

## RITMOS DE ACTIVIDAD EN LAS LAPAS *Fissurella crassa* LAMARCK 1822 Y *F. latimarginata* SOWERBY 1835: EFECTOS DEL CICLO DE MAREA Y FOTOPERIODO

CLAUDIA PINO<sup>1</sup>, DORIS OLIVA<sup>2</sup> Y JUAN CARLOS CASTILLA<sup>1</sup>

**ABSTRACT:** Pino, C.; Oliva, D. & J.C. Castilla. 1994 The activity rhythms in the key-hole limpets *Fissurella crassa* Lamarck 1822 and *F. latimarginata* Sowerby 1835: The effect of tidal cycle and photoperiod. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 29(1): 89-99.

The activity rhythms of two key-hole limpet species of the genus *Fissurella* are studied. *F. crassa* which inhabits in the intertidal and *F. latimarginata* in the subtidal zone. The intertidal species are directly exposed to environmental variations like, tidal and light-darkness cycles. Therefore we expect an endogenous circadian and/or circatidal activity rhythm pattern in the intertidal species in contrast to the subtidal species where the exposition to those environmental cycles are attenuated

The results show an absence of circatidal activity rhythms in both species, *F. crassa* and *F. latimarginata*. Nevertheless in laboratory conditions a circadian activity rhythm is observed in *F. crassa* and is absent in *F. latimarginata*. The circadian activity pattern is maintained in *F. crassa* during the study period, suggesting no seasonal variations in the activity pattern of this key-hole limpet. Field observation corroborate the presence of a circadian activity rhythm in *F. crassa*.

*Key words:* Archaeogastropoda, circadian rhythms, circatidal rhythms, intertidal, subtidal.

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

Se estudian los ritmos de actividad de dos especies de lapas del género *Fissurella*. *F. crassa* habita exclusivamente en la zona intermareal y *F. latimarginata* en la zona submareal. Dado que las especies intermareales están expuestas en forma más directa a variaciones del ambiente como son por ejemplo, los ciclos de marea y luz-oscuridad se espera que exista un ritmo endógeno de actividad, circadiano y/o circamareal, en contraste a especies submareales, en las cuales la influencia de dichos ciclos se ve atenuada.

Los resultados muestran que tanto en *F. crassa* como en *F. latimarginata* no existe un ritmo de actividad circamareal. Sin embargo, en *F. crassa* se observa en el laboratorio un ritmo de actividad circadiano, el que no se presenta en *F. latimarginata*. El patrón de actividad circadiano se mantiene en *F. crassa* durante el período de estudio, lo que indica que no existe una variación estacional en el patrón de actividad de esta lapa. Observaciones de terreno corroboran la presencia de un ritmo de actividad circadiano en *F. crassa*.

**Palabras claves:** Archaeogastropoda, ritmos circadianos, ritmos circamareales, intermareal, submareal.

1) Estación Costera de Investigaciones Marinas Las Cruces, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago, Chile.

2) Dirección actual: Instituto de Fomento Pesquero, División de Evaluación de Pesquerías, Casilla 8-V, Valparaíso, Chile.

## INTRODUCCION

En la naturaleza numerosos fenómenos se repiten con regularidad, como por ejemplo el ciclo día-noche, las variaciones periódicas del nivel de marea, las estaciones del año. Estos ciclos o periodicidades ambientales afectan el comportamiento y fisiología de los animales, adquiriendo la forma de ritmos biológicos. Dependiendo de la frecuencia con que se repitan estos fenómenos cíclicos, los ritmos biológicos pueden adquirir la forma de: circa-mareales (12.4 h), circa-diarios (24 h), circa-semilunares (15 días), circa-lunares (29 días) o circa-anales (1 año). A su vez, los ritmos biológicos pueden ser definidos como: (1) endógenos, si son producto de respuestas a un reloj interno, cuyo periodo está sincronizado con algún ciclo ambiental, o (2) exógenos, si son respuesta directa a los cambios cíclicos del ambiente (Brady 1979).

Entre los organismos marinos intermareales, se ha descrito que aquéllos que habitan el nivel medio de marea son principalmente afectados por las variaciones periódicas de las mareas; mientras que los que viven preferentemente sobre el nivel medio de mareas altas y bajo el nivel medio de mareas bajas son afectados por las variaciones semilunares de las mareas, ya que ellos están expuestos o sumergidos sólo durante las mareas vivas (Naylor 1982). La existencia de un reloj circamareal análogo al circadiano y que posee muchas de sus propiedades, permite al organismo predecir los cambios ambientales asociados a las variaciones periódicas de las mareas (Zann 1973).

En la costa de Chile Central co-

existen 12 especies de lapas del género *Fissurella* (McLean 1984, Oliva & Castilla 1992) de las cuales 10 forman parte de la pesquería artesanal (Bretos 1988, Oliva & Castilla 1990). Entre estas últimas destacan *F. crassa*, "lapa ocho" y *F. latimarginata*, "lapa negra". *F. crassa* es una especie exclusivamente intermareal que se distribuye entre Huarney en Perú (10° 06'S) (McLean 1984) y Punta de Tralca en la Isla de Chiloé (42° 08'S) (Oliva & Castilla 1992). *F. latimarginata*, es una especie netamente submareal que se distribuye entre Chiclayo en Perú (6° 47'S) y la desembocadura del Río Biobío (36° 48'S) (McLean 1984).

En el presente trabajo se analiza la presencia de patrones de actividad en las lapas *F. crassa* y *F. latimarginata*, en condiciones de laboratorio y en terreno. El objetivo es comparar el patrón de actividad de estas dos especies congénéricas que habitan en el intermareal y submareal, respectivamente, y detectar la posible presencia de ritmos de actividad endógenos, circamareales y/o circadianos. Se postula la hipótesis que los individuos de *F. crassa* (intermareales) que están expuestos directamente a las variaciones rítmicas del ambiente como son los ciclos día-noche y de marea, presentan un ritmo de actividad circamareal y/o circadiano, a diferencia de los individuos de *F. latimarginata* (submareales), cuya exposición a dichas variaciones rítmicas del ambiente es más débil o nula.

## MATERIALES Y METODOS

Las observaciones 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) (Castilla 1989), entre los meses de marzo y junio de 1991, durante los períodos de luna llena, que corresponden con las mareas vivas.

Se trabajó con individuos adultos de *F. crassa* y *F. latimarginata*, cuyas tallas fluctuaron entre 40 y 60 mm de longitud total (distancia máxima entre el borde anterior y posterior de la concha). Los ejemplares de *F. crassa* se recolectaron en el intermareal rocoso de Las Cruces y los de *F. latimarginata* en el submareal de Caleta El Quisco (33° 22'S, 71° 42'W), aproximadamente entre los 3 a 8 m de profundidad.

#### 1.- OBSERVACIONES DE LOS RITMOS DE ACTIVIDAD CON FOTOPERIODO NATURAL.

##### a) EN EL LABORATORIO

Para determinar la existencia de un ritmo de actividad en *F. crassa* y *F. latimarginata* y si éste se encuentra acoplado al ciclo de marea, se colocaron en 9 bandejas plásticas de 55 x 40 x 18 cm, 5 ejemplares de *F. latimarginata* y 4 ejemplares de *F. crassa*. Los animales se dispusieron individualmente en cada una de las bandejas con agua de mar circulante, proveniente del sistema de agua de ECIM y aireación constante. El nivel del agua se mantuvo a una altura de 8 cm en todos los experimentos.

Luego de dos horas de aclimatación se iniciaron los registros de actividad. Estos se realizaron cada una hora por un período continuo de 48 horas. Los criterios utilizados para determinar que una lapa estaba "activa" en el momento de la observación fueron: a) que el ani-

mal se desplazara activamente en la bandeja y b) que el animal, pese a no desplazarse activamente por la bandeja, se encontrara moviendo activamente los tentáculos. Las observaciones nocturnas se realizaron utilizando luz roja, ya que a esta longitud de onda los animales no perciben el estímulo luminoso (Little & Stirling 1985).

##### b). ESTACIONALIDAD DEL PATRON DE ACTIVIDAD EN *F. CRASSA* EN EL LABORATORIO.

Entre septiembre de 1990 y enero de 1991, en los períodos de luna llena, se realizaron las observaciones del ritmo de marea con fotoperíodo natural con individuos de *F. crassa*. El objetivo fue detectar diferencias estacionales en el comportamiento de esta especie. El protocolo de observación utilizado fue el mismo descrito en el punto 1a.

##### c) OBSERVACIONES DE LA ACTIVIDAD DE *F. CRASSA* EN TERRENO.

Los días 26 y 27 de noviembre de 1993, correspondiente al período de luna llena, se realizaron observaciones en terreno de la actividad de 20 individuos de *F. crassa*. Las observaciones se realizaron durante las mareas altas y bajas tanto en el día como en la noche. Se efectuaron tres registros durante la marea alta y tres durante la marea baja. El primer registro se efectuó media hora antes del máximo o mínimo de la marea, el segundo durante el máximo o mínimo de la marea y el tercero media hora después de dicho máximo o mínimo. Los criterios de actividad fueron los mismos señalados en el punto 1a.

## 2.- OBSERVACIONES DE LOS RITMOS DE ACTIVIDAD EN OSCURIDAD CONSTANTE.

Para determinar si el ritmo de actividad de estas dos especies de lapas está acoplado al ciclo día-noche, se llevo a cabo el mismo protocolo de observación descrito anteriormente (punto 1a), con la diferencia que en este caso las bandejas se mantuvieron cubiertas (en oscuridad) durante las 48 horas que duraron las observaciones.

Para determinar, si existen diferencias significativas en el número de lapas activas e inactivas, tanto en el día como en la noche o durante la marea alta y baja, se utilizó la prueba de exactitud de Fisher, para tablas de contingencia.

## RESULTADOS

### 1.- OBSERVACIONES DEL RITMO DE ACTIVIDAD CON FOTOPERIODO NATURAL.

#### a) EN EL LABORATORIO

La Fig. 1 muestra los resultados del registro de actividad para 4 individuos de *F. crassa*, durante 48 horas, en observaciones realizadas en marzo, abril y mayo-junio de 1991. Se observa que *F. crassa* presentó máximos de actividad tanto durante la marea alta como la marea baja,

correspondientes a los períodos de oscuridad. No existen diferencias significativas entre ambos períodos (Tabla 1). Este patrón se mantuvo durante todos los meses en que se realizaron los registros de actividad. Con este resultado se rechaza la hipótesis de la presencia de un ritmo circamareal en *F. crassa*. Sin embargo, es notorio que esta especie concentra su actividad durante la noche.

En la Fig. 2 se grafican los resultados de las observaciones realizadas a grupos de 5 individuos de *F. latimarginata*, por períodos de 48 horas, en los meses de marzo, abril y mayo-junio de 1991. En esta especie, al igual que en *F. crassa*, se registraron máximos de actividad tanto durante las mareas altas como bajas. Esto es consistente con la hipótesis de la ausencia de un ritmo endógeno circamareal en esta lapa que habita el ambiente submareal. Al mismo tiempo los resultados muestran, en condiciones de laboratorio, la ausencia de un ritmo circadiano en *F. latimarginata*, dado que no existen diferencias significativas en el número de animales activos tanto de día como de noche (Tabla 1). Los registros de actividad durante la marea alta y baja tampoco presentan diferencias significativas (Tabla 1).

Tabla 1. Fotoperíodo natural. Comparación del número de animales activos en el día y la noche y durante la marea alta y baja, utilizando el test de exactitud de Fisher para tablas de contingencia.  $p < 0.05$ .

Especie		Día	Noche	p	Alta	Baja	p
<i>F. crassa</i>	Activo	2	43	0.000	22	23	0.500
	Inactivo	46	5		26	25	
<i>F. latimarginata</i>	Activo	37	42	0.220	39	40	0.500
	Inactivo	23	18		21	20	



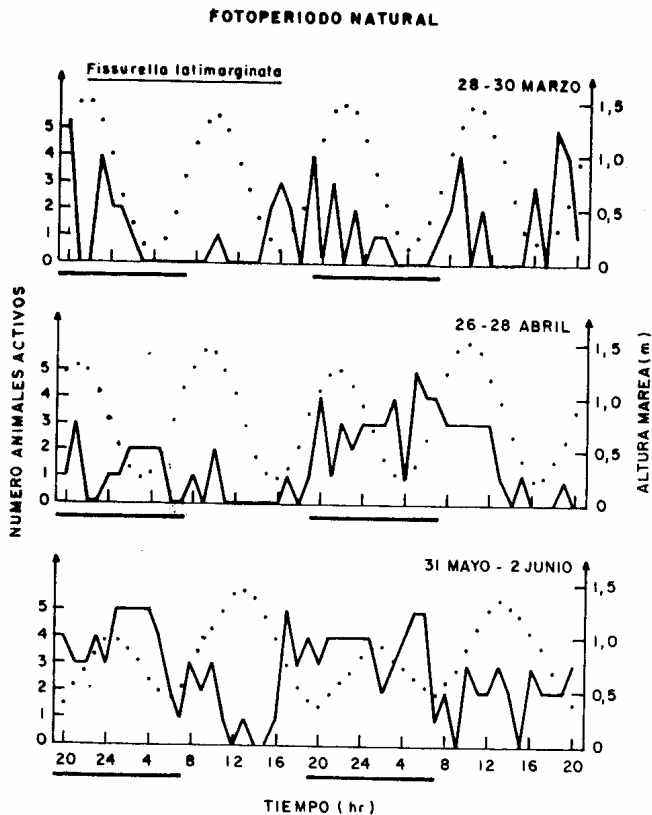


Fig. 2. *F. latimarginata*. Observaciones de actividad entre marzo y junio de 1991 durante los períodos de luna llena. Se presenta el número de animales activos durante 48 h con fotoperíodo natural. La línea punteada representa la altura de marea y la línea continua el número de animales activos. (Barra indica horas de oscuridad).

Tabla 2. Resultado de las observaciones en terreno de *F. crassa*. Número de animales activos durante las mareas alta y baja del día y la noche.

Día	N° animales activos	Noche	N° animales activos
marea alta	0	marea alta	0
marea baja	0	marea baja	20

#### b) ESTACIONALIDAD DEL PATRÓN DE ACTIVIDAD EN *F. CRASSA*

Los resultados de las observaciones sobre ritmos de actividad realizados con *F. crassa* (Fig. 3), entre septiembre de 1990 y enero de 1991, muestran que esta especie mantiene el mismo patrón de actividad durante el período estudiado. Su ritmo de actividad permanece acoplado al ciclo día-noche. En *F. crassa* existe un acoplamiento de su actividad con el ciclo día-noche, ya que en verano, cuando las horas de oscuridad se reducen, disminuye también el número de horas en que los ejemplares permanecen activos.

Por otra parte, pese a las variaciones estacionales que presentan las alturas de las mareas, éstas parecen no afectar el comportamiento de *F. crassa*. Esta observación permite descartar, para esta especie, la presencia de un ritmo circamareal estacional endógeno, al menos, en las tres estaciones muestreadas, otoño, primavera y verano.

#### c) OBSERVACIONES DE LA ACTIVIDAD DE *F. CRASSA* EN TERRENO

Como se puede apreciar en la Tabla 2, los animales se encuentran activos exclusivamente en la noche durante las mareas bajas. Esto es sólo parcialmente coincidente con los resultados de laboratorio presentados en el punto 1a. Dado que en

el laboratorio, tanto en las observaciones realizadas con fotoperíodo natural como con oscuridad constante no se encontraron diferencias significativas durante la marea alta y baja, correspondientes a la noche, es posible pensar que este comportamiento en terreno sea respuesta directa a un estímulo externo.

#### 2.- OBSERVACIONES DE LOS RITMOS DE ACTIVIDAD EN OSCURIDAD CONSTANTE

La Fig. 4 presenta los resultados de las observaciones realizadas con *F. crassa* y *F. latimarginata* en condiciones de oscuridad constante. Como se puede apreciar, en el caso de *F. crassa*, el patrón de actividad es semejante al descrito en el punto 1a. Esto sugiere, para la lapa intermareal *F. crassa*, la existencia de un ritmo endógeno de actividad acoplado al ciclo día-noche, es decir circadiano. En cambio *F. latimarginata* estuvo activa tanto en los períodos que correspondían a la noche como al día. No existen diferencias significativas entre ambos períodos (Tabla 3). Este resultado corroboraría la hipótesis de la ausencia de un ritmo circadiano en esta lapa submareal.

#### DISCUSION

Los resultados presentados indican que la lapa intermareal *F. crassa*, a diferencia de lo que se planteó en la hipótesis de este trabajo, no presenta, en el laboratorio,

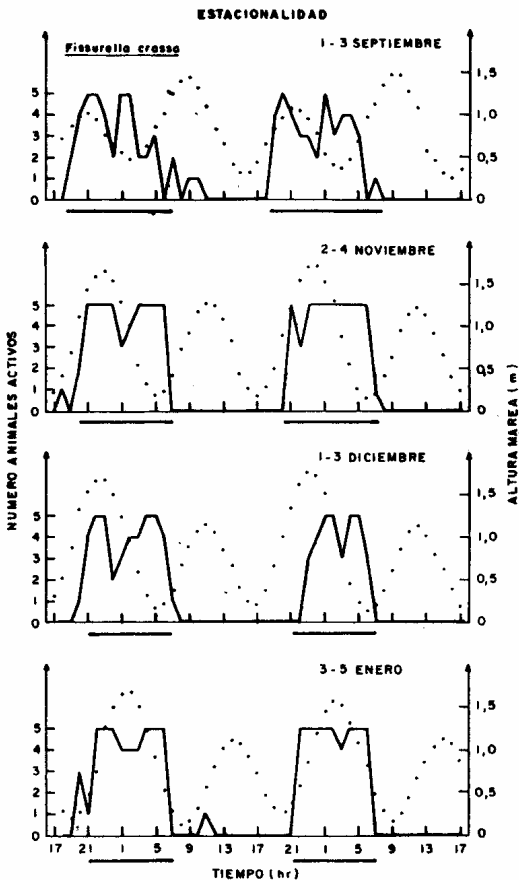


Fig. 3. *F. crassa*. Observaciones de actividad con fotoperíodo natural durante diferentes épocas del año. La línea punteada representa la altura de marea y la línea continua el número de animales activos. (Barra indica horas de oscuridad).



Tabla 3. Oscuridad constante. Comparación del número de animales activos en el día y la noche y durante la marea alta y baja, utilizando el test de exactitud de Fisher, para tablas de contingencia.  $p < 0.05$ .

Especie		Día	Noche	p	Alta	Baja	p
<i>F. crassa</i>	Activo	3	16	0.000	8	11	0.162
	Inactivo	13	0		8	4	
<i>F. latimarginata</i>	Activo	15	12	0.912	13	14	0.500
	Inactivo	5	8		7	6	

## OSCURIDAD CONSTANTE

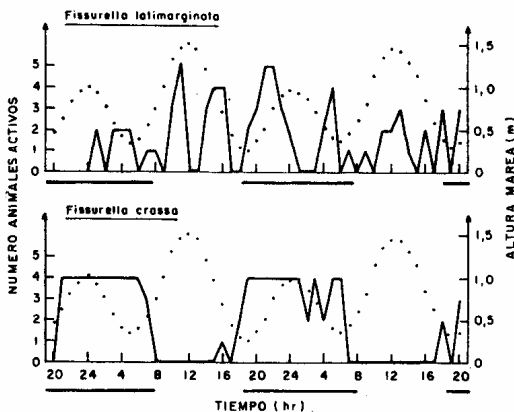


Fig. 4. Observaciones de actividad en oscuridad constante durante 48 h. La línea punteada representa la altura de marea y la línea continua el número de animales activos. La barra negra corresponde al período de oscuridad natural.

un ritmo de actividad acoplado con el ciclo de mareas pero sí un ritmo de actividad asociado al ciclo día-noche. En vista de los resultados de las observaciones realizadas en oscuridad constante, este ritmo es endógeno. Este resultado de la-

boratorio para *F. crassa* ha sido corroborado con las observaciones directas de terreno. Sin embargo, en el terreno los individuos de esta especie se encuentran activos solamente durante las mareas bajas nocturnas.

En la mayoría de los organismos intermareales, este comportamiento rítmico de actividad está asociado al proceso de alimentación. Durante este proceso los organismos desarrollan diversas estrategias conductuales, ya sea para evitar el ataque de depredadores, la desecación o para acceder al recurso (Branch & Barkai 1988). Si consideramos que: 1) las densidades máximas de la lapa intermareal *F. crassa* se encuentra en el intermareal medio-bajo (Oliva & Castilla 1986), zona de fuerte impacto del oleaje durante marea alta; 2) que se ubican generalmente en grietas durante el día (Bretos 1978); 3) que entre sus depredadores se encuentran *Larus dominicanus*, gaviota común y *Haematopus ater*, pilpilén negro (Castilla 1981), y que son herbívoros ramoneadores, el comportamiento rítmico de *F. crassa*, descrito en este trabajo, podría estar relacionado con estrategias para evadir a sus depredadores visuales, evitar la desecación y el desprendimiento del sustrato durante el proceso de alimentación.

Entre los organismos intermareales,

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente a Armando Rosson por la recolección de los animales submareales. A Marco Méndez y Carmen Espoz por su colaboración durante el desarrollo de este trabajo y a todos los amigos de ECIM.

Este trabajo forma parte del Seminario de Investigación Biológica, BIO-296, de la Facultad de Ciencias Biológicas de la P. Universidad Católica de Chile, de C. Pino. Se contó con el financiamiento de los Proyectos FONDECYT 3503/89 y FONDECYT 1930684/93.

## LITERATURA CITADA

- Brady, J. 1979. *Biological clocks*, 79 p. Academic Press, New York.
- Branch, G. & A. Barkai. 1988. Interspecific behaviour and its reciprocal interaction with evolution, population dynamics and community structure. In: Chelazzi, G. & M. Vannini (eds), *Behavioral Adaptation to Intertidal life*: 225-254. Plenum Press, New York.

les, es posible encontrar diferentes patrones de actividad, dependiendo del hábitat y la localidad (Little 1989). Es así como Franz (1990), encuentra diferentes patrones de actividad en tres especies intermareales del género *Fissurella* en el Caribe. *F. nodosa* y *F. nimbose* se encuentran activas tanto de día como de noche, preferentemente en marea baja, a diferencia de *F. barbadensis*, que se encuentra activa exclusivamente de noche, durante la marea alta. Estas diferencias en los patrones de actividad se dan también entre los adultos y juveniles de una misma especie (Ruwa & Jaccarini 1988).

Con respecto a la lapa submareal *F. latimarginata*, los resultados apoyan la hipótesis de la ausencia de un ritmo de actividad endógeno, ya sea circamareal o circadiano. Sin embargo y dado que existe muy poco conocimiento sobre la conducta y ecología de esta lapa en Chile central, el desarrollo de mayores estudios, tanto en el terreno como en el laboratorio, ayudarían a comprender mejor el patrón de actividad descrito en este trabajo.

- Bretos, M. 1978. Growth in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Mollusca: Archaeogastropoda) in northern Chile. *The Veliger* 21(2):268-273.
- Bretos, M. 1988. Pesquería de lapas en Chile. *Medio Ambiente* 9(2):7-12.
- Castilla, J.C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas en Chile Central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* 5(1-2):190-215.
- Castilla, J.C. 1989. La Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM), Las Cruces, Chile. *Boletín Red Acuicultura*, 3(1): 16-19.
- Franz, C. J. 1990. Seasonal, diurnal and nocturnal activity patterns of three species of Caribbean intertidal keyhole limpets (Mollusca: Gastropoda: *Fissurella*). *The Veliger* 33(2):155-165.
- Little, C. & P. Stirling. 1985. Patterns of foraging activity in the limpet *Patella vulgata* L. A preliminary study. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology* 80:283-296.
- Little, C. 1989. Factors governing patterns of foraging activity in littoral marine herbivorous mollusc. *Journal of Molluscan Studies* 55:73-284.
- McLean, J.H. 1984. Systematics of *Fissurella* in the Peruvian and Magellanic faunal Provinces (Gastropoda: Prosobranchia). *Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science* 354,70 p.
- Naylor, E. 1982. Tidal and lunar rhythms in animals and plants. In: J. Brady (ed), *Biological Timekeeping*. Soc. Exp. Biol. Sem. Ser. 14, 33 p.
- Oliva, D. & J.C. Castilla. 1986. The effect of human exclusion on the population structure of keyhole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of Central Chile. *Marine Ecology* 7(3):201-217.
- Oliva, D. & J.C. Castilla. 1990. La pesquería artesanal del género *Fissurella* en dos caletas de Chile Central. En: M.A. Barbieri (ed), *Perspectivas de la actividad pesquera en Chile*: 180-193. Escuela de Ciencias del Mar, Universidad Católica de Valparaíso.
- Oliva, D. & J.C. Castilla. 1992. Guía para el reconocimiento y morfometría de diez especies del género *Fissurella* Bruguière, 1789 (Mollusca: Gastropoda) comunes en la pesquería y conchales indígenas de Chile central y sur. *Gayana, Zoología* 56(3-4): 77-108.
- Ruwa, R.K. & V. Jaccarini. 1988. Nocturnal feeding migrations of *Nerita plicata*, *N. undata* and *N. textilis* (Prosobranchia: Neritacea) on the rocky shores of M. Komani, Mombasa, Kenya. *Marine Biology* 99:229-234.
- Zann, L.P. 1973. Relationships between intertidal zonation and circatidal rhythmicity in littoral gastropods. *Marine Biology* 18: 243-250.