

## DEPREDACION DE *Membranipora isabelleana* (BRYOZOA) POR *Taliepus dentatus* (CRUSTACEA: DECAPODA).

Trabajo presentado en las XI Jornadas de Ciencias del Mar, Viña del Mar, mayo 1991

PATRICIO H.R. MANRIQUEZ <sup>(1)</sup> Y JUAN M. CANCINO <sup>(2)</sup>

Patricio H. R. Manríquez <sup>(1)</sup> y Juan M. Cancino <sup>(2)</sup>: Predation on *Membranipora isabelleana* (BRYOZOA) by *Taliepus dentatus* (CRUSTACEA: DECAPODA).

The crab *Taliepus dentatus* (Milne Edwards, 1837) and the encrusting bryozoan *Membranipora isabelleana* (d'Orbigny, 1847) coexist in Central Chile in tide pools protected from wave action. In such habitats, fronds of the kelp *Lessonia nigrescens* Bory 1826 (Phaeophyta), are the main source of food of *T. dentatus* and constitute the substrata for the bryozoans. In laboratory and field manipulations, we studied whether or not the crab also consumes bryozoans.

Nine species of bryozoans, including *M. isabelleana*, were offered in the laboratory as prey to *T. dentatus*. Prey consumption rate and prey selection was measured. In the field, exclusion experiments were carried out preventing *T. dentatus* access to fronds with colonies of *M. isabelleana*.

Calcified walls and spines of *M. isabelleana* were commonly found in the feces produced during 2 weeks by 83 individuals of *T. dentatus* collected in the field. In the laboratory experiments, colonies of *M. isabelleana* were selectively preferred by *T. dentatus*, and consumed at variables rates from 0.53 to 2.3 cm<sup>2</sup> of bryozoans colony area, per gram of crab per day. These findings in conjunction with the significantly reduced damage observed in colonies protected from crabs in the field, suggest that crab predation could be important to both, colony size and abundance of *M. isabelleana* in nature.

Key words: Crabs, feeding rate, bryozoans, tide pools, Central Chile.

(1) Estación Costera de Investigaciones Marinas, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile.

(2) Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile.

Casilla 114-D, Santiago, Chile

## INTRODUCCION

*Lessonia nigrescens* Bory 1826, es un alga parda que domina en cobertura y biomasa la franja intermareal-submareal a lo largo de gran parte de la costa del Pacífico de Sudamérica (Santelices et al 1977). Asociado a estas algas se encuentra una gran diversidad de invertebrados móviles y sésiles (Cancino & Santelices 1984; Vásquez & Santelices 1984). Los estipes y frondas de ésta y otras algas feófitas sirven de substrato a organismos sésiles tales como briozoos y dan albergue a organismos móviles, particularmente crustáceos. En Chile central los estipes y frondas de *L. nigrescens* y *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices 1986, presentan colonias de *Membranipora isabelleana* (d'Orbigny, 1847) y de *Celleporella retiformis* Moyano 1986 (ver Muñoz et al 1991 y Moyano 1986, respectivamente). Aunque éstas asociaciones se dan principalmente en el submareal, en la localidad de Las Cruces (33°31S, 71°38W) es posible encontrar frondas de *L. nigrescens* portando colonias *M. isabelleana*. En estos lugares, también es posible encontrar ejemplares de *Taliepus dentatus* (Milne Edwards, 1837), un decápodo que según la literatura se alimenta casi exclusivamente de algas feófitas (Aracena 1971), lo cual no es sorprendente ya que *T. dentatus* vive típicamente asociados a frondas de feófitas (Fagetti et al 1965; Retamal 1970; Retamal 1977). Sin embargo, debido a que las algas son un alimento pobre en proteínas (Montgomery & Gerking 1980), y teniendo en consideración que los ejemplares de *T. dentatus* encontrados en las pozas intermareales son animales de

pequeño tamaño, cabe preguntarse si éstos incluyen en su dieta a los briozoos por constituir estos una fuente potencial de elementos tales como proteínas, necesarios para el crecimiento.

Numerosos organismos han sido descritos como depredadores de briozoos entre los que se encuentran principalmente: nudibranchios (Mac Farland et al. 1929; Miller 1961; Lance 1962; Ryland 1976; Seed 1976; Yoshioka 1982), erizos (Pequegnat 1964; Ryland 1970; Gordon 1972), chitones (Gordon 1972), picnogónidos (Ryland 1976) y peces (Bray & Ebeling 1975; Bernstein & Jung 1979). En ningún trabajo se menciona a un crustáceo decápodo como depredador de briozoos, sin embargo, teniendo en cuenta que es frecuente observar daño en las colonias de *M. isabelleana* y que asociado a las algas sobre las cuales crecen estos briozoos se encuentran también ejemplares de *T. dentatus*, nos hemos propuesto como objetivo del presente trabajo evaluar a través de experimentos de terreno y laboratorio una posible relación trófica entre estas dos especies de invertebrados. Dado a que en la literatura se encuentra ya documentado que *T. dentatus* consume feófitas (Aracena 1971), nosotros hemos orientado el presente trabajo a la determinación de si *T. dentatus* también consume los briozoos que típicamente están asociados a estas algas. Aunque las feófitas constituyen parte importante de las fecas de *T. dentatus*, o fueron consumidas en los experimentos de laboratorio, nosotros no evaluamos la tasa de consumo de estas algas por parte de las jaibas.

## MATERIALES Y METODOS

A. Reconocimiento de restos de *M. isabelleana* en fecas de *T. dentatus*: cinco jaibas con un diámetro de caparazón entre 1,2 y 3,3 cm, fueron recolectadas en terreno y mantenidas sin alimento por una semana. Luego, cada jaiba fue colocada en un acuario de vidrio con tres litros de agua de mar filtrada a 0,45  $\mu\text{m}$  junto a un trozo de fronda de *L. nigrescens* incrustada por colonias de *M. isabelleana*. Diariamente se recolectaron las fecas y se les observó bajo lupa, se cambió el agua de los acuarios y se reemplazó los trozos de frondas. Restos similares a los encontrados en las fecas de estos ejemplares fueron buscados en las fecas de 83 jaibas con un diámetro de caparazón entre 1,5 a 3 cm, recolectadas en terreno. Estas jaibas, fueron mantenidas individualmente en cajas plásticas con agua de mar filtrada a 0,45  $\mu\text{m}$  y en ausencia de alimento por un período de 15 días. Las fecas, producto de lo consumido por los animales en terreno, fueron recolectadas diariamente y observadas bajo lupa.

B. Preferencia alimentaria (entre briozoos): con la finalidad de evaluar si *T. dentatus* consume preferentemente algunas de las especies de briozoos comunes en Chile central, a 6 jaibas sin ayuno previo, se les ofreció 9 especies de briozoos. Dos de las especies ofrecidas (*M. isabelleana* y *C. retiformis*) son comunes sobre frondas y estipes de macroalgas café, mientras que las 7 restantes son comunes bajo discos de feófitas y en sustratos duros (*Celleporella hyalina* (Linné 1967), *Alcyonidium polyoum* (Hassall 1841), *Chaperia acanthina* (Lamouroux 1825), *Fenestulina cornuta*

(d'Orbigny 1847), *Cauloramphus spiniferum* (Johnston 1832), *Umbonula alvareziana* (d'Orbigny 1847) y *Schizoporella bifrons* Moyano 1968). Las dos primeras especies mencionadas fueron ofrecidas en su sustrato natural y *M. isabelleana* además fue ofrecida sobre placas de vidrio. Todas las otras especies fueron ofrecidas sobre placas de vidrio de 11,5 x 11,5 cm provenientes de cultivos submareales. Las colonias ofrecidas como presas fueron dibujadas sobre láminas de PVC transparente, al comienzo del experimento y cada 6 h durante 2 días.

C. Tasas de consumo: para cuantificar las tasas de consumo de *M. isabelleana* por *T. dentatus* un total de 15 ejemplares con un diámetro de caparazón entre 1 y 2,5 cm fueron colocados individualmente en cajas plásticas sumergidas en un estanque con agua de mar circulante y se les ofreció 7  $\text{cm}^2$  del briozo sobre frondas de *L. nigrescens*. El consumo fue evaluado dibujando las colonias tanto al inicio como al final del experimento. La disminución en área colonial fue transformada a número de zooides consumidos multiplicando el área en  $\text{cm}^2$  por 330 (existen 3.3 zooides por  $\text{mm}^2$ ).

D. Evaluación del daño colonial en terreno: con la finalidad de cuantificar la cantidad y caracterizar el tipo de daño que presentan las colonias de *M. isabelleana* en frondas de *L. nigrescens* presentes en pozas intermareales, se eligieron 2 pozas. En cada poza fueron escogidas al azar 4 plantas, y en éstas 4 frondas, dibujándose todas las colonias de *M. isabelleana*. En la poza A se dibujó un total de 100 colonias y en la poza B, 116 colonias. De estos dibujos se obtuvo

el área de cada colonia e información sobre el tipo de daño que éstas presentaban. El tipo de daño en la colonia fue clasificado en las siguientes siete categorías: desprendimiento sólo de zooides periféricos (DP); desprendimiento sólo de zooides asociados a la región más antigua (la región de la ancéstrula) (DA); desprendimiento sólo de zooides situados entre la periferia y la región de la ancéstrula (DC); y por último cuatro categorías correspondiente a colonias que presentaban combinaciones de las categorías de daños antes mencionadas (Tabla 1).

Con la finalidad de verificar si *T. dentatus* además de producir daños en colonias grandes era capaz de consumir colonias pequeñas (2 a 3 zooides), a 3 jaibas en acuarios individuales se les ofreció un estipe de *Macrocystis integrifolia* Bory 1826, con 50 ancéstrulas de *M. isabelleana*. Las ancéstrulas fueron contadas cada 8 h durante 3 días.

E. Experimentos de exclusión de *T. dentatus*: para medir en terreno el impacto producido por la acción de esta jaiba sobre colonias de *M. isabelleana* en frondas de *L. nigrescens*, se seleccionaron 2 pozas intermareales en las cuales se eligió al azar cuatro plantas de *L. nigrescens*. En cada planta se seleccionaron al azar 4 frondas, se dibujaron todas las colonias de *M. isabelleana* asignándolas a las categorías de daños descritas anteriormente. Dos frondas por planta fueron protegidas con mallas plásticas que impidieron el libre acceso a animales mayores a 1 cm, pero que no impedía la circulación de agua en torno a las frondas. Dos frondas controles

fueron mantenidas sin protección. El posible efecto abrasivo de la malla sobre las colonias fue impedido con tres anillos plásticos dispuesto en torno a la fronda. Las frondas fueron controladas a los diez días, ocasión en la que se dibujó y registró para cada colonia la aparición de nuevos daños.

F. Censos de jaibas: con la finalidad de tener información sobre la cantidad de ejemplares de *T. dentatus* presentes en las pozas intermareales en las que se trabajó, se procedió a recolectarlos y se les llevó al laboratorio para obtener información de la composición de talla y peso. Los animales fueron retornados a su lugar de origen.

Los experimentos de laboratorio se realizaron en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica de Chile ubicada en Las Cruces (33°31'S, 71°38'W). Los experimentos y muestreos de terreno fueron realizados en pozas intermareales de esta misma localidad. Los estipes de *M. integrifolia* fueron recolectados en la caleta El Quisco (33°23'S, 71°42'W).

Las frecuencias de daños coloniales se compararon mediante la prueba Kolmogorov-Smirnov y las medias de área se compararon mediante la prueba de Student (Sokal y Rohlf 1981).

## RESULTADOS

Restos de paredes laterales, proximales y distales así como de espinas distales típicas de los zooides de *M. isabelleana* (sensu Moyano 1966) fueron encontrados en las fecas de *T. dentatus* alimentados

con estos briozoos en condiciones de laboratorio y también en las fecas de los ejemplares recolectados en terreno. Cuarenta y ocho de las 83 jaibas recolectadas en terreno presentaron restos de *M. isabelleana* en sus fecas. La Figura 1 muestra la distribución de talla de los ejemplares de *T. dentatus*

recolectados en dos pozas intermareales. Nótese que un alto porcentaje de las jaibas defecaron restos de briozoos lo cual sugiere que el consumo de briozoos es común en la naturaleza. Todas las jaibas observadas defecaron además abundantes restos de algas feófitas.

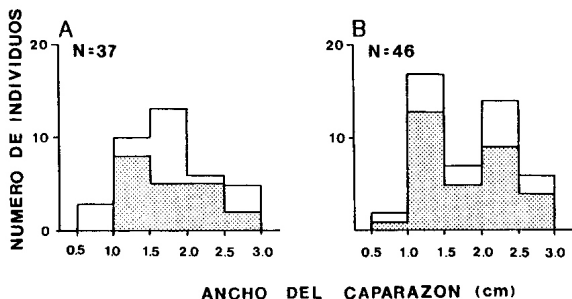


Figura 1: Presencia de restos de *M. isabelleana* en fecas de *T. dentatus*. La línea superior en cada gráfico indica la distribución de abundancia de *T. dentatus* en función de la talla en dos pozas intermareales. La línea inferior, que delimita el área achurada, representa la distribución de abundancia de las jaibas con restos de *M. isabelleana* en sus fecas. A y B corresponden a dos pozas distintas.

En el experimento de preferencia alimentaria realizado en el laboratorio los 6 ejemplares de *T. dentatus* consumieron casi exclusivamente colonias de *M. isabelleana*. Todas las jaibas estudiadas consumieron sólo zooides de esta especie salvo un ejemplar que consumió además una pequeña cantidad de *A. polyoum*. Las colonias de *M. isabelleana* fueron consumidas a una tasa de 0,53 a 2,30 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> dia<sup>-1</sup>, en función del tamaño de las

jaibas. No se detectó diferencias en la tasa de consumo de *M. isabelleana* ofrecidas en su sustrato natural (frondas) o adheridas a placas de vidrio.

Si se analiza la tasa de consumo en función del peso de las jaibas se observa que la tasa peso específica disminuye al aumentar el tamaño (Fig. 2). La tasa de consumo (I) expresada en zooides por gramos de jaiba por día se correlacionó

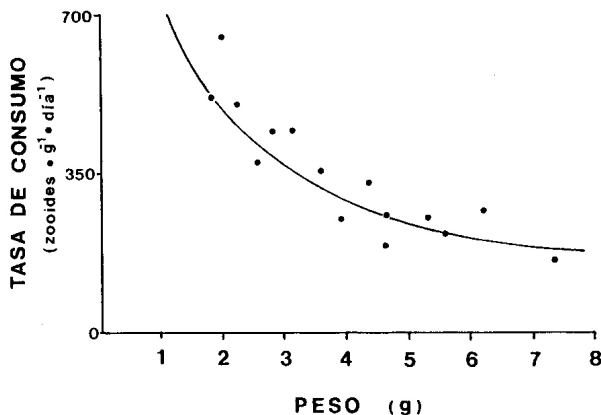


Figura 2: Número de zooides de *M. isabelleana* consumidos por *T. dentatus* en función del peso de las jaibas (P) en gramos. La curva muestra la tasa de consumo peso específica (I) expresada en zooides por gramos de jaiba por día, siendo  $I=758,43 \cdot P^{-0.71}$  ( $r=0,81$ ) ( $N=15$ ).

con el peso de las jaibas en gramos (P) a través de la siguiente ecuación,  $I=758,43 \cdot P^{-0.71}$  ( $r=0,81$ ), (Fig.2).

Las observaciones realizadas, en su mayoría en laboratorio, indican que *T. dentatus* utiliza dos mecanismos para consumir las colonias de *M. isabelleana* que crecen sobre frondas. En el primero la jaiba con ayuda de sus quelípodos lleva hacia la boca las frondas y corta trozos desde la periferia, si la fronda está incrustada por briozoos estos son consumidos simultáneamente con el tejido del alga. El segundo mecanismo observado resulta en el consumo selectivo de briozoos los que son desprendidos del sustrato con ayuda de los quelípodos. Este mecanismo fue

utilizado por *T. dentatus* para desprender las colonias de *M. isabelleana* adheridas a frondas o a placas de vidrio. El dactilopodito de algunas patas fue utilizado para generar fracturas en la colonia, las que luego constituyeron un punto de ataque para los quelípodos, los que a modo de pinzas removieron trozos de colonias y los llevaron a la boca. Las jaibas iniciaron generalmente el consumo de las colonias desde la periferia.

Las observaciones realizadas para detectar el posible consumo de ancéstrulas y de colonias de pequeño tamaño mostraron que estas jaibas son capaces de desprenderlas y consumirlas. En un experimento en triplicado, al cabo de tres días, sobrevivieron en promedio

17,33 (DS=4.51) de las 50 colonias ofrecidas a cada jaiba.

Las colonias de *M. isabelleana* presentes en frondas de *L. nigrescens* en pozas intermareales mostraron una alta frecuencia de daño. De un total de 224

colonias analizadas cerca del 75% presentó daño, siendo el daño más frecuente (52,41%) el asociado a la periferia de las colonias. Los otros tipos de daños fueron relativamente escasos (Tabla 1).

TABLA 1 Frecuencia y tipo de daño presente en colonias de *M. isabelleana* epibiontes de frondas de *L. nigrescens* en dos pozas intermareales de Chile central.

	POZA A	POZA B	TOTAL
TOTAL COLONIAS	118	106	224
CON DAÑO	88(74,58)	78(73,58)	166(74,11)
SIN DAÑO	30(25,42)	28(26,42)	58(25,89)
TIPO DE DAÑO			
DP	42(47,73)	45(57,69)	87(52,41)
DA	7(7,95)	8(10,26)	15(9,04)
DC	11(12,50)	5(6,41)	16(9,64)
DP + DA	8(9,09)	10(12,82)	18(10,84)
DP + DC	6(6,82)	5(6,41)	11(6,63)
DA + DC	6(6,82)	3(3,85)	9(5,42)
DA + DP + DC	8(9,09)	2(2,56)	10(6,02)

Los números indican el total de colonias de *M. isabelleana* con y sin daño, y clasificadas según el tipo de daño (los valores entre paréntesis indican porcentajes). No hubo diferencias significativas en la distribución de frecuencia de los distintos tipos de daño entre pozas (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $g.l=2, P > 0.05$ ). El daño en la periferia colonial (DP) tuvo una frecuencia significativamente mayor que la esperada por azar (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $g.l=2, P < 0.01$ ). DA daño en el área cercana a la ancéstrula, DC daño de zooides situados entre la periferia y la región de la ancéstrula, DP, daño de zooides periféricos, DP+DA, DC Y DA+DC son combinaciones de los distintos tipos de daño.

Al inicio del experimento de exclusión, no había diferencias significativas (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $g.l=2, P > 0.05$  en el porcentaje de colonias dañadas presentes en las frondas que fueron mantenidas como control, o sometidas al tratamiento de

exclusión (Figs.3A y 3B). Al cabo de diez días se obtuvo diferencias significativas en el porcentaje de colonias dañadas durante el período del experimento en función del tratamiento (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $g.l=2, P < 0.01$ , Fig. 3C versus Fig. 3D). El porcentaje de

colonias con daños nuevos fue significativamente menor en el tratamiento con protección (Fig. 3C) que en el tratamiento control (Fig. 3D). Si bien no se puede asegurar que en el tratamiento con protección se excluyó exclusivamente a *T. dentatus* cabe

destacar que animales menores a 1 cm, tales como caracoles y erizos tenían libre acceso a las frondas. Este tratamiento posiblemente también disminuyó el efecto abrasivo al cual están sometidas las colonias, ya sea producto del roce contra las frondas o contra el sustrato.

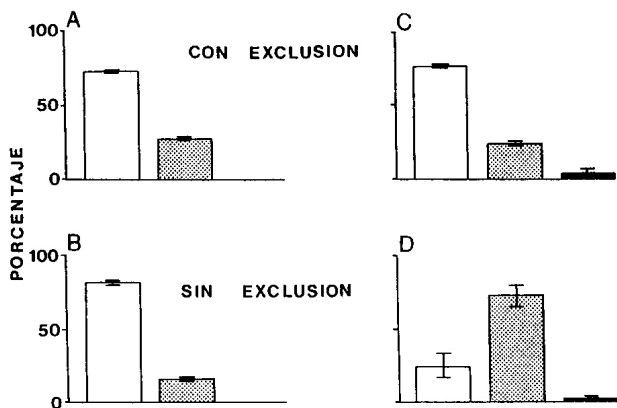


Figura 3: Efecto de la exclusión experimental de *T. dentatus* en el porcentaje de colonias de *M. isabelleana* dañadas en dos pozas intermareales. Se grafican los porcentajes promedio ( $\pm 1$  desviación estandar) de colonias dañadas (barras achuradas), de colonias sin daño (barras blancas) y de colonias muertas (barras negras) durante el experimento. Los gráficos 3A y 3B representan el inicio del experimento, mientras que 3C y 3D muestran los resultados al cabo de 10 días de experimentación. Los gráficos superiores (3A y 3C) corresponden al tratamiento de exclusión de jaidas, mientras que 3B y 3D corresponden al tratamiento sin exclusión.



El área de las colonias de *M. isabelleana* presentes en las frondas asignadas a los tratamientos con y sin protección fluctuó entre 0.5 y 30 cm<sup>2</sup> (Figs. 4 y 5 respectivamente). Para las colonias sin protección el daño más frecuente apareció durante el desarrollo

del experimento fue la pérdida de zooides periféricos. Este tipo de daño afectó a 64 de las 118 colonias observadas, independiente de su tamaño (Fig. 4A). Los otros tipos de daño estuvieron poco representados (Fig. 4A a 4G).

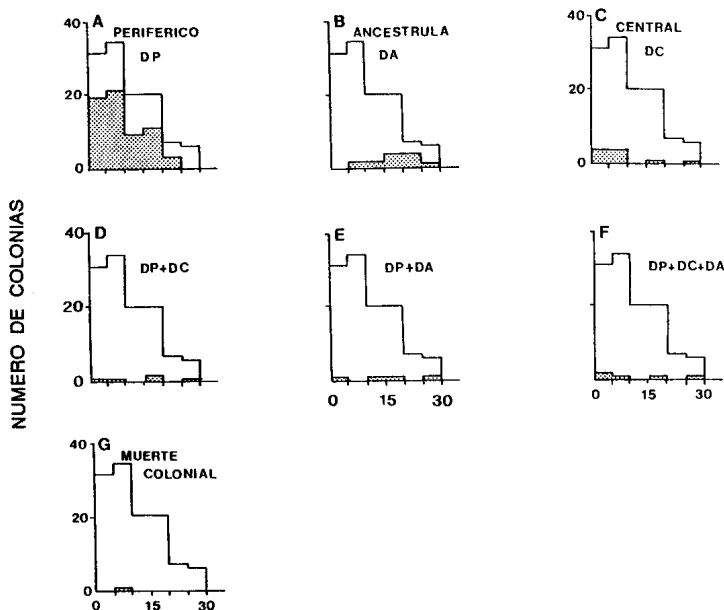


Figura 4: Tipos de daño que presentaron las colonias de *M. isabelleana* observadas luego de permanecer 10 días en ausencia de protección experimental (control). La línea superior en cada gráfico indica la distribución de abundancia de colonias de *M. isabelleana* al inicio del experimento. El área achurada ilustra la frecuencia de colonias que sufrieron daños durante el experimento (A a G), en función de seis clases de tamaño colonial de igual amplitud. A colonias con daño de zooides asociados a la periferia colonial (DP); B colonias con daño en el área cercana a la ancéstrula (DA); C colonias con daño en zooides situados entre la periferia y la región de la ancéstrula (DC); D (DP + DC); E (DP + DA); F (DP + DC + DA); G desaparición de las colonias.

En el tratamiento con protección, el daño más frecuente resultó ser el desprendimiento de los zooides asociados a la región más antigua de la colonia, el que ocurrió principalmente en

colonias mayores de 15 cm<sup>2</sup> (20 colonias de las 106 iniciales sufrieron este tipo de daño, Fig. 5B). Los otros tipos de daño fueron poco frecuentes (Figs. 5A, 5B, 5C y 5D).

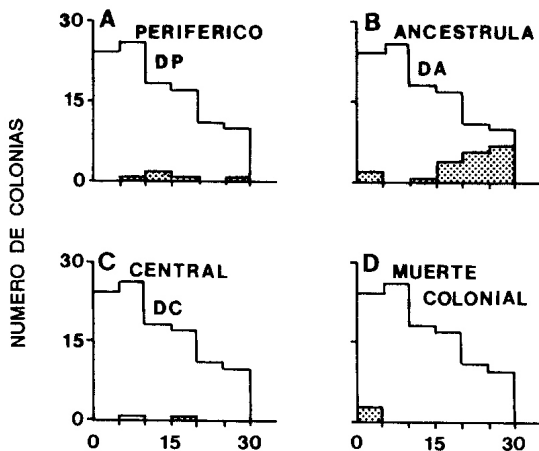


Figura 5: Tipos de daños que presentaron colonias de *M. isabelleana* al cabo de 10 días de protección experimental con una malla plástica en torno a las frondas de *L. nigrescens*. La línea superior en cada gráfico indica la distribución de abundancia de colonias de *M. isabelleana* al inicio de la exclusión. El área achurada ilustra la frecuencia de colonias que durante el experimento sufrieron distintos tipos de daño. A colonias con daño de zooides asociados a la periferia colonial (DP); B colonias con daño en el área cercana a la ancéstrula (DA); C colonias con daño en zooides situados entre la periferia y la región de la ancéstrula (DC) y D desaparición de las colonias.

El desprendimiento total de colonias fue infrecuente (8 de un total de 224), y afectó de preferencia a colonias de pequeño tamaño (Fig. 4F y Fig. 5D). Al comparar la magnitud promedio de las áreas perdidas en sectores centrales con

las áreas perdidas en la periferia de las colonias presentes en frondas mantenidas sin protección (control), se obtuvo diferencias estadísticamente significativas entre estos promedios ( $t=2,78$ ,  $g.l= 92$ ,  $p < 0.05$ ), siendo mayor el

área perdida en la periferia de las colonias.

## DISCUSION

Nuestros resultados muestran que tanto en terreno como en laboratorio *Taliepus dentatus* consume colonias del briozoo *Membranipora isabelleana*. Este sería el primer registro de que un crustáceo decápodo consume briozoos. Si bien uno de los mecanismos utilizados por *T. dentatus* involucra el consumo simultáneo de algas y briozoos, la existencia de un segundo mecanismo que involucra el consumo sólo de briozoos sugiere que existe selectividad. El hecho de que *T. dentatus* consumiera casi exclusivamente *M. isabelleana* al serle ofrecidas 9 especies de briozoos, apoya la idea de que el consumo de briozoos no es un hecho accidental, consecuencia del consumo de las macroalgas sobre las cuales crecen los briozoos.

*Taliepus dentatus* ha sido descrito como un crustáceo que se alimenta principalmente de algas feófitas (Aracena 1971). En nuestros sitios de estudio los restos de feófitas fueron también el principal componente de las fecas de ejemplares de *T. dentatus* recolectados en terreno. Las frondas de *Lessonia nigrescens* fueron también consumidas por las jaibas en el laboratorio (Manríquez observación personal), por esto resulta interesante que las jaibas incluyan además briozoos en su dieta. Si bien nosotros no hemos estudiado el aporte relativo de los briozoos y de las algas a la nutrición de *T. dentatus*, podemos postular una hipótesis del porque los briozoos serían incluidos en la dieta de esta jaiba. Esto tal

vez tenga relación con la calidad de las algas como alimento. Los polisacáridos son el principal constituyente bioquímico de las algas los cuales forman parte de las paredes celulares (Mc Candless 1981). Dado que los crustáceos poseen en general una baja capacidad para digerir estos compuestos (Kristensen 1972) es esperable bajas eficiencias en la digestión y asimilación de éstos y otros elementos presentes en las algas. Si se detectaran cambios en la morfometría de las cavidades digestivas, como los predichos por el modelo de digestión de Sibly (1981), o la presencia de microorganismos asociados al tracto digestivo sería posible aumentar la digestibilidad de las algas. Sin embargo, desconocemos si esto es aplicable a *T. dentatus*.

Las algas son un alimento pobre en proteínas (Montgomery & Gerking 1980), y dado que las proteínas son un componente crítico para el crecimiento (Prosser 1973) es esperable que ejemplares de pequeño tamaño de *T. dentatus*, como los estudiados en el presente trabajo, incluyan animales en sus dietas. Estos podrían tener gran importancia al proporcionar elementos esenciales ausentes o escasos en las algas. Es conocido que el contenido de proteínas y energía es mayor por unidad de peso en las presas animales que en las algas (Mattson 1980). La incorporación de presas animales en la dieta de herbívoros en etapas temprana de la ontogenia ha sido postulada por Benavides (1990) en el pez *Aplodactylus punctatus* (Valenciennes) como un mecanismo para la mantención de un balance energético positivo. Son necesarios futuros trabajos orientados a conocer los requerimientos energéticos

de *T. dentatus* y a determinar el posible aporte que hacen los briozoos incluidos en la dieta de esta jaiba.

Los resultados del presente estudio muestran que *T. dentatus* remueve trozos de colonias de *M. isabelleana* especialmente en las zonas periféricas. Considerando que eventos importantes de la historia de vida de los organismos coloniales tales como la fecundidad y la tasa de crecimiento están más relacionados con el tamaño que con la edad colonial (Jackson 1985; Jackson & Hughes 1985), es esperable que *T. dentatus* tenga efectos significativos tanto a nivel colonial como poblacional. En briozoos existe una correlación positiva entre el número de zooides reproductivos y el tamaño colonial (revisión en Ryland 1976; Cancino & Hughes 1987), por lo tanto, la probabilidad de pasar información genética a la siguiente generación debiera verse disminuída si la depredación remueve zooides que potencialmente son reproductivos. Más aún, si estos zooides son los de ubicación periférica, se afecta el crecimiento colonial por ser estos zooides los responsables del proceso de gemación que permite el crecimiento de colonias incrustantes (Ryland 1970).

El desprendimiento de zooides de la región de mayor edad en la colonia (en torno a la ancéstrula) es de menor magnitud que la pérdida de zooides periféricos y parece tener otras causas y distintas consecuencias. En la literatura se indica que en las colonias de briozoos hay transferencias de energía desde las

áreas cercanas a la ancéstrula hacia los frentes de crecimiento colonial (Best & Thorpe 1985), lo que podría ir en desmedro de los procesos de degeneración-regeneración de los zooides del área central (Ryland 1979; Dyrinda & Ryland 1982). Si bien en *M. isabelleana* al parecer existiría la regeneración, esta no ha sido registrada para los zooides ubicados en torno a la ancéstrula (Manríquez, observación personal; Orellana, comunicación personal). Además, las expectativas de vida de los zooides de *M. isabelleana* se incrementan significativamente desde el área central hacia la periferia de la colonia (Muñoz et al. 1990). Por lo tanto, el desprendimiento de los zooides de la región central sería producto de una degeneración masiva sin regeneración y seguida de muerte de los zooides de esta zona. Los zooides en este estado ya no tendrían valor reproductivo ni podrían hacer aportes futuros al crecimiento colonial. Es importante destacar, que éste fue el tipo de daño más común en las colonias protegidas experimentalmente de los depredadores y de la abrasión durante 10 días (Fig. 5B).

El hecho que ancéstrulas, primeros módulos postmetamorfosis larval, y colonias de pequeño tamaño también sean consumidas por *T. dentatus* sugiere que este decápodo podría afectar la estructura poblacional de *M. isabelleana*. Se requieren estudios futuros orientados a evaluar ésta posibilidad así como a establecer si la jaiba también depreda sobre las poblaciones submareales de briozoos asociados a algas.

## AGRADECIMIENTOS:

El primer autor agradece a todos los amigos de ECIM y a Mauricio Muñoz por su constante estímulo, y a aquellos profesores y amigos del Departamento de Ecología de la Pontificia Universidad Católica de los que ha aprendido. Los autores agradecen a M. Cristina Orellana por la ayuda prestada en la redacción y cometarios de este escrito, como a dos revisores anónimos que realizaron valiosa observaciones. Trabajo financiado por los Proyectos FONDECYT 0616/89 y FONDECYT 0759/91. P.Manríquez es Ayudante del Programa de Investigación DIUC de la Facultad de Ciencias Biológicas, 1990-1992.

## LITERATURA CITADA

- Aracena, O. 1971. Algunos aspectos de la Biología de la Población de *T. dentatus* (Milne Edwards, 1837) en la Caleta Leandro, Talcahuano (Crustácea, Decápoda, Majidae). Tesis para optar al título de Licenciado en Biología. Universidad de Concepción, Instituto Central de Biología, Depto. de Zoología. 155 págs.
- Benavides, A.G. 1990. Variación ontogenética de la capacidad para asimilar algas de *Aplodactylus punctatus*. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 76 págs.
- Bernstein, B.B. & N. Jung. 1979. Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in southern California. *Ecological Monographs* 49: 335-355.
- Best, M.A. & J.P. Thorpe. 1985. Autoradiographic study of feeding and colonial transport of metabolites in the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. *Marine Biology* 84: 295-300.
- Bray, R.N. & A.W. Ebeling. 1975. Food, activity, and habitat of the three "picker-type" microcarnivorous fishes in kelp forests of Santa Barbara, California *Fishery Bulletin* 73:815-829.
- Cancino, J.M. & R.N. Hughes. 1987. The effect of water flow on reproduction of *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa: Cheilostomata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 112: 109-130.
- Cancino, J.M. & B. Santelices. 1984. Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena Natural* 57:23-33.
- Dyrynda, P.E.J. & J.S. Ryland. 1982. Reproductive strategies and life histories in the cheilostome marine bryozoans *Chartella papyracea* and *Bugula flabellata*. *Marine Biology* 71:241-256.

- Fagetti, E.; Antezana, T. & M.T. López. 1965. Observaciones Bioecológicas en decápodos comunes en Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 12:1-60.
- Gordon, D.P. 1972. Biological relationships of an intertidal bryozoan population. *Journal of Natural History* 6: 505-514.
- Jackson, JBC. 1985. Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates. En: Population biology and evolution of clonal organisms. J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R.E. Cook (eds). N. Haven, Yale Univ. Press. Págs. 297-356.
- Jackson, J.B.C. & T.P. Hughes. 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. *American Scientist* 73: 265-274.
- Lance, J.R. 1962. A new *Stiliger* and a new *Carambella* (Mollusca: Opisthobranchia) for the N.W. Pacific. *The Veliger* 5: 33-38.
- Kristensen, J.H. 1972. Carbohydrates of some marine invertebrates with notes on their food and on the natural occurrence of the carbohydrates studied. *Marine Biology* 14: 130-142.
- Mac Farland, F.M. & C.H. O'Donoghue. 1929. A new species of *Corambe* from the Pacific Coast of North America. *Proceedings of California Academy of Science, Serie 4* 18:1-27
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- McCandless, E.L. 1981. Polysaccharides of seaweed. En: *The biology of seaweed*. Lobban C.S & Wynne. M.J (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford Págs. 559-586.
- Miller, M.A. 1961. Distribution and food of the nudibranchiate Mollusca of the south of the Isle of Man. *Journal of Animal Ecology* 30: 95-116.
- Montgomery, W.L. & S.D. Gerking. 1980. Marine macroalgae as a food for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes Vol 5*: 143-153.
- Moyano, H.I. 1966. Las especies chilenas del género *Membranipora* (Bryozoa, Cheilostomata, Anasca). *Gayana Zoología* 13: 19 págs.
- Moyano, H.I. 1986. Bryozoa marinos chilenos VI. Cheilostomata Hippothoidae: South Eastern Pacific species. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile. Tomo 57*: 89-135.
- Muñoz, M.R.; Manríquez, P.M.; Castañeda, B. & J.M. Cancino. 1990. Es afectada la expectativa de vida de los módulos por su posición en la colonia? Estudio comparativo en Briozoos. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 25 (2):35-46.

- Muñoz, M.R.; Moyano, B. & J.M. Cancino. 1991. El complejo *Membranipora* (Bryozoa: Cheilostomata, Anasca) en Chile. *Gayana Zoológica* 55(3): 203-211.
- Pequegnat, W.E. 1964. The epifauna of a silstone reef. *Ecology* 45: 273-283
- Prosser, C.L. 1973. *Comparative animal physiology*, 3<sup>rd</sup> ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 966 págs.
- Retamal M. 1970. Jaibas (Crust. Decápoda, Brachyura) comerciales de la zona de Concepción. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*. Tomo 17: 191-229.
- Retamal, M. 1977. Los Crustáceos decápodos Chilenos de importancia económica. *Gayana Zoológica* 39: 49 págs.
- Ryland, J.S. 1970. *Bryozoans*. Hutchinson University Library, London, 175 págs.
- Ryland, J.S. 1976. Physiology and ecology of marine bryozoans. *Advances in Marine Biology* 14: 285-443.
- Ryland, J.S. 1979. Structural and physiological aspects of coloniality in Bryozoa. In: *Biology and systematic of colonial organisms*. G.Larwood & C. Nielsel (eds). Demark, Olsen & Olsen. Págs. 221-226.
- Santelices B.; Cancino, J.M.; Montalva, S; Pinto, R. & E. González. 1977. Estudios ecológicos en la zona costera afectada por contaminación del "Northern Breeze". II. Comunidades de playas de rocas. *Medio Ambiente* 2:65-83.
- Seed, R. 1976. Observations on the ecology of *Membranipora* (Bryozoa) and a major predator *Doridella steinbergae* (Nudibranchiata) along the fronds of *Laminaria saccharina* at Friday Harbour, Washington. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 24: 1-17
- Sokal, R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry* 2<sup>nd</sup> ed. W.H. Freeman and Company, New York. 859 págs.
- Vásquez, J. & B. Santelices. 1984. Comunidades de macroinvertebrados en discos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 131-154.
- Yoshioka, P.M. 1982. Role of planktonic and benthic factors in the population dynamics of the bryozoan *Membranipora membranacea*. *Ecology* 63: 457-468.