-submareal y que refleja distintos tipos de interacciones entre algas calcáreas y *Lessonia nigrescens*.

#### 6.4 Cinturón de costra y cojines (*Codium/Gelidium*)

Poblaciones puras o mezcladas de *Codium dimorphum*, *Gelidium chilense* y *Gelidium linguulatum* forman el cinturón dispuesto a una altura vertical inmediatamente por sobre *Lessonia-Durvillaea* (Figs. A<sub>2</sub> y A<sub>3</sub>). Como ya se explicó al discutir los factores que determinan la franja de *Lessonia-Durvillaea*, cada vez que *Lessonia* es removida en forma experimental, *Gelidium* puede extenderse hacia niveles más bajos en la franja intermareal-submareal. Algo similar sucede con *Codium dimorphum*. Cuando estas remociones se hacen en verano, tal expansión de *Gelidium* perdura en el tiempo y excluye a *Lessonia*. Cuando el fenómeno sucede en invierno, los juveniles de *Lessonia* se instalan sobre sustrato desnudo o sobre costras de *Mesophyllum* sp. y, a través de crecimiento rápido, su disco puede eventualmente asfixiar las colonias de *Codium* o las plantas de *Gelidium*. Cuando se examinan poblaciones de *Lessonia* es frecuente encontrar colonias pequeñas de *Codium dimorphum* o talos erectos de *Gelidium* viviendo en los márgenes de los discos o en el escaso espacio libre que queda entre los discos de *Lessonia nigrescens*. En consecuencia, el límite inferior de esta franja parece determinado por interferencia competitiva con la franja inmediatamente inferior (*Lessonia-Durvillaea*).

Es importante puntualizar que, al igual que en el caso de la costra rosada de algas calcáreas, es común encontrar parches de *Gelidium* o *Codium* en aperturas vegetacionales al interior del cinturón de *Lessonia* que carecen de pastoreadores grandes. Así como la presión de pastoreo permitía la existencia de un estado alternativo de equilibrio representado por algas calcáreas, en este caso es la interacción competitiva la que permite la existencia de este otro estado, dominado por *Gelidium* o *Codium*.

La importancia relativa y los límites superiores de *Codium dimorphum* parecen determinados por una interacción entre clima, competencia y pastoreo (Santelices *et al.*, 1981). Hacia fines de primavera y verano los bordes de la colonia blanquean, probablemente como resultado del incremento de luz y temperatura que reciben estos niveles intermareales durante esta época del año. Las porciones más altas de *Codium dimorphum*

(sobre 1,5 m sobre el nivel cero) desaparecen y el espacio es aquí ocupado por un grupo de especies de algas que normalmente viven en los niveles intermareales inmediatamente superiores (*Iridaea laminarioides*, *Ulva rigida*, *Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp. y *Enteromorpha compressa*). Bajo el nivel de 1,5 m, la continuidad de la costra de *Codium dimorphum* se interrumpe y el grupo de especies de algas mencionadas anteriormente aparece en el espacio primario que se libera por interrupción en la continuidad de la costra. La correlación negativa entre cobertura de *Codium dimorphum* y otras especies de algas es estadísticamente significativa en estos niveles intermareales bajos (Fig. 6.9). En los niveles más altos dicha relación no es estadísticamente significativa por la presencia de espacio libre.

Estos resultados sugieren (Santelices *et al.*, 1981) que *Codium dimorphum* excluye competitivamente a otras especies de algas marinas de los niveles intermareales medios y bajos y que dichas especies de algas serían capaces de vivir a niveles más bajos si allí no existiera *C. dimorphum*. Una forma de poner a prueba esta hipótesis consiste en liberar el espacio ocupado por *C. dimorphum* excavando cuadrantes en el interior de la colonia y monitoreando las especies que reclutan en su interior. Dichos experimentos (Fig. 6.10) han mostrado (Santelices *et al.*, 1981) que todas las especies de algas que viven en niveles intermareales más altos, al igual que las dos especies de picrococos, pueden ocupar el espacio liberado en el interior de la colonia de *C. dimorphum*. El proceso de recolonización, seguido a lo largo de 40 meses, indicó que *C. dimorphum* puede reemplazar y excluir todas estas especies. Sin embargo, el patrón de recuperación de la costra verde puede verse influido muy significativamente por el clima, ya que durante estos 40 meses de experimentos la llegada de cada verano significó una reducción en el proceso de crecimiento de la costra.

Las observaciones de campo, realizadas durante las épocas en que la costra mostró bordes decolorados y redujo sus valores de cobertura, indicaron que los pastoreadores tenían aquí alguna importancia. En consecuencia, se procedió a estudiar las velocidades de recuperación de *Codium dimorphum* en presencia y ausencia de herbívoros en cua-

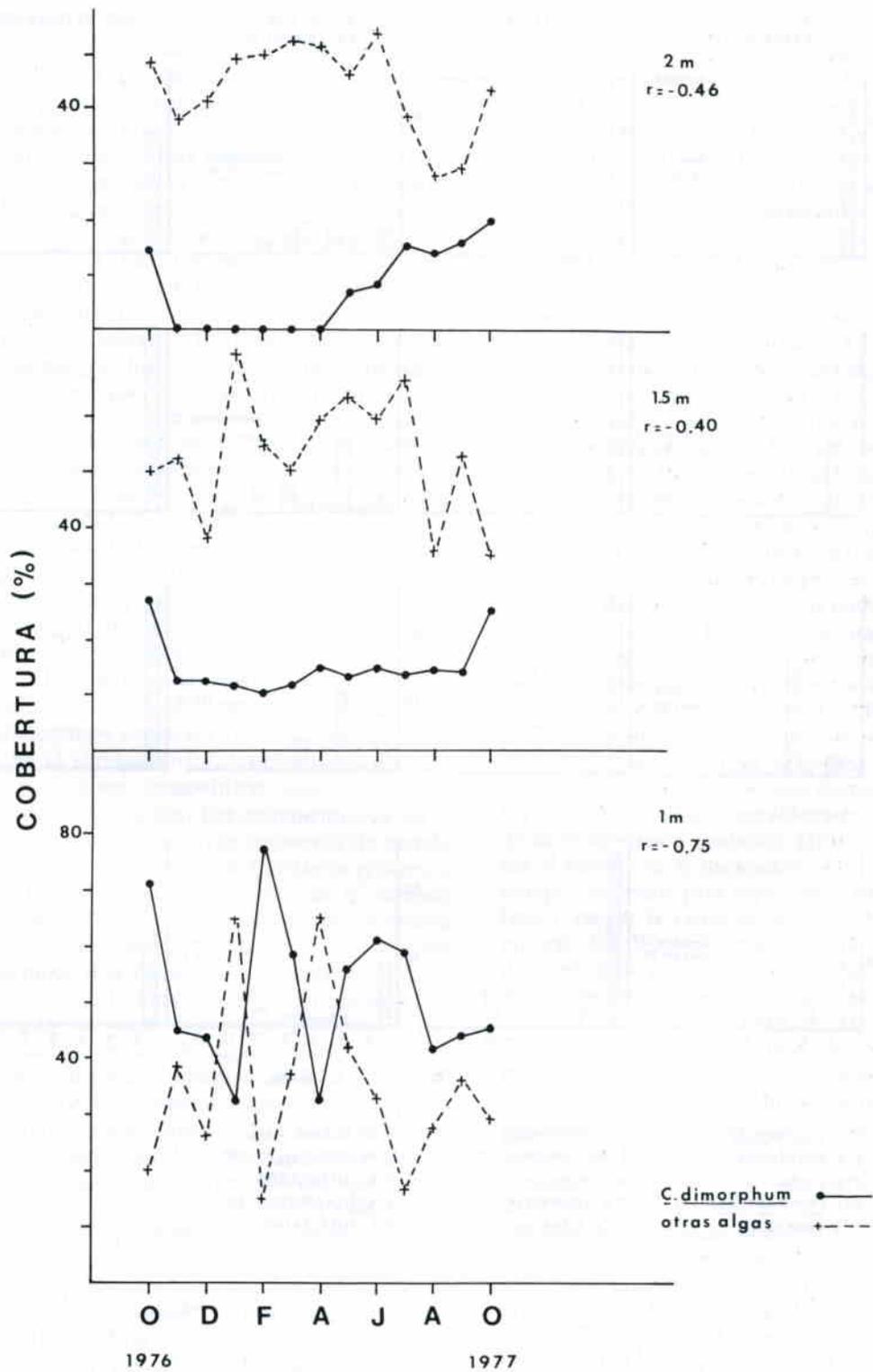


Figura 6.9: Valores de correlación entre *Codium dimorphum* y otras algas a distintos niveles sobre el nivel cero de mareas.

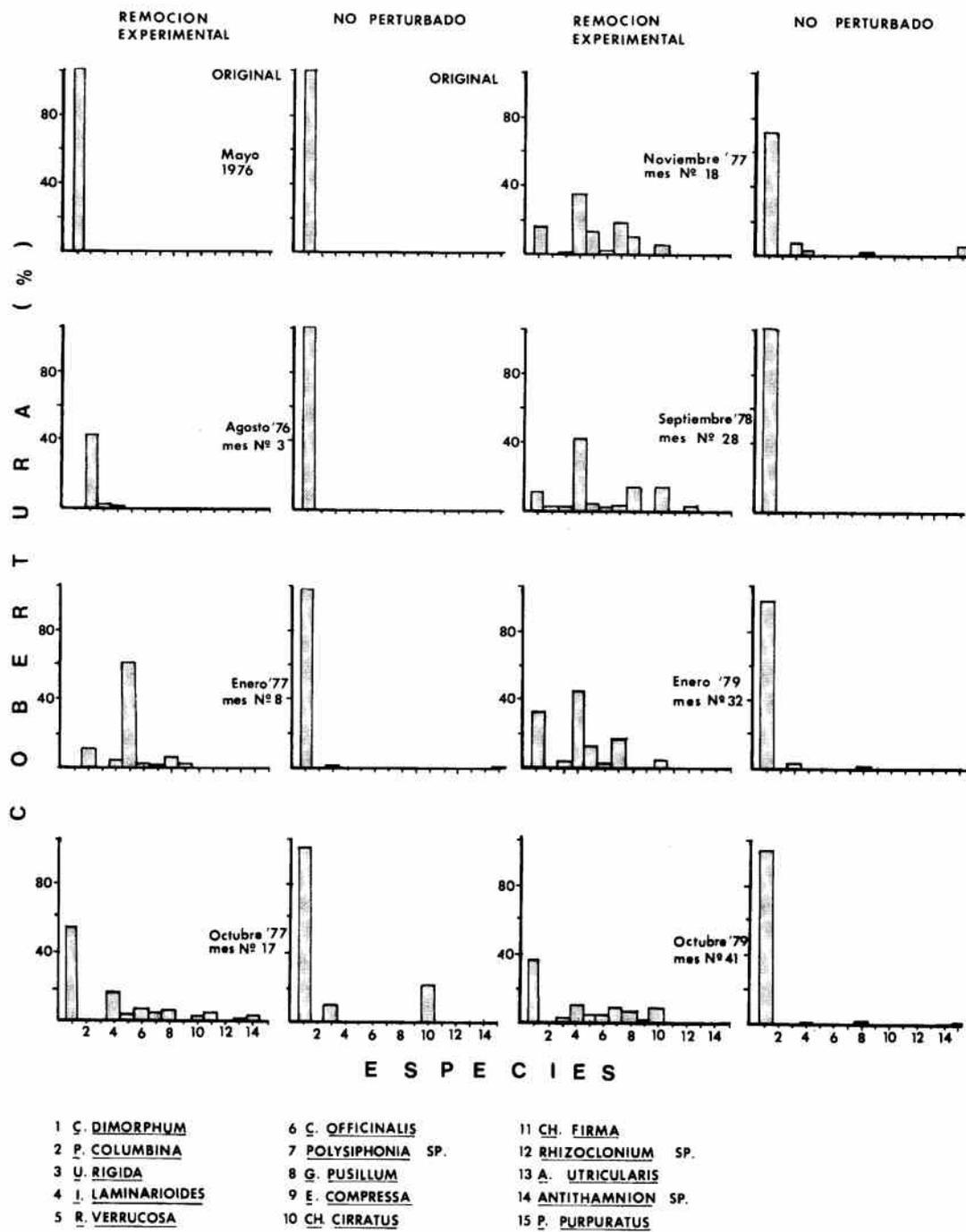


Figura 6.10: Representación gráfica de la invasión que sufren los parches de roca liberados en el interior de una colonia de *Codium*.

drantes excavados al interior de *Codium* en dos épocas del año. Si se excluye en los pastoreadores, las velocidades de recuperación de *Codium dimorphum* son notablemente más rápidas. El efecto es más pronunciado y estadísticamente más significativo en el experimento iniciado en primavera (septiembre). En este caso, la velocidad de crecimiento de *Codium dimorphum* progresó rápido hasta noviembre, en cuya época se produjo la decoloración de los bordes de la colonia. La reducción en los valores de cobertura que se produce hacia el final del verano es muy notoria en los cuadrantes con herbívoros, mientras que ella casi no sucede en los cuadrantes protegidos de la acción de los herbívoros. Esto sugiere que la reducción de cobertura que sucede en verano se debe a pastoreo por herbívoros luego del blanqueamiento de la colonia y su pérdida de continuidad. La creación de nuevos bordes, por efecto del clima, crea nuevos frentes por donde los pastoreadores pueden atacar la costra, lo que se traduce en una reducción de sus valores de cobertura.

El conjunto de estos resultados indica, así, que los límites superiores de *Codium dimorphum* dependen de una interacción en la que el clima abiótico, los pastoreadores y las interacciones competitivas con otras algas tienen importancia. Los incrementos de luz y temperatura y la mayor frecuencia de mareas bajas que ocurren durante el día en primavera y verano queman los bordes de la colonia, creando nuevos bordes que son susceptibles de ser atacados por pastoreadores, lo que a su vez permite una reducción en los valores de cobertura de *C. dimorphum* y libera espacio que puede ser ocupado por la colonización y crecimiento rápido de algas que normalmente viven en niveles intermareales más altos. Durante otoño, invierno y primavera temprana la reducción en intensidad luminosa y temperatura, así como la frecuencia menor de mareas bajas durante horas del día, permite el crecimiento de *C. dimorphum*. A medida que su cobertura aumenta, estas colonias crustosas cubren a otras especies de algas y a las especies de invertebrados que podrían haberse instalado en los niveles intermareales bajos y medios. Así, la importancia relativa de competencia y pastoreo es fluctuante y depende del clima.

Junto con explicar la interacción de fac-

tores que determinan los límites superiores y la importancia relativa del cinturón de *Codium dimorphum*, Santelices *et al.* (1981) llamaron la atención sobre algunas peculiaridades de esta costra. En general se sugiere (Lubchenco y Cubit, 1980; Slocum, 1980; Paine *et al.*, 1979) que las formas crustosas son persistentes, aunque susceptibles de que otras especies de algas crezcan sobre ellas, en general poseen baja velocidad de crecimiento, longevidad y persistencia elevadas, probablemente necesidad de pastoreo de su superficie para eliminar la microflora allí existente, baja edibilidad y baja capacidad de regeneración de su tejido periférico. *Codium dimorphum* tiene similitudes y diferencias con esta generalización global de algas crustosas. Las colonias individuales de esta especie probablemente tienen mortalidad reducida y gran longevidad. Sin embargo, esta costra tiene una clara capacidad para regenerar cualquiera de sus partes, tiene crecimiento rápido y su tejido periférico parece, a lo menos, tan edible como su porción central. Por lo tanto, esta costra presenta una mezcla de características que incluye tanto adaptaciones típicas de algas crustosas como de fases erectas.

Es interesante hacer notar la importancia del tamaño de la disrupción producida en la colonia de *Codium dimorphum* como uno de los factores que afectan sensiblemente el curso de la recuperación posterior. Mientras mayor sea el tamaño de la disrupción, mayor será el tiempo requerido para recuperar dicha superficie y mayor la probabilidad de que todo el proceso sea afectado por estacionalidad y pastoreo. Este punto tiene especial relevancia con respecto al tipo de pastoreo que puede soportar esta costra. *Codium dimorphum* coexiste con una diversidad de pequeños pastoreadores (*Collisella zebrina*, *Siphonaria parasitica*) capaces de causar sólo discontinuidades pequeñas en la costra, las que probablemente pueden ser recuperadas en corto tiempo por *C. dimorphum*. Por otro lado Santelices *et al.*, (1981) han notado que *C. dimorphum* normalmente está ausente de niveles intermareales más bajos donde son comunes los pastoreadores de tamaño mayor y que podrían infligir sobre la colonia discontinuidades de tamaño mayor, de recuperación más larga y cuyos bordes pueden ser usados como fuentes de ataques por éste y otros pastoreadores.

Carecemos de datos equivalentes con

respecto a las especies de *Gelidium* que viven a este nivel de mareas. Sabemos que una competencia interespecífica es común entre dos especies de *Gelidium* (*G. chilense* y *G. linguatum*) que coexisten a esta altura en la playa (Montalva y Santelices, 1981). Tal coexistencia espacial es permitida por un grado de tolerancia distinto a la intensidad luminosa (Oliger y Santelices, 1981), lo que permite el crecimiento mayor de una especie en una época dada del año y la consecuente reducción en biomasa en la otra especie. Las especies de *Gelidium* presentan, en general, un sistema de talos rastreros, con capacidad de regeneración y que a menudo crecen bajo una cubierta de organismos calcáreos. A ello se suman velocidades de crecimiento más bien lentas y una escasa capacidad de recolonización. En consecuencia, es un material de difícil manejo experimental, lo que ha impedido una comprensión más cabal de los procesos que determinan sus rangos de distribución ecológica y su importancia relativa en las franjas intermareales.

#### 6.5 Cinturones de frondas y filamentos

Tenemos comparativamente menos información sobre la interacción de factores que determinan las franjas de vegetación siguientes en el intermareal. Esto se debe a que a menudo estas poblaciones son de corta duración y tienen una dinámica distinta a la de poblaciones de algas situadas más bajo en el intermareal. Además, los niveles intermareales medios de roqueríos expuestos de Chile central a menudo presentan una franja conspicua y bastante notable de *Perumytilus purpuratus*, el que puede modificar muchísimas de las interacciones esperables a este nivel de la playa. Sabemos ahora (Santelices y Martínez, 1988) que estos filtradores ingieren y digieren esporas de algas, modifican su dispersión y su patrón espacial de distribución, las protegen de desecación y, a través de sus exudados, probablemente contribuyen a la disponibilidad de amonio y otras sustancias nutritivas para las algas. Los mitílidos, además, son el hábitat de una diversidad de pastoreadores que seleccionan el tipo de alga que aquí habita.

Algunas de las especies de algas que en frentes rocosos expuestos de Chile central forman parte de la vegetación mixta del intermareal medio y más superior, en algunas

localidades adquieren el carácter de cinturones monoespecíficos y de mayor permanencia. Este es el caso de *Iridaea laminarioides* (Lámina F, Fig. F<sub>1</sub>), especie que en algunas localidades como Matanzas (33°S) o Mehuín (39°S) constituye un cinturón permanente en el intermareal medio, seguido por una banda más o menos permanente de *Porphyra columbina*. Ambas localidades tienen en común el presentar invasiones periódicas de arena que cubren diversas porciones del intermareal (Moreno y Jaramillo, 1983; Santelices y Norambuena, 1987). En Mehuín, Jara y Moreno (1984) encontraron que el pastoreo por *Siphonaria lessonii* debilitada la fronda de *Iridaea laminarioides*, la que era luego removida por movimiento de agua. Adición de *S. lessonii* a los sitios experimentales causó una disminución drástica de las porciones erectas de *I. laminarioides*, lo que eventualmente cambió la estructura de la comunidad intermareal, de una dominada por algas frondosas erectas a otra dominada por picorocos, algas crustosas y algas efímeras. Jara y Moreno (1984) observaron que durante los períodos de invasión de arena, algunos consumidores se movían desde el intermareal bajo al intermareal medio, tratando de evitar ser cubiertos por arena. Uno de esos consumidores es *Fissurella picta*, el que parecía limitar el nivel inferior de extensión de *Iridaea laminarioides*, permitiendo en los niveles intermareales más inferiores el desarrollo de un complejo de algas calcáreas y *Ulva rigida*. La remoción selectiva de *Fissurella picta* permitió (Moreno y Jaramillo, 1983) la expansión del cinturón de *I. laminarioides*, el que se extendió hacia los niveles inferiores ocupando el área antes ocupada por *Ulva rigida* y las costras calcáreas. Además, en la zona de remoción de herbívoros apareció un nuevo cinturón, por debajo del cinturón de *I. laminarioides*, representado por *Gymnogongrus furcellatus*. Concluyendo que pastoreo era el factor determinante en la mantención del patrón de zonación, Moreno y Jaramillo (1983) criticaron la conclusión de Santelices *et al.* (1981) de que interacciones competitivas con *Codium dimorphum* pudieran determinar los límites inferiores de distribución de *Iridaea laminarioides* en Chile central. La crítica parece no ser válida por, a lo menos, tres razones. Como lo discutieron extensamente Santelices *et al.* (1981) la interacción *Codium-Iridaea* se da en ambientes

con ausencia de pastoreadores de tamaño grande, que pudieren originar disrupciones de gran tamaño en la costra de *C. dimorphum*. A ello se suma la evidencia experimental de exclusión de otras algas intermareales a medida que crece *C. dimorphum*. Finalmente, y de mayor importancia, pareciera ser poco esperable que el límite inferior (o superior) de una determinada especie en distintos lugares tenga necesariamente que ser explicable por el mismo tipo de factor. Así por ejemplo, en la localidad de Matanzas, donde la invasión de arena alcanza hasta niveles más altos en el intermareal —causando gran mortalidad de invertebrados—, el límite inferior de *Iridaea laminarioides* puede estar determinado, a lo menos, por tres factores. En algunos sitios la abrasión de arena prolongada (4-6 meses) es limitante y destruye completamente los niveles más inferiores de las poblaciones de *I. laminarioides*. Aunque la costra basal de *Iridaea* puede resistir hasta por 4 meses el estar recubierta por arena, en algunos sitios de Matanzas el fenómeno perdura por más tiempo. En otros sitios, la capa de arena perdura menos. En esos hábitat es aún posible encontrar dos situaciones. En algunos roqueríos el límite inferior de *I. laminarioides* se determina por acción competitiva con *Gymnogongrus furcellatus*, especie que también es capaz de resistir abrasión de arena, especialmente a través de su tetrasporofito crustoso. La presencia de una banda de *Gymnogongrus* seguida por una banda de *Iridaea* reproduce exactamente lo encontrado por Moreno y Jaramillo (1983) luego de la exclusión de *Fissurella picta*. Finalmente, en niveles intermareales un poco más altos, el límite inferior de *Iridaea laminarioides* puede estar dado por interacciones competitivas con una tercera especie que también posee una fase crustosa resistente a la abrasión de arena, *Nothogenia fastigiata*.

Hay pocas dudas que el límite superior de *I. laminarioides* esté dado por los extremos abióticos. De hecho, las plantas intermareales más altas decoloran y pierden trozos de frondas durante el verano. Sin embargo, quizás la evidencia experimental más inequívoca la constituyó la elevación en 40-45 cm que sufrieron los roqueríos intermareales de Matanzas con ocasión del fuerte sismo de marzo de 1985 (Santelices y Norambuena, 1987). A la elevación de los roqueríos siguió

decoloración y muerte de las plantas situadas más alto en el intermareal. Seis meses después, el límite superior de la población de *Iridaea laminarioides* se había corrido hacia abajo en 42 cm. Es importante señalar, sin embargo, que no toda la franja de *Iridaea laminarioides* se corrió, porque otras especies en el intermareal bajo no modificaron su patrón de distribución.

Dada su morfología con varios estipes cortos y erectos, algunos de los cuales rematan en frondas enanchadas y espatuladas, poblaciones densas de *Iridaea laminarioides* conforman doseles vegetacionales intermareales que influyen sobre la vegetación que constituye los estratos inferiores. Remociones experimentales de las porciones apicales de las frondas, así como de la totalidad de la planta (Fig. 6.11) han permitido concluir que *Iridaea laminarioides* interfiere con competidores potenciales tanto con respecto al recurso luz (con *Ulva rigida*, *Porphyra columbina*) como con respecto al recurso sustrato (con *Nothogenia fastigiata*).

En general, no existen trabajos especialmente referidos a estudiar los factores que determinan la distribución de los cinturones de algas más altos en el intermareal, aunque algunos datos indirectos, de otros estudios orientados a otros problemas, pueden ser pertinentes. Los incrementos en abundancia de *Iridaea laminarioides* en general (Fig. 6.11) producen reducciones en la abundancia de algas oportunistas tales como *Ulva rigida* (Santelices *et al.*, 1981; Moreno y Jaramillo, 1983). En forma análoga la remoción experimental de *Iridaea laminarioides* en determinadas épocas del año permite la extensión del cinturón de *Porphyra columbina* hacia porciones más inferiores del intermareal (Santelices y Avila, 1986). No sabemos el efecto que los pastoreadores pueden tener sobre la distribución de la fase microscópica o sobre la fase erecta de esta especie. Sin embargo, experimentos con jaula de exclusión de herbívoros realizados en los niveles intermareales más altos de la localidad de Los Molles no resultaron en una modificación sustancial del patrón de distribución de *Porphyra columbina*, incluso un año después de iniciados. Sin embargo, en visitas repetidas, 18 meses después de iniciados los experimentos, se encontró que 5 de 6 cajas de exclusión de herbívoros mostraban una cobertura de

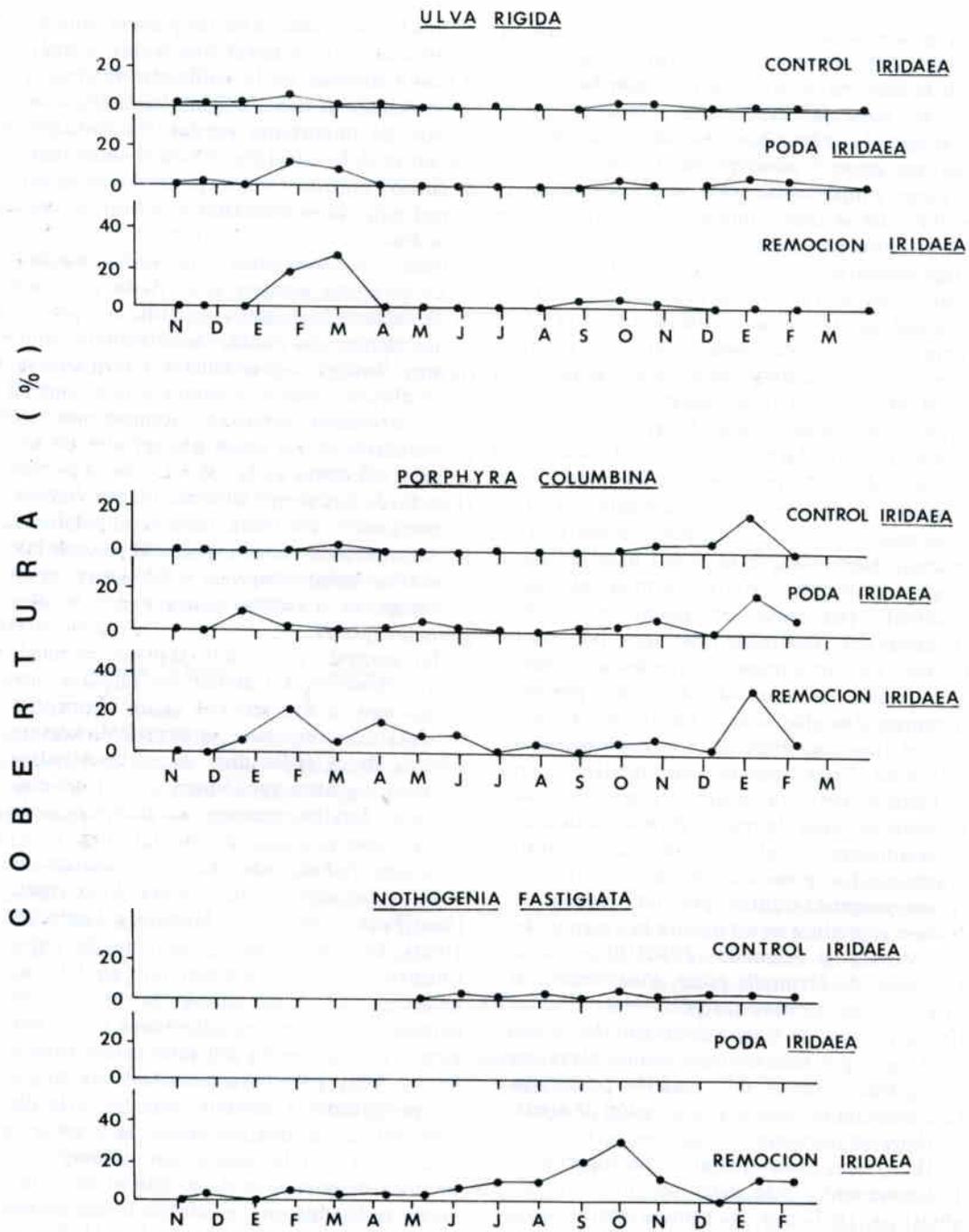


Figura 6.11: Efecto de la remoción y poda de plantas de *Iridaea laminarioides* sobre el reclutamiento de otras tres especies de algas.

70-90% de plantas grandes de *Porphyra columbina*, en alturas intermareales y épocas en que el resto de los roqueríos experimentales y los cuadrantes controles carecían de representación alguna de *Porphyra columbina*. La falta de seguimiento riguroso de este experimento ha impedido que sus resultados sean publicados, pero ellos permiten predecir que la determinación de los límites de distribución y de estructura interna de la franja de *Porphyra columbina* dependen, una vez más, de interacciones entre el ambiente abiótico, pastoreo y competencia.

En los últimos años la atención de un número de estudios de ecología experimental se ha orientado a entender los efectos de la intervención antrópica sobre los organismos intermareales y submareales (Moreno *et al.*, 1984, 1986; Castilla y Durán, 1985; Oliva y Castilla, 1986). A través del establecimiento de reservas marinas iniciadas en Mehuín (39°S) en 1978 y en Las Cruces (33°S) en 1982 ha sido posible evaluar el efecto directo de los pescadores sobre algas e invertebrados. Sus posibles roles con respecto a *Durvillaea* - *Lessonia* han sido discutidos previamente. Los efectos comunitarios producidos por la cosecha de *Lessonia*, *Iridaea*, *Gymnogongrus* y *Porphyra* serán analizados en la tercera parte de este libro. Dignos de mencionar aquí son los efectos derivados de la cosecha de algunos pastoreadores grandes, tales como *Fissurella crassa* o *F. picta*. Como se indicó previamente, Moreno y Jaramillo (1983) mostraron que el pastoreo de *Fissurella* podía restringir la extensión de la franja de *Iridaea laminarioides* en

Mehuín. El establecimiento posterior de una reserva marina donde los pescadores no pueden cosechar este herbívoro ha llevado (Moreno *et al.*, 1984) a una reducción muy significativa de los valores de representación de *I. laminarioides*. En la reserva de Las Cruces una comparación de hábitat, con similar orientación, inclinación y exposición, pero diferentes densidades de *Fissurella*, indicó (Oliva y Castilla, 1986) reducciones en las representaciones de *Gelidium chilense*, *Ulva lactuca*, *Iridaea laminarioides*, *Codium dimorphum* e incluso *Porphyra columbina*. Muy claramente, la inclusión o exclusión del hombre de estos sistemas genera una diferencia importante. El problema de fondo, como Moreno *et al.* (1986) lo han reconocido, es el poder definir que es "natural" en la historia ecológica de estas comunidades. Depósitos de conchas (conchales) a lo largo de la costa chilena testimonian el impacto histórico que el hombre ha tenido sobre estas comunidades desde, a lo menos, ocho mil años y datos antropológicos recientes indican (Moreno *et al.*, 1986) que quizás estas presiones humanas sobre los sistemas costeros tienen alrededor de doce mil años de antigüedad. Futuras investigaciones probablemente esclarecerán la importancia del efecto antrópico sobre estas comunidades. En forma análoga, estudios más prolongados llevarán, en estas reservas marinas, al establecimiento de sistemas menos oscilantes que los actuales y que representen las comunidades posibles de encontrar en ausencia de la interacción humana.