

Diversidad y biomasa de macro-invertebrados en matrices intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile

Diversity and biomass of macro-invertebrates in intertidal matrices of the tunicate *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) in the Bay of Antofagasta, Chile

MAURICIO CERDA & JUAN CARLOS CASTILLA¹

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile; e-mail¹: jcastill@genes.bio.puc.cl

¹Autor para correspondencia

RESUMEN

Se analiza la diversidad biológica y biomasa de macro-invertebrados asociados a los mantos intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, donde la especie se encuentra casi exclusivamente confinada a lo largo de aproximadamente 70 km de extensión costera de dicha bahía. En la bahía se seleccionaron tres sitios para el análisis de los mantos de piures: uno localizado aproximadamente en el centro de la distribución del tunicado y dos cercanos a los límites norte y sur (ecotonos) de dicha distribución. La arquitectura de las matrices de piures genera sustrato secundario y bio-hábitat que corresponden a los de una especie bio-ingeniera ecosistémica. En las matrices se encontró una diversidad gama de 96 taxa de macro-invertebrados, pertenecientes a nueve phyla. Entre ellos destaca la riqueza de gastrópodos (28 %), poliquetos (26 %), decápodos (15 %) y bivalvos (14 %). Para los macro-invertebrados se registró una biomasa promedio de 246,40 g m⁻². Los atributos de diversidad y biomasa de macro-invertebrados no presentaron diferencias significativas entre sitios, lo cual sugiere que el efecto de estas matrices sobre la diversidad y biomasa de los macro-invertebrados es similar a lo largo del rango de distribución dentro de la bahía. Los resultados son discutidos en términos de los patrones de biodiversidad de macro-invertebrados, sus biomazas y el rol que juega *P. praeputialis* como especie bio-ingeniera en la zona costera de la Bahía de Antofagasta. Se realizan comparaciones con un estudio similar realizado en mantos de *Pyura stolonifera* en Natal, Sudáfrica y respecto de la biodiversidad de invertebrados asociadas a otras especies bio-ingenieras.

Palabras clave: tunicado, *Pyura praeputialis*, intermareal rocoso, macro-invertebrados, diversidad, bio-ingeniero, Antofagasta, Chile.

ABSTRACT

The study was conducted to analyze the biological diversity and biomass of macro-invertebrates in intertidal matrices of *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) in the Bahía de Antofagasta, where the species is confined along approximately 70 km of coastline. Three sites were studied inside the Bay: one located approximately at the center *P. praeputialis* geographical distribution in the bay and two around the north and south limits respectively (ecotones). The crevices and interstices between individuals in the dense matrices of *P. praeputialis* provide bio-habitat, such as those described for ecosystem-engineer species. A total of 96 taxa of macro-invertebrates (gamma diversity), corresponding to nine phyla, associated to *P. praeputialis* matrices were recorded. The richer taxa were: gastropod (28 %), polychaeta (26 %), decapod (15 %) and bivalve (14 %). The mean biomass of invertebrate registered was of 246,40 g m⁻². The paper discusses the elevated diversity of macro-invertebrates recorded in the Antofagasta's *P. praeputialis* matrices, the observed patterns along the geographical distribution inside the bay and the role of this tunicate as a bio-engineer species. The results are compared with a similar study on *P. stolonifera* carried out in Natal, South Africa and with respect to the diversity of macro-invertebrate associated to other bio-engineer species.

Key words: tunicate, *Pyura praeputialis*, rocky intertidal, macro-invertebrate, diversity, bio-engineer, Antofagasta, Chile.

INTRODUCCIÓN

Los organismos dominantes en el intermareal rocoso de Chile han sido objeto de numerosos estudios descriptivos y experimentales relacionados

con las interacciones biológicas, roles jugados en las estructuras y dinámicas comunitarias y de la diversidad biológica, tanto como utilizadores de sustrato primario (roca) o como generadores de sustrato secundario (i.e., Santelices 1980, 1981,

1989, Castilla 1981, 1998, Durán & Castilla 1985, Oliva & Castilla 1986, Castilla & Durán 1989, Camus 1998, Fariña 2000). Los roles ecológicos claves de algunas de las especies intermareales en Chile han sido estudiados intensamente. Por ejemplo, Castilla & Durán (1985) y Durán & Castilla (1989) demostraron cómo la depredación ejercida por el murícido *Concholepas concholepas* (Bruguiere, 1789) sobre mantos (monocultivos) del mitílido *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1919), especie dominante en el franja intermareal media en la costa de Chile central (Castilla 1981), genera la liberación de substrato primario con el consecuente incremento de la diversidad de especies sésiles competitivamente subordinadas. Las interacciones competitivas en dicho sistema también han sido recurrentemente estudiadas en Chile (e.g., Santelices 1989). Sin embargo, en general, estos estudios no han tomado en cuenta que mantos o agregaciones de organismos conformadores de monocultivos son a su vez generadores de substrato secundario, proveyendo hábitat para otras especies, ni tampoco los roles ecológicos que ellos pueden jugar, por ejemplo, en relación con la biodiversidad, estructuras, dinámicas y elasticidades comunitarias. Lohse (1993) destacó para el intermareal rocoso de California la importancia de los mantos del mitílido *Mytilus californianus* (Conrad, 1837) en relación con su aporte a la generación de substrato secundario, ya que sobre sus valvas se asientan organismos bentónicos, como cirripedios y algas. En este caso, la remoción de *M. californianus* conduce a una disminución de la diversidad de los organismos utilizadores del substrato secundario. Esta perspectiva pone de manifiesto las interacciones de tipo mutualista existentes entre organismos intermareales, las que han sido escasamente consideradas (Hacker & Gaines 1997, Kareiva & Bertness 1997, Bertness et al. 1998). Dentro de este último tipo de interacciones se destacan las de los organismos "bio-ingenieros ecosistémicos", los cuales: "directa o indirectamente modifican la disponibilidad de recursos para otras especies mediante un cambio físico de las condiciones bióticas y/o abióticas" (Lawton 1994). La complejidad estructural, como la geometría, rugosidad y heterogeneidad que presenta el hábitat intermareal (Gee & Warwick 1993, Archambault & Bourget 1996) puede ser modificada por la presencia de organismos intermareales, particularmente de aquellos que presentan una elevada biomasa o son formadores de mantos o matrices tridimensionales (e.g., *Perumytilus purpuratus*, Alvarado & Castilla 1996, Guíñez & Castilla 1999). Esto puede tener variadas consecuencias ecológicas. Por ejemplo, Thompson et

al. (1996) muestra ejemplos donde algas fucóides al reducir el estrés producido por la desecación, proporcionan refugio a especies de gastrópodos fisurélidos. Adicionalmente, los mantos formados por las conchas de los mitílidos proporcionan refugios para otros invertebrados, contra la desecación y acción del oleaje (Tokeshi & Romero 1995). Las especies bio-ingenieras ecosistémicas (Clive et al. 1994, Jones et al. 1994, 1997) han sido divididas en: (a) especies bio-ingenieras autogénicas, como aquellas que modifican el ambiente mediante su propia estructura física, (b) especies bio-ingenieras alogénicas, como aquellas que modifican el ambiente a través de un cambio mecánico de los materiales bióticos y/o abióticos. En ambos casos estas especies incrementan la disponibilidad y tipos de hábitat, cuyo efecto sobre la abundancia y riqueza de especies podría ser negativo o positivo, dependiendo del compromiso existente entre la utilización del espacio primario, normalmente escaso en el intermareal rocoso, y la autogeneración de nuevos recursos hábitat.

El intermareal rocoso de Antofagasta (norte de Chile) se caracteriza por la presencia de abundantes mantos monoespecíficos del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) (Tunicata, Pyuridae). La especie es conocida localmente como "piure de Antofagasta" (Guiler 1959, Paine & Suchanek 1983, Castilla 1998, Clarke et al. 1999). Estos tunicados forman mantos tridimensionales (Guíñez & Castilla 2001) en el intermareal medio-bajo y en el submareal somero hasta 5-10 m (Castilla 1998, Castilla et al. 2000, Castilla & Camaño en prensa). En Chile la distribución geográfica de *P. praeputialis* esta restringida casi exclusivamente al interior de la Bahía de Antofagasta, a lo largo de aproximadamente 70 km de costa (Castilla et al. 2000). La especie también está presente en la costa sudeste de Australia: New South Wales, Victoria y Tasmania; citándosele indistintamente como *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) o *Pyura stolonifera* (Heller, 1878) por Kott (1985, 1997, 1998), Fairweather (1991) y Dalby (1997). Una interpretación sobre el estatus taxonómico de este complejo de especies fue discutido por Castilla & Guíñez (2000). Según estos autores las especies de *P. praeputialis* de Chile y Australia serían con-específicas. Además, una especie relacionada, *P. stolonifera* (sensu stricto), habita a lo largo de miles de kilómetros en la zona intermareal inferior entre Ciudad del Cabo y Natal en Sudáfrica (Fielding et al. 1994, Kott 1998, Castilla & Guíñez 2000).

Estudios realizados en mantos intermareales de *P. praeputialis* de Antofagasta sugieren que

ellos cumplen el rol de especie bio-ingeniera ecosistémica, a través de la generación de bio-hábitat (Paine & Suchanek 1983, Castilla 1998, Cerda 1998), ya que en las superficies de las túnicas de los piures e intersticios del manto se generaría una alta diversidad especies de algas y macro-invertebrados (Guiler 1959, Gutiérrez & Lay 1965, Ramírez & Mena 1984). Sin embargo, en Chile no existen antecedentes sobre la riqueza de las especies de macro-vertebrados que se encuentran en este hábitat. Por otra parte, en Sudáfrica, se ha descrito la presencia de varias decenas de especies de macro-invertebrados en los mantos de *P. stolonifera* (Fielding et al. 1994). El objetivo de este trabajo es determinar la diversidad y biomasa de macro-invertebrados que habitan las matrices de *P. praeputialis* en el intermareal rocoso de Antofagasta y realizar comparaciones con *P. stolonifera* de Sudáfrica. Además, se pone a prueba la hipótesis que la importancia ecológica del efecto bio-ingeniero ecosistémico de las matrices de *P. praeputialis* se presenta a través de todo el rango de distribución de la especie dentro de la Bahía de Antofagasta, lo cual debería reflejarse en la generación de un patrón invariante en la diversidad y abundancia de los ensambles de macro-invertebrados asociados a dichos mantos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio, recolección y separación de las muestras

El estudio fue realizado en roqueríos intermareales de la Bahía de Antofagasta ($23^{\circ}42' S$, $70^{\circ}27' O$) entre los meses de abril 1998 a marzo de 1999. La Fig. 1 muestra la localización geográfica de los sitios de estudio y la distribución de *P. praeputialis* en el área de la Bahía de Antofagasta (además ver Castilla et al. 2000). En forma preliminar, previo al muestreo, se realizó un estudio piloto en el centro de la bahía, en la localidad denominada Happy ($23^{\circ}44' S$, $70^{\circ}26' O$), cuya zona intermareal está caracterizada por una extensa plataforma rocosa plana ($< 20^{\circ}$ de inclinación) sobre la cual se forman densos mantos de *P. praeputialis*, con una amplitud vertical de aproximadamente 6-7 m. En el estudio piloto para determinar el área mínima de muestreo se utilizaron cuatro tamaños de cuadrantes: $15 \times 15 \text{ cm}$ ($= 225 \text{ cm}^2$), $25 \times 25 \text{ cm}$ ($= 625 \text{ cm}^2$), $35 \times 35 \text{ cm}$ ($= 1225 \text{ cm}^2$) y $50 \times 50 \text{ cm}$ ($= 2500 \text{ cm}^2$), construídos con perfiles metálicos de 150 mm de alto. En Happy se seleccionaron tres sectores expuestos directamente al oleaje cuya franja intermareal medio-

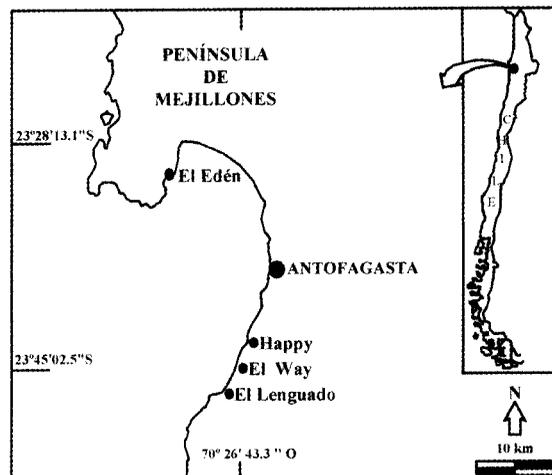


Fig. 1: Mapa de la Bahía de Antofagasta, Chile, localización geográfica de los sitios de estudio y distribución de *Pyura praeputialis* (Castilla et al. 2000).

Map of the Bahía de Antofagasta, Chile, location of the sites studied and distribution of *Pyura praeputialis* (see Castilla et al. 2000).

inferior (Castilla 1981, 1998) presentaba una cobertura de piures de 100 %. En cada sector se extrajeron cuatro réplicas para cada tamaño de cuadrante. La matriz de piures fue removida usando formón y martillo y la totalidad de invertebrados sésiles, vágiles y móviles fueron recolectados cuidadosamente al momento de remover los piures. Los mantos fueron almacenados en bolsas plásticas y depositados en un congelador a $-18^{\circ}C$. Los piures de los mantos fueron separados y para cada réplica se contabilizó el número de piures y se realizaron dos medidas morfométricas con pie de metro, con una precisión de 1 mm: (a) ancho máximo, como la distancia externa máxima de la túnica a la altura de los sifones, (b) altura máxima, como la distancia máxima entre la base del piure hasta el extremo superior de los sifones. Todos los invertebrados macroscópicos que se encontraron entre las túnicas o adosados a dichas superficies fueron removidos visualmente usando un cuchillo, bisturí y pinzas. El material residual generado se filtró por un tamiz de 500 micrones y se recolectaron los invertebrados retenidos. Esto define la categoría de macro-invertebrado usado en este trabajo. Así, el registro de variables consistió en: (a) número y especie de macro-invertebrados y (b) biomasa total por especie (en el caso de los moluscos el peso incluye la concha). Las muestras obtenidas se fijaron en alcohol de 70° . Los macro-invertebrados fueron identificados al menor nivel taxonómico po-

sible, usando la siguiente bibliografía: Coe (1940), Carlgren (1959), Haig (1960), Hartmann-Shröder (1962), Menzies (1962), Ramorino (1968), Chirichigno (1970), Osorio & Bahamonde (1970), Keen (1971), Fauchald (1973), Marinovich (1973), Rozbaczylo & Bolados (1980), Méndez (1981), McLean (1984), Sánchez & Moretto (1984). En este trabajo no se incluye a las algas adheridas a las túnicas de los piures (manuscrito en preparación). Sobre la base de esta información se estimó el tamaño óptimo de cuadrante a utilizar a través del método de la curva acumulativa asintótica del número de especies (Braun-Blanquet 1951). Con el uso del cuadrante de 35 x 35 cm y tres réplicas se identificaron 51 taxa de macro-invertebrados, que representaron el 81,11 % del total de taxa registrados; con la incorporación de la cuarta réplica el número de taxa representados se elevó al 95,11 %. Sobre un compromiso entre el tiempo de remoción de los mantos de piures, la recolección de los macro-invertebrados en terreno y los análisis de laboratorio, en el muestreo definitivo se consideró un número total de cuatro réplicas por sitio, utilizándose un cuadrante de 35 x 35 cm.

Para el estudio definitivo dentro del rango de distribución del piure en la Bahía de Antofagasta, se seleccionaron tres sitios caracterizados por plataformas rocosas planas con inclinaciones menores a 20° (Fig. 1): (a) El Lenguado (23°46' S, 70°28' O), ubicado en el extremo sur de la Bahía de Antofagasta y cercano al límite sur de la distribución de *P. praeputialis*; sitio caracterizado por la presencia de mantos compactos de piures de 2-3 m de amplitud vertical, (b) El Way (23°45' S, 70°26' O), ubicado en el centro de la distribución de *P. praeputialis* dentro de la Bahía de Antofagasta; sitio caracterizado por presentar extensos cinturones de piures de hasta 6-7 m de amplitud vertical, (c) El Edén (23°31' S, 70°32' O), sitio cercano al límite norte de la distribución de *P. praeputialis* y caracterizado por presentar un estrecho cinturón intermareal de matrices de piures de aproximadamente 1-2 m verticales. Los métodos de extracción de muestras, separación, almacenamiento y análisis fueron como los descritos para el estudio piloto.

Análisis estadísticos

Para establecer si existían diferencias entre los tres sitios de estudio respecto a las densidades de piures (número) y estructura de tallas (altura) se realizaron comparaciones mediante análisis de varianza (ANDEVA) de una vía (Sokal & Rohlf 1981). Para comparar la diversidad y abundancia de los invertebrados asociados a los mantos de *P.*

praeputialis se utilizaron los siguientes criterios: (a) determinación de los grupos taxonómicos en función del porcentaje de contribución de los taxa en densidad y biomasa, (b) uso de índices de diversidad biológica de la serie Hill (1973) correspondientes a riqueza de especies (= R1, "richness", Hill, 1973), índice de diversidad de especies (= H' Shannon, Shannon & Weaver 1963), índice de equidad (= E5, "evenness", Hill 1973). Para la comparación estadística de estos índices se siguió el criterio de Camus et al. (1994). Los índices se calcularon para cada muestra a escala de cuadrante (= réplica) en forma individual. Las variaciones de los índices se analizaron mediante ANDEVA de una vía y ANDEVA multivariado (Sokal & Rohlf 1981). En cada caso se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad, no registrándose desviaciones. Para analizar las diferencias en la composición de los taxa asociados a los mantos de *P. praeputialis* a lo largo del gradiente espacial dentro de la Bahía de Antofagasta, se aplicaron los siguientes métodos: (a) Análisis de Dendrograma de Similitud (ADS), (b) Análisis de Componentes Principales (ACP) (Gauch 1982, Ludwig & Reynolds 1988). En el último caso se utilizó el programa estadístico Minitab 10.5 (Minitab Inc. 1995), con datos no transformados y análisis de matrices de covarianza. Los resultados se presentan con graficaciones para los dos primeros ejes del ACP, que explican en conjunto el 70 % o más de la varianza total.

RESULTADOS

Estructura poblacional de las matrices de piures

Se analizó un total de 824 ejemplares de *P. praeputialis* provenientes de los tres sitios de estudio. La densidad poblacional de piures entre los sitios de estudio no presentó diferencias estadísticamente significativas (ANDEVA, $F_{2,9} = 0,25$; $P = 0,786$). Sin embargo, los sitios de estudio se diferenciaron significativamente con respecto a los tamaños de los piures (ANDEVA, $F_{2,282} = 4,58$; $P = 0,018$); mostrándose diferencias de tamaños significativamente mayores en El Edén con respecto a los otros sitios (prueba de Tukey, $P < 0,05$). Entre El Lenguado y El Way no se detectaron diferencias significativas.

Riqueza de macro-invertebrados

Considerando a los sitios como un todo, asociados a los mantos de *P. praeputialis* se registró una

riqueza total (diversidad gama) de 96 taxa, pertenecientes a nueve phyla. La diversidad local (alfa) en El Lenguado fue de 77 taxa de macro-invertebrados, en El Way de 69 y en El Edén de 82 taxa. En general en los tres sitios se registró una mayoría de invertebrados móviles en relación con los sésiles y vágiles: para El Lenguado 47,74, 15,4 y 13,86 %; para El Way 37,0, 10,0 y 22,0 %; y para El Edén 52,5, 14,8 y 14,8 %, respectivamente (Tabla 1). Dentro de cada sitio de estudio, los gastrópodos aportaron en mayor medida a la riqueza de especies: para El Lenguado 21 especies (27,3 % de la riqueza), para El Way 18 (26,1 % de la riqueza) y para El Edén 19 (23,2 % de la riqueza). Los grupos taxonómicos que les siguieron en importancia variaron en su contribución porcentual en cada sitio. Por ejemplo, para El Lenguado, los poliquetos registraron 14 taxa (18,2 % de la riqueza), seguidos en importancia por los decápodos con 11 taxa (14,3 % de la riqueza). Para El Way, los poliquetos registraron 17 taxa (24,6 % de la riqueza) seguidos por los bivalvos con nueve taxa (13 % de la riqueza). Para El Edén, los poliquetos registraron 15 taxa (18,3 % de la riqueza), seguidos por los decápodos con 12 taxa (14,6 % de la riqueza) (Tabla 1).

Densidad de macro-invertebrados

El aporte al componente de densidad de los diferentes grupos de macro-invertebrados asociados a los mantos de *Pyura praeputialis* presentó variaciones dentro de cada sitio. Para El Lenguado destaca el aporte en densidad de anfípodos, poliquetos, decápodos y el ítem denominado "resto" (= grupos de invertebrados con aportes individuales < 10 %), con densidades de 36,7, 14,3, 11,5 y 37,9 %, respectivamente. Para El Way destacan los poliquetos, anfípodos, insectos, gastrópodos e ítem "resto", con aportes de 29,1, 26,0, 12,0, 11,0 y 22,0 % respectivamente. Para El Edén destacan los anfípodos, poliquetos, gastrópodos e ítem "resto", con aportes de 34,9, 23,8, 10,8 y 31,0 % respectivamente. En términos específicos, la especie con mayor aporte al componente de densidad fue el anfípodo *Hyale media* (Dana, 1853) con 1424,4 ind m⁻² (± 479 D.E.) para El Lenguado; para El Way con 1206,1 ind m⁻² (± 878,4 D.E.) y para El Edén con 879,5 ind m⁻² (± 442,5 D.E.). El segundo lugar lo ocupó el poliqueto, *Nereis grubei* (Kinberg, 1866): para El Lenguado con 357,1 ind m⁻² (± 219,2 D.E.) y para El Way con 679,5 ind m⁻² (± 786,0 D.E.). Para El Edén destacó *Nereis callaona* (Grube, 1857) con 230,6 ind m⁻² (± 279,9 D.E.) (Tabla 1).

Biomasa de invertebrados

El aporte de los invertebrados a la biomasa (= g m⁻² peso húmedo) estuvo dominado principalmente por cuatro grupos taxonómicos: decápodos, gastrópodos, poliquetos e ítem "resto" (= grupos de invertebrados con aportes individuales < 10 %), pero sus contribuciones variaron entre los sitios. Para El Lenguado destacan los decápodos, gastrópodos, poliquetos e ítem "resto", con 30,4, 17,8, 18,6 y 33,0 %, respectivamente. Para El Way, aportaron en mayor medida los poliquetos, gastrópodos, decápodos e ítem "resto", con 29,1, 23,3, 18,1 y 29,0 % respectivamente. Para El Edén, destacaron los gastrópodos, poliquetos, decápodos e ítem "resto", con 23,0, 17,0, 10,9 y 49,0 %, respectivamente (Tabla 1). Similares variaciones se registraron en relación con el aporte de biomasa a nivel específico. Para El Lenguado

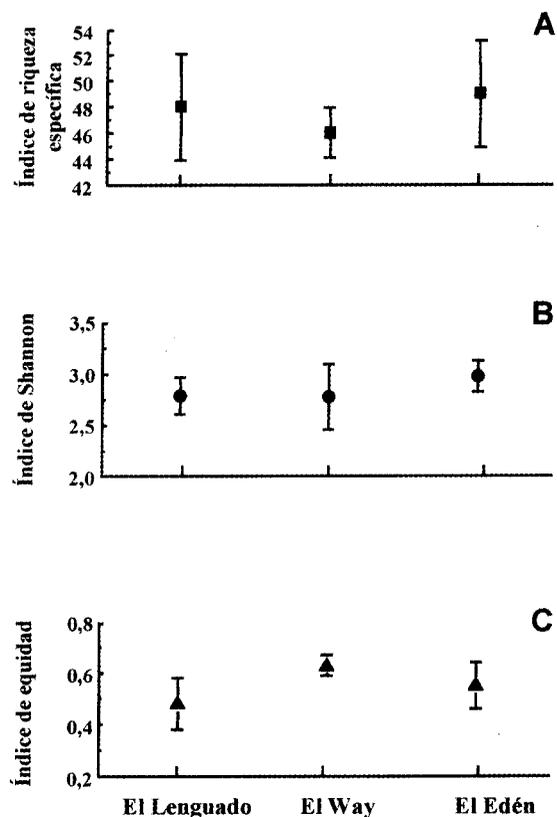


Fig. 2: Promedio y desviación estándar para los índices de diversidad biológica asociados a los mantos de *Pyura praeputialis* en los tres sitios de estudio: A = índice de riqueza específica; B = índice de Shannon; C = índice de equidad.

Average and standard deviation for the indexes of biological diversity associated to *Pyura praeputialis* beds in the three sites studied: A = species richness index; B = shannon index; C = equitability index.

TABLA 1

Lista de los taxa de macro-invertebrados asociados a los mantos de *Pyura praeputialis*, con sus densidades, biomasa promedio y desviaciones estándares, para los tres sitios de estudio. Las especies filtradoras son señaladas con un asterisco

List of macro-invertebrate taxa associated to the *Pyura praeputialis* beds, showing average density, biomass and standar deviations, for the three sites studied. Filter feeder species are shown with an asterisk

Taxa	El Lenguado		El Way		El Edén	
	Densidad (ind m ⁻²) Promedio (D.E.)	Biomasa (g m ⁻²) Promedio (D.E.)	Densidad (ind m ⁻²) Promedio (D.E.)	Biomasa (g m ⁻²) Promedio (D.E.)	Densidad (ind m ⁻²) Promedio (D.E.)	Biomasa (g m ⁻²) Promedio (D.E.)
PORIFERA						
1-Porifera indet.*	-	14,73 (5,28)	-	7,73 (4,46)	-	8,27 (9,72)
CNIDARIA (ANTHOZOA)						
2-Actinia sp.	32,65 (24,03)	8,71 (8,42)	44,89 (24,4)	1,10 (0,92)	69,3 (70,69)	32,4 (25,11)
3-Anthothoe chilensis	69,38 (45,4)	14,1 (5,18)	16,32 (9,42)	0,40 (0,39)	28,5 (24,48)	20,2 (15,01)
4-Phymactis clematis	93,87 (90,78)	24,57 (30,39)	-	-	12,2 (24,4)	4,51 (9,24)
NEMERTEA (ANOPLA)						
5-Lineus atrocaeruleus	14,28 (12,24)	15,90 (17,41)	8,16 (6,66)	2,98 (4,86)	12,2 (14,3)	14,4 (14,8)
6-Nemertino indet. 1	-	-	-	-	4,08 (8,16)	0,51 (1,02)
7-Nemertino indet. 2	-	-	-	-	6,12 (12,2)	0,51 (1,03)
8-Nemertino indet. 3	4,08 (4,71)	2,38 (4,51)	-	-	-	-
BRYOZOA (Gymnolaemata)						
9-Beania magellanica *	-	0,50 (0,93)	-	0,11 (0,13)	-	0,04 (0,01)
MOLLUSCA						
Polylacophora						
10-Acanthopleura echinata	8,16 (0,12)	7,32 (9,88)	12,24 (4,71)	7,08 (6,89)	8,16 (6,66)	4,69 (7,80)
11-Acanthopleura nigra	6,12 (12,24)	0,02 (0,04)	-	-	4,08 (8,16)	2,52 (5,04)
12-Chaetopleura peruviana	-	-	-	-	24,4 (28,87)	19,7 (22,31)
13-Chiton granosus	8,16 (11,54)	4,48 (5,26)	2,04 (4,08)	3,77 (7,55)	6,12 (7,81)	4,90 (5,80)
Gastropoda						
14-Fissurella limbata	34,69 (32,90)	14,34 (15,11)	8,16 (6,66)	2,33 (3,93)	10,20 (4,08)	5,46 (4,69)
15-Fissurella crassa	18,36 (13,94)	5,24 (5,03)	13,60 (9,42)	4,99 (4,23)	8,16 (16,32)	4,72 (9,44)
16-Fissurella maxima	16,32 (6,66)	10,97 (10,66)	18,36 (15,4)	2,23 (4,16)	16,3 (23,08)	3,61 (4,79)
17-Fissurella cumingi	8,16 (11,54)	3,34 (6,28)	6,12 (12,2)	2,04 (4,09)	28,5 (41,3)	2,06 (4,07)
18-Scurria araucana	40,81 (21,07)	4,51 (4,83)	108,1 (147,1)	2,17 (4,00)	106,1 (143,1)	20,4 (21,37)
19-Trimusculus peruvianus	48,97 (81,90)	11,12 (3,44)	-	-	40,81 (48,97)	1,55 (2,02)
20-Siphonaria lessoni	24,48 (17,63)	8,07 (1,66)	14,28 (10,02)	2,16 (4,01)	10,20 (20,40)	1,04 (2,09)
21-Collisella cecilians	6,12 (7,81)	0,78 (1,01)	32,6 (23,08)	3,06 (4,80)	6,12 (7,81)	0,08 (0,01)
22-Collisella variabilis	28,57 (42,41)	2,06 (4,08)	6,12 (7,81)	2,061 (4,08)	2,04 (4,08)	0,02 (0,05)
23-Collisella scurra	34,69 (46,35)	2,10 (4,06)	12,24 (14,1)	4,10 (8,18)	10,20 (20,40)	0,91 (1,83)
24-Collisella parasitica	2,04 (4,08)	0,03 (0,07)	-	-	2,04 (4,08)	0,01 (0,03)
25-Collisella zebрина	4,08 (8,16)	0,02 (0,04)	-	-	6,12 (4,08)	0,10 (0,18)
26-Crepidula dilatata *	2,04 (4,08)	0,22 (0,04)	16,32 (22,1)	0,272 (0,41)	22,44 (7,81)	5,69 (6,61)
27-Calyptrea trochiformis	12,24 (10,53)	6,13 (4,09)	2,04 (4,08)	0,859 (1,71)	18,36 (36,73)	11,28 (7,42)
28-Caecum chilense	20,40 (24,48)	0,01 (0,02)	122,4 (62,16)	0,455 (0,82)	12,24 (24,48)	0,15 (0,30)
29-Concholepas concholepas	6,12 (7,81)	19,74 (28,17)	10,20 (15,45)	2,040 (4,08)	24,48 (17,63)	66,7 (46,52)
30-Eatoniella latinata	-	-	4,08 (8,16)	0,146 (0,29)	-	-
31-Prisogaster niger	53,06 (102,1)	2,09 (4,18)	69,3 (74,37)	2,22 (4,03)	10,20 (10,27)	0,02 (0,05)
32-Mitrella unifasciata	10,20 (15,45)	0,11 (0,20)	28,5 (28,66)	0,318 (0,32)	-	-
33-Liota cancellata	2,04 (4,08)	0,02 (0,07)	-	-	-	-
34-Thais haemostoma	24,48 (48,97)	4,56 (9,12)	40,81 (17,6)	7,15 (6,63)	32,65 (65,30)	2,05 (4,11)
35-Tegula atra	69,38 (100,9)	3,08 (3,92)	155,1 (236,4)	8,788 (15,9)	48,97 (42,15)	5,62 (6,35)
Bivalvia						
36-Brachidontes granulata *	232,6 (115,9)	10,74 (3,90)	204,1 (123,2)	3,617 (6,33)	297,9 (226,0)	30,6 (17,23)
37-Carditella tegulata *	30,61 (18,10)	0,13 (0,13)	14,28 (7,81)	0,130 (0,13)	22,44 (10,27)	0,07 (0,08)
38-Nucula pisum *	4,08 (4,7)	0,09 (0,11)	4,081 (4,7)	0,095 (0,11)	2,04 (4,08)	0,01 (0,02)
39-Entodesma cuneata *	2,04 (4,08)	0,01 (0,03)	4,081 (8,1)	0,011 (0,02)	2,04 (4,08)	0,01 (0,03)
40-Perumytilus purpuratus *	34,69 (43,38)	3,97 (5,37)	24,48 (25,8)	2,198 (3,98)	32,65 (6,66)	13,89 (6,78)
41-Semimytilus algosus *	16,32 (6,66)	6,58 (2,13)	36,73 (25,3)	0,137 (0,15)	12,24 (10,53)	2,26 (2,35)
42-Mysella sp.*	-	-	6,122 (7,8)	0,008 (0,01)	-	-
43-Chama pellucida *	-	-	-	-	2,04 (4,08)	0,01 (0,02)
44-Protothaca thaca *	-	-	-	-	2,04 (4,08)	1,02 (2,04)
45-Lasaea petitiiana *	-	-	5,44 (9,42)	0,012 (0,02)	-	-
46-Iselica chilensis*	-	-	4,08 (4,7)	0,028 (0,04)	-	-

TABLA 1 (continuación)

Taxa	El Lenguado		El Way		El Edén	
	Densidad (ind m ⁻²)	Biomasa (g m ⁻²)	Densidad (ind m ⁻²)	Biomasa (g m ⁻²)	Densidad (ind m ⁻²)	Biomasa (g m ⁻²)
	Promedio (D.E.)	Promedio (D.E.)	Promedio (D.E.)	Promedio (D.E.)	Promedio (D.E.)	Promedio (D.E.)
ANNELIDA (POLYCHAETA)						
47- <i>Lumbrineris</i> sp.	34,69 (43,38)	4,31 (4,96)	168,0 (150,8)	23,65 (33,1)	69,38 (4,71)	14,93 (3,93)
48- <i>Hydroides chilensis</i> *	24,48 (21,07)	1,74 (2,01)	73,46 (83,5)	2,591 (4,08)	14,28 (10,27)	0,36 (0,02)
49- <i>Typosyllis</i> sp.	16,32 (23,08)	1,24 (1,75)	70,74 (24,9)	0,668 (1,07)	40,81 (48,97)	2,61 (5,00)
50- <i>Cirratulus</i> sp.	8,16 (16,32)	0,86 (1,73)	102,04 (65,8)	0,118 (0,14)	153,0 (152,4)	1,12 (2,19)
51- <i>Dahousiella</i> sp.	16,32 (23,08)	1,44 (2,74)	-	-	30,61 (13,94)	0,79 (0,93)
52- <i>Nereis grubei</i>	357,1 (219,2)	62,61 (52,86)	679,5 (786,0)	37,11 (21,7)	171,4 (43,19)	17,16 (3,68)
53- <i>Naineris</i> sp.	8,16 (11,54)	3,2 (4,75)	2,04 (4,08)	0,01 (0,03)	14,28 (16,82)	2,06 (4,09)
54- <i>Pherusa</i> sp.	14,28 (7,81)	0,06 (0,07)	28,5 (16,82)	3,565 (3,79)	-	-
55- <i>Nereis callaona</i>	55,10 (110,2)	9,31 (18,62)	73,4 (120,5)	4,752 (5,24)	230,6 (279,9)	29,1 (42,88)
56- <i>Halosydna</i> sp.	26,53 (21,46)	2,62 (5,09)	87,7 (153,9)	0,495 (0,53)	2,04 (4,08)	0,05 (0,01)
57- <i>Pseudonereis gallapagensis</i>	55,10 (50,48)	8,61 (7,04)	365,3 (393,7)	51,55 (44,9)	142,85 (79,5)	19,73 (7,43)
58- <i>Perinereis falklandica</i>	2,04 (4,08)	0,07 (0,14)	2,04 (4,08)	0,16 (0,32)	-	-
59- <i>Spirorbidae</i> indet.*	24,48 (48,97)	2,04 (4,08)	-	-	-	-
60- <i>Marphysa</i> sp.	-	-	2,04 (4,08)	0,02 (0,04)	4,08 (4,71)	0,02 (0,02)
61- <i>Typosyllis magdalena</i>	-	-	12,24 (24,4)	0,011 (0,02)	12,24 (24,48)	2,54 (5,08)
62- <i>Cirrifornia</i> sp.	-	-	30,61 (39,0)	0,013 (0,01)	6,12 (12,24)	0,51 (1,02)
63- <i>Hemipodus</i> sp.	-	-	4,08 (8,16)	0,065 (0,13)	34,69 (24,37)	4,27 (4,31)
64- <i>Phragmatopoma moerchi</i> *	-	-	28,5 (38,57)	0,672 (0,98)	-	-
65- <i>Syllidae</i> indet.	112,24 (52,6)	1,58 (1,94)	63,2 (56,70)	0,046 (0,04)	32,65 (65,30)	1,19 (2,38)
ARTHROPODA (CRUSTACEA)						
Decapoda						
66- <i>Allopetrolisthes angulosus</i> *	506,1 (157,8)	130,80 (30,82)	418,3 (334,1)	49,49 (40,2)	242,8 (88,5)	40,53 (17,24)
67- <i>Petrolisthes violaceus</i> *	-	-	32,6 (65,30)	8,644 (17,2)	22,4 (27,78)	4,58 (5,34)
68- <i>Petrolisthes granulatus</i> *	10,20 (15,45)	2,52 (5,04)	-	-	4,08 (8,16)	1,02 (2,04)
69- <i>Acanthocyclus gayi</i>	2,04 (4,08)	3,20 (6,40)	4,08 (8,16)	3,010 (6,02)	4,08 (8,16)	4,72 (9,44)
70- <i>Pisoides edwarsi</i>	2,04 (4,08)	1,45 (2,90)	-	-	2,04 (4,08)	0,12 (0,25)
71- <i>Acanthonix petiveri</i>	8,16 (11,54)	2,89 (3,62)	-	-	6,12 (7,81)	0,09 (0,16)
72- <i>Pilumnoides perlatus</i>	2,04 (4,08)	0,03 (0,09)	-	-	-	-
73- <i>Paraxanthus berbiger</i>	20,40 (24,48)	10,64 (12,57)	16,32 (32,6)	2,521 (5,04)	4,08 (8,16)	4,80 (9,60)
74- <i>Gaudichaudia gaudichaudi</i>	28,57 (25,38)	10,77 (9,00)	30,61 (10,02)	4,793 (3,72)	22,44 (24,37)	6,62 (8,65)
75- <i>Pagurus villosus</i>	4,08 (8,16)	1,82 (3,65)	-	-	12,24 (14,13)	1,84 (3,40)
76- <i>Synalpheus spinifrons</i>	-	-	-	-	8,16 (16,32)	6,55 (13,11)
77- <i>Pagurus edwarsii</i>	4,08 (8,16)	2,29 (4,58)	-	-	6,12 (7,81)	1,19 (2,15)
78- <i>Betaeus emarginatus</i>	20,40 (19,43)	9,75 (7,00)	36,73 (16,9)	5,302 (9,34)	4,08 (4,71)	0,01 (0,02)
Amphipoda						
79- <i>Hyale media</i>	1424,4 (479)	22,28 (15,40)	1206,1 (878,4)	19,61 (10,0)	879,5 (442,5)	18,49 (6,54)
80- <i>Jassa</i> sp.	130,61 (66,6)	1,55 (3,08)	132,6 (106,7)	0,022 (0,01)	283,6 (128,6)	0,22 (0,39)
81- <i>Hyale rubra</i>	175,5 (120,2)	2,08 (4,05)	-	-	126,5 (55,9)	0,03 (0,03)
82- <i>Hyale grandicormis</i>	79,59 (50,92)	0,28 (0,28)	2,0 (4,08)	0,04 (0,08)	114,2 (104,7)	0,05 (0,09)
83- <i>Ahora typica</i>	8,16 (16,32)	0,93 (1,86)	124,4 (120,2)	1,144 (1,97)	-	-
84- <i>Elasmopus chilensis</i>	16,32 (19,99)	1,04 (2,07)	83,6 (167,3)	0,195 (0,24)	-	-
Isopoda						
85- <i>Jaeropsis</i> sp.	22,44 (16,82)	0,02 (0,03)	-	-	24,48 (9,42)	0,02 (0,03)
86- <i>Dynamenella</i> sp.	261,2 (231,7)	4,58 (5,65)	189,7 (74,63)	7,965 (10,4)	246,9 (85,19)	5,69 (3,08)
87- <i>Tanaidacea</i>	120,4 (148,3)	0,20 (0,14)	2,04 (4,08)	0,08 (0,01)	116,3 (23,08)	0,04 (0,05)
Cirripedia						
88- <i>Balanus laevis</i> *	2,04 (4,08)	0,03 (0,05)	-	-	2,04 (4,089)	0,05 (0,011)
89- <i>Verruca laevigata</i> *	-	-	-	-	12,24 (24,48)	2,97 (5,95)
Insecta						
90- <i>Chironomidae</i> larvas y pupas	132,65 (03,3)	0,12 (0,21)	712,2 (205,8)	2,185 (3,60)	18,36 (10,27)	0,01 (0,01)
ECHINODERMATA						
Asteroidea						
91- <i>Heliasther helianthus</i>	-	-	2,040 (4,0)	4,752 (77,5)	4,08 (4,71)	29,36 (39,54)
92- <i>Patiria chilensis</i>	-	-	-	-	8,16 (6,66)	7,14 (8,90)
Holothuroidea						
93- <i>Patallus mollis</i>	4,08 (4,71)	7,09 (9,16)	-	-	6,12 (7,81)	42,39 (62,30)
Echinoidea						
94- <i>Tetrapygyus niger</i>	73,46 (126,1)	2,63 (5,08)	18,36 (26,9)	32,25 (44,4)	14,28 (16,82)	5,69 (6,65)
Ophiuroidea						
95- <i>Ophiactis kroeyeri</i>	42,85 (7,81)	9,00 (6,67)	12,2 (10,53)	0,150 (0,16)	36,73 (21,59)	5,55 (1,21)
CHORDATA (ASCIDIACEA)						
96- <i>Molgula ficus</i> *	2,04 (4,08)	0,06 (0,12)	46,9 (48,23)	16,05 (18,4)	16,32 (22,10)	4,67 (5,42)

destacaron el decápodo *Allopetrolisthes angulosus* (Guerin, 1835), con $130,80 \text{ g m}^{-2} (\pm 30,82 \text{ D.E.})$ y el gastrópodo *Concholepas concholepas* con $19,74 \text{ g m}^{-2} (\pm 28,17 \text{ D.E.})$ Para El Way, las especies que dominaron en biomasa fueron el poliqueto *Pseudonereis gallapagensis* (Kinberg, 1866), con $51,55 \text{ g m}^{-2} (\pm 44,9 \text{ D.E.})$ y el gastrópodo *Tegula atra* (Lesson, 1830) $8,788 \text{ g m}^{-2} (\pm 15,9 \text{ D.E.})$. Para El Edén, dominaron el gastrópodo *Concholepas concholepas*, con $66,7 \text{ g m}^{-2} (\pm 46,52 \text{ D.E.})$ y el poliqueto *Nereis callaona*, con $29,1 \text{ g m}^{-2} (\pm 42,88 \text{ D.E.})$ (Tabla 1).

Análisis de los índices de diversidad biológica

La familia de índices de diversidad utilizados mostraron que existe un patrón invariante en los atributos de la diversidad de macro-invertebrados asociados a las matrices de piures dentro del rango de distribución del piure en la Bahía de Antofagasta (Fig. 2). Aunque existen diferencias en el número de especies (riqueza), diversidad (Shannon-Weaver H') y de equidad ($E5$), estadísticamente no se detectaron diferencias significativas (ANDEVA, $P = 0,467$, $P = 0,422$, $P = 0,209$, respectivamente). Este patrón es consistente y no se modificó al integrar en un solo análisis a todos los índices de diversidad obtenidos para cada sitio (ANDEVA multivariado, Wilks'1 = 0,4, $F_{6,14} = 1,34$, $P = 0,304$).

Patrones de agregación espacial

El ADS (análisis de cluster en modo Q; Clarke & Peña 1988) realizado sobre la base de la matriz de abundancias de los taxa de invertebrados por sitio, mostró la formación de dos grupos definidos a un nivel de similitud del 60 % (Fig. 3). El primero está conformado por el sitio El Way (réplicas A), en el centro de la distribución de *P. praeputialis* dentro de la bahía, y el segundo está formado por la asociación de los sitios El Lenguado (réplicas B) y El Edén (réplicas C); estos últimos sitios cercanos a los ecotonos sur y norte de la bahía. El ACP realizado sobre la misma matriz de datos no transformados, en relación con los dos primeros ejes, que dan cuenta del 86,2 % de la varianza total, mostró un patrón de agregación similar al obtenido por el ADS (Fig. 4). A pesar que el primer eje no discrimina notoriamente las réplicas de los tres sitios, el segundo eje si discrimina (cuadrante superior derecho) la agrupación de las réplicas del sitio El Way (= A), respecto de las réplicas de los otros dos sitios (= B y C). El ACP realizado sobre la matriz de

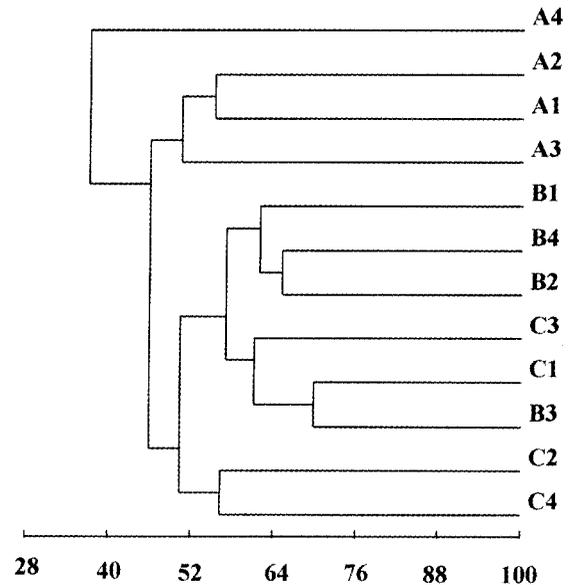


Fig. 3: Análisis de clasificación (= cluster) para las réplicas de los tres sitios estudiados: A = El Way; B = El Lenguado; C = El Edén.

Classification analysis (= cluster) for the replicates in the three sites studied: A = El Way; B = El Lenguado; C = El Edén.

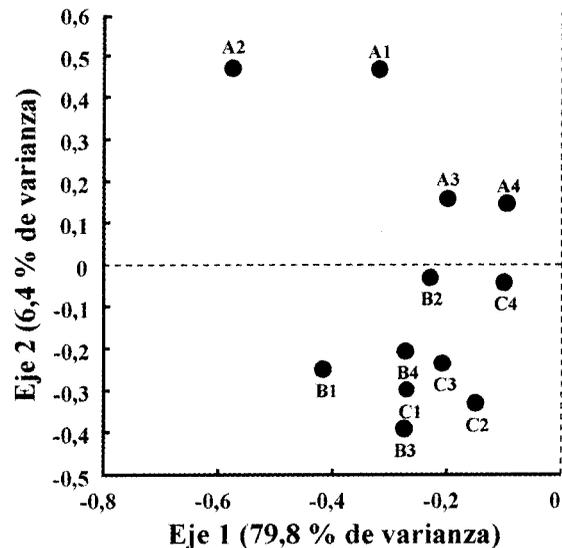


Fig. 4: Análisis de Componentes Principales para las réplicas dentro de los tres sitios estudiados: A = El Way; B = El Lenguado; C = El Edén.

Principal component analysis for the replicates in the three sites studied: A = El Way; B = El Lenguado; C = El Edén.

abundancias de taxa de macro-invertebrados, sin considerar el sitio, muestra que la mayoría de los taxa ($n = 92$) se encuentran agrupados en una nube de puntos localizada en torno a la intersección de los dos primeros ejes. Las especies *Hyale media* (Amphipoda) y *Nereis grubei* (Polychaeta) muestran una segregación a lo largo del primer eje del ACP (que explica el 54,3 % de la varianza total), respecto al resto de las especies (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Los resultados de los análisis de los mantos de *Pyura praeputialis* en la Bahía de Antofagasta en la zona intermareal media de su distribución vertical, con 100 % de cobertura, para los tres sitios de estudio muestran que no existen diferencias significativas en relación con las densidades de estos tunicados ($F_{2,9} = 0,25$, $P = 0,786$). El resultado concuerda con lo observado por Castilla et al. (2000), quienes, en un análisis independiente, no detectaron diferencias significativas en las densidades de esta especie de piure entre los sitios El Way y El Lenguado. Sin embargo en el presente estudio, el análisis estadístico de las estructuras de tallas, revela que existen diferencias significativas ($F_{2,822} = 4,58$, $P = 0,018$). La prueba a posteriori de Tukey muestra una asociación entre los sitios de estudio El Way y El

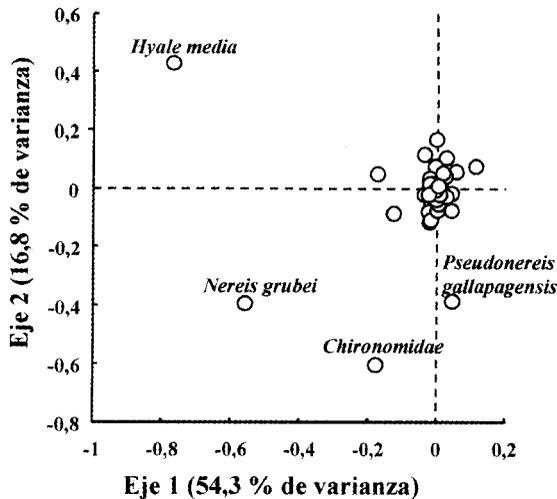


Fig.5: Análisis de Componentes Principales de los 96 taxa de macro-invertebrados, para los tres sitios estudiados. Noventa y dos de ellos se localizan en 0 (= cero) o en torno a 0, en la intersección de los ejes; cuatro taxa aparecen más segregados.

Principal component analysis for the 96 taxa of macro-invertebrates in the three sites studied. Ninety two taxa are located at or around the axes intersection; four taxa are segregated.

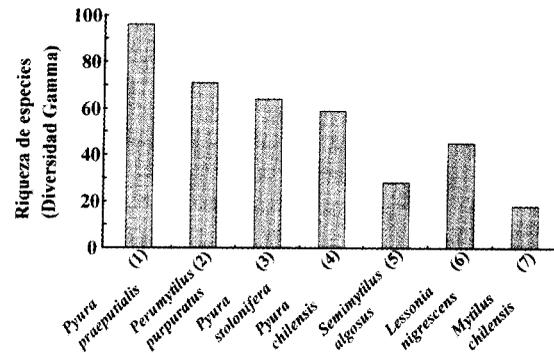


Fig. 6: Representación gráfica de las especies bioingenieras y diversidades gama de macro-invertebrados: (1) Cerda & Castilla (este trabajo), (2) Paredes & Tarazona (1980), (3) Fielding et al. (1994), (4) Zamorano & Moreno (1975), (5) Romo & Alveal (1977), (6) Vásquez & Santelices (1984), (7) López & Osorio (1977).

Graphic representation for ecosystem bio-engineer species and macro-invertebrate gama diversity: (1) Cerda & Castilla (this study), (2) Paredes & Tarazona (1980), (3) Fielding et al. (1994), (4) Zamorano & Moreno (1975), (5) Romo & Alveal (1977), (6) Vásquez & Santelices (1984), (7) López & Osorio (1977).

Lenguado, con tallas menores y separa al sitio El Edén, con tallas mayores. Este patrón podría ser explicado por la cercanía relativa entre sí de los sitios El Way con el Lenguado. Los resultados indican que no existen diferencias significativas entre los sitios de estudio en cuanto a los atributos comunitarios descritos por los índices de diversidad usados. Sin embargo, al analizar en forma multivariada los datos de segregación espacial, se sugieren patrones de agrupamiento que distinguen a los sitios localizados en torno a los ecotonos de la distribución de *P. praeputialis*: El Lenguado y El Edén, con respecto a El Way, localizado en el centro de la distribución de la especie dentro de la Bahía de Antofagasta (Fig 4). La diversidad específica gama de especies registrada en los bio-hábitat de mantos de *P. praeputialis* alcanzó 96 taxa de macro-invertebrados contenidos en nueve phyla. Un patrón similar, aunque de menor magnitud, fue descrito por Fielding et al. (1994) para la diversidad biológica de macro-invertebrados asociados a mantos intermareales de piures *P. stolonifera* en Natal, Sudáfrica, donde los autores registraron diversidades específicas gama de 64 taxa de macro-invertebrados, incluidos en 10 phyla. La diversidad biológica gama asociada a otras especies de tunicados, como en poblaciones submareales de *P. chilensis* en Valdivia, Chile (Zamorano & Moreno 1975) alcanza a 59 taxa de macro-invertebrados.

Los resultados de nuestro estudio sugieren que existe una invarianza respecto de los índices de diversidad biológica de macro-invertebrados alojados en mantos de *P. praeputialis* entre los tres sitios de estudios dentro de la Bahía de Antofagasta. Camus et al. (1994) trabajando en la zona de Iquique, norte de Chile (20°48' S, 70°11' O), en localidades intermareales rocosas que no presentan mantos de piures, también registraron una invarianza en la diversidad gama entre diferentes sitios de estudio para macro-algas y macro-invertebrados asentados directamente en el sustrato primario (roca). Camus et al. (1994) registraron una diversidad gama de 28 especies, lo que denota una notoria disminución respecto a la diversidad gama registrada en este estudio. El incremento de la diversidad gama en los mantos de piures de la Bahía de Antofagasta, respecto de aquella informada por Camus et al. (1994) para el mismo nivel intermareal en Iquique, es explicado por los bio-hábitat que genera la especie bio-ingeniera *P. praeputialis*.

Para los mantos intermareales de *P. praeputialis* de la Bahía de Antofagasta el aporte a la riqueza de invertebrados estuvo determinada mayoritariamente por gastrópodos, poliquetos, decápodos y bivalvos (Tabla 1); mientras que el componente de densidad estuvo mayormente dominado por: anfípodos 32,5 %; poliquetos 22,4 % y gastrópodos 10,2 % (valores promedios). Las especies más abundantes en promedio fueron el anfípodo *Hyale media* 1170 ind m⁻² y el poliqueto *Nereis grubei* 402,7 ind m⁻². En términos de la biomasa, los mayores aportes estuvieron dados por: decápodos, gastrópodos, poliquetos y antozoos. Estos resultados concuerdan con los taxa mayores informados por Fielding et al. (1994) para los bio-hábitat de *P. stolonifera* en Natal; pero difieren en los ordenamientos y secuencias. Dichos autores informan de representaciones máximas para poliquetos (35 %), gastrópodos (12 %) y anfípodos (10 %); destacándose como las especies más abundantes los poliquetos *Marphysa corallina* (Kinberg, 1865) con 195,7 ind m⁻², *Arabella mutans* (Chamberlin, 1919) con 42,6 ind m⁻² y *A. caerulea* (Schmarda, 1861) con 35,5 ind m⁻². Un aspecto contrastante entre los sitios estudiados en Antofagasta y Natal se refiere a la biomasa de macro-invertebrados. En los mantos de *P. praeputialis* de Antofagasta la biomasa húmeda promedio alcanza a 246,40 g m⁻²; mientras que en Natal alcanza a 366 g m⁻². En los mantos de piures de Antofagasta los mayores aportes en biomasa están dados por el decápodo *Allopetrolisthes angulosus* (73 g m⁻²), el murfido *Concholepas concholepas* (32,21 g m⁻²) y el poliqueto *Nereis grubei* (38,96 g m⁻²). En Natal

destacan los poríferos (254,27 g m⁻²) y el poliqueto *Marphysa corallina* (33,7 g m⁻²). Las similitudes en los taxa que aportan los diferentes componentes especie-específicos (riqueza, abundancia, biomasa) pueden ser la resultante de las heterogeneidades estructural que muestran los mantos de estas especies de tunicados. Por otra parte, las diferencias cuantitativas podrían relacionarse con el éxito evolutivo y ecológico que han tenido los diferentes taxa que usan los mantos de piures como hábitat y que han estado sujetas a diferentes regímenes históricos y biogeográficos (Paine & Suchanek 1983, Castilla & Guiñez 2000).

Existen otros antecedentes acerca de la riqueza de especies de macro-invertebrados asociadas a especies intermareales cuya bio-arquitectura esta dada por mantos tridimensionales (Alvarado & Castilla 1996, Guiñez & Castilla 1999), las que también son especies bio-ingenieras ecosistémicas. Por ejemplo, en Perú, Paredes & Tarazona (1980) informan que en las matrices de bivalvos intermareales *Perumytilus purpuratus* y *Semimytilus algosus* (Gould, 1850) la diversidad de macro-invertebrados alcanza un máximo de 71 taxa; López & Osorio (1977) indican que las matrices intermareales de *Perumytilus purpuratus* y *Mytilus chilensis* Hupe, 1854 en Chiloé (sur de Chile) contienen 18 taxa de macro-invertebrados. Romo & Alveal (1977) para Quintero, Chile, informan de un máximo de 28 taxa de macro-invertebrados para mantos de *Perumytilus purpuratus* y *Semimytilus algosus* (éste es un resultado que aparece como excesivamente reducido: N. Rozbaczylo comunicación personal). En el Perú el efecto de los mantos intermareales de mitílidos en la biodiversidad ha sido evaluado por Tokeshi & Romero (1995), quienes compararon la biodiversidad registrada sobre sustrato primario con aquella observada en mantos de *Semimytilus algosus*. Los resultados indican que ciertas especies de macro-invertebrados (e.g., poliquetos) sólo son capaces de ocurrir dentro de tales mantos, lo cual resulta en un incremento en la diversidad biológica. Por otra parte, Vázquez & Santelices (1984), para Los Molles, Chile, informaron sobre la presencia de 45 taxa de macro-invertebrados en discos intermareales de *Lessonia nigrescens* (Bory, 1826).

Sobre la base de la información presentada en este estudio, que muestra una elevada riqueza de taxa de macro-invertebrados asociados a los mantos de *P. praeputialis* en la de Bahía de Antofagasta, la que supera entre un 26–70 % lo informado por la literatura para diversidades específicas asociadas a otras especies bio-ingenieras (e.g., López & Osorio 1977, Romo & Alveal 1977, Vázquez & Santelices 1984, Lohse 1991,

Fielding et al. 1994, Thompson et al. 1997), sugerimos que dicho incremento en diversidad destaca a la matriz de *P. praeputialis* como una de las especies intermareales bio-ingenieras autogénicas más resaltantes en Chile y probablemente en el mundo (Fig. 6). Adicionalmente, en los mantos del piure de Antofagasta, se generan redes de galerías que retienen sedimentos, detritus y posiblemente regulan el flujo del agua, creando así un ambiente adecuado para alojar organismos filtradores. Por ejemplo, para el caso de Antofagasta se detectaron 23 especies de macro-invertebrados filtradores (Tabla 1). Adicionalmente, es posible que estos tipos de refugios espaciales de micro-hábitat, como los que ofrecen los mantos de *P. praeputialis*, juegan roles importantes en las interacciones biológicas, como las de depredación y/o competencia, lo cual podría tener consecuencias sobre la estructura comunitaria. Finalmente, en Antofagasta el bio-hábitat de *P. praeputialis* se presenta como un sitio de reclutamiento y de asentamiento para diferentes etapas del ciclo de vida de organismos bentónicos (i.e., estados juveniles). En los mantos de piures estudiados en este trabajo numerosas especies de macro-invertebrados sólo fueron registradas en estado juvenil: *Scurria variabilis* (Sowerby, 1839), *S. scurra* (Lesson, 1830), *S. parasitica* (Orbigny, 1841), *S. zebrina* (Lesson, 1831), *Concholepas concholepas*, *Perumytilus purpuratus*, *Semimytilus algosus*, *Marphysa sp.*, *Allopetrolisthes angulosus*, *Heliaster helianthus* (Lamarck, 1816), *Tetrapyrgus niger* (Molina, 1872) y *Patallus mollis* Selenka, 1868. Así, estos mantos pueden estar jugando un rol mecánico para la protección de los primeros estadios de vida de diferentes macro-invertebrados, por ejemplo en relación con protección contra el impacto del oleaje y la desecación. Por lo tanto, las matrices de bio-ingenieros, como *P. praeputialis*, podrían estar regulando no sólo diversidades específicas locales, sino que también dando servicios al ecosistema como sitios de asentamiento y reclutamiento para diferentes especies.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de la Tesis para obtener el grado de Biólogo Marino, Universidad Arturo Prat, de Mauricio Cerda. Agradecemos el permanente apoyo brindado por Minera Escondida Limitada a través del Convenio de investigación con la P. Universidad Católica de Chile. Además, el trabajo es parte del Proyecto de la Cátedra Presidencial en Ciencias de J. C. Castilla (1997). Reconocemos el apoyo financiero adicional de la

Fundación Andrew Mellon (Convenio F. Mellon-PUC a JCC y SN). Nuestros sinceros agradecimientos a la profesora Marcela Clarke, Universidad de Antofagasta, por el permanente apoyo profesional para la identificación de material biológico. Además, a los siguientes taxónomos: Exequiel González (anfípodos), Carmen Espoz (gastrópodos), Cecilia Osorio (bivalvos), Alberto Carvacho (isópodos), Nicolás Rozbaczylo (poliquetos) y Marcela Clarke (tunicados). Un agradecimiento especial a nuestros amigos del "Proyecto Piure": Nelson Lagos, Jorge Alvarado, Ricardo Guíñez, Verónica Ortiz, Cristián Pacheco, Malva Uribe, Manuel Varas, Raquel Pinto y Andrés Caro. Las sugerencias de dos revisores anónimos son agradecidas.

LITERATURA CITADA

- ALVARADO JL & JC CASTILLA (1996) Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 133: 135-141.
- ARCHAMBAULT P & E BOURGET (1996) Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136: 111-121.
- BERTNESS MD, SD GAINES & SM YEH (1998) Making mountains out of barnacles: the dynamics of acorn barnacle hummocking. *Ecology* 79: 1382-1394.
- BRAUN-BLANQUET J (1951) Sociología vegetal: estudio de las comunidades vegetales. Acme Agency, Buenos Aires, Argentina. 444 pp.
- CAMUS PA, EO VÁSQUEZ, EO GONZÁLEZ & LE GALAZ (1994) Fenología espacial de la diversidad intermareal en el norte de Chile: patrones comunitarios de variación geográfica e impacto de los procesos de extinción-recolonización post El Niño 82/83. *Medio Ambiente (Chile)* 12: 57-68.
- CAMUS PA (1998) Estructura espacial de la diversidad en ensambles sésiles del intermareal rocoso de Chile centro-norte: la diversidad local como resultado de determinantes de multiescala. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 260 pp.
- CARLIGREN O (1959) *Corrallimorpharia* and *Actinaria* with description of a new genus and species from Peru. Reports of the Lund University Chile Expedition (38). 98 pp.
- CASTILLA JC (1998) Las comunidades intermareales de la Bahía de Antofagasta. Estudios de Línea Base y el Programa Ambiental de Minera Escondida Ltda. en punta Coloso. En: Arcos D (ed) *Minería del cobre, ecología y ambiente costero: el caso de Minera Escondida Ltda.*: 191-214.
- CASTILLA JC (1981) Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 190-215.

- CASTILLA JC & LR DURÁN (1989) Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology* 103: 555-562.
- CASTILLA JC, R GUIÑEZ, J ALVARADO, C PACHECO & M VARAS (2000) Distribution, population structure, population biomass and morphological characteristics of the tunicate *Pyura stolonifera* (Heller, 1878) in the Bay of Antofagasta, Chile. *PSZNI: Marine Ecology* 21: 161-174.
- CASTILLA JC & A CAMAÑO (en prensa) El piure de Antofagasta, *Pyura praeputialis* (Heller, 1878): un competidor dominante e ingeniero de ecosistema. En: Alveal K & T Antezana (eds) *Sustentabilidad de la biodiversidad: 707-717*. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- CASTILLA JC & R GUIÑEZ (2000) Disjoint geographical distribution of intertidal and nearshore benthic invertebrates in the southern hemisphere. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 585-603.
- CERDA M (1998) Variación de la estructura poblacional espacio- temporal (verano-invierno) de la estructura poblacional de *Pyura praeputialis* en la zona intermareal de Antofagasta, (23°42' S; 70°27' W). Seminario para optar al grado de Licenciado en Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile. 45 pp.
- CHIRICHIGNO N (1970) Lista de crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda), con datos de su distribución geográfica. *Informativo Instituto del Mar Perú-Callao* 35: 1-95.
- CLARKE M & R PEÑA (1988) Zonación de la macrofauna en una playa de arena del norte de Chile. *Estudios Oceanológicos (Chile)* 7: 17-31.
- CLARKE M, V ORTIZ & JC CASTILLA (1999) Does early development of the Chilean tunicate *Pyura praeputialis* Heller, 1878 explain the restricted distribution of the species? *Bulletin of Marine Science* 65: 745-754.
- CLIVE J, H LAWTON & M SHACHAK (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- COE WR (1940) Revision of the nemertean fauna of the Pacific coasts of north, central and northern South America. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 2. 144 pp.
- DALBY JE Jr (1997) Dimorphism in the ascidian *Pyura stolonifera* near Melbourne, Australia, and its evaluation through field transplant experiments. *Marine Ecology Progress Series* 18: 253-271.
- DURÁN LR & JC CASTILLA (1985) Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45: 391-399.
- FAIRWEATHER PG (1991) A conceptual framework for ecological studies of coastal resources: an example of a tunicate collected for bait on Australian seashores. *Ocean and Shoreline Management* 15: 125-142.
- FARIÑA JM (2000) Estructura y organización de comunidades intermareales afectadas por contaminantes derivados de la minería del cobre: importancia relativa de los procesos biológicos de producción y consumo. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 285 pp.
- FAULCHALD K (1973) The polychaete worms. Definitions and keys to the Orders, Families and genera. *Natural History Museum of the Angeles County*. 166 pp.
- FIELDING P, K WEERTS & T FORBES (1994) Macro-invertebrate communities associated with intertidal and subtidal beds of *Pyura stolonifera* (Heller) (Tunicata: Ascidiacea) on the Natal coast. *South Africa Journal of Zoology* 29: 46-51.
- GAUCH HG (1982) *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, New York, New York. 298 pp.
- GEE JM & RM WARWICK (1994) Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 178: 247-259.
- GUILER ER (1959) Intertidal belt-forming species on the rocky coast of northern Chile. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 33-58.
- GUIÑEZ R & JC CASTILLA (1999) A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *American Naturalist* 154: 341-357.
- GUIÑEZ R & JC CASTILLA (2001) Allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology* 82: 2331-2341.
- GUTIÉRREZ JE & JE LAY (1965) Observaciones biológicas en la población de *Pyura chilensis* (Molina 1782) en Antofagasta (Urochordata, Ascidiacea, Pyuridae). *Estudios Oceanológicos (Chile)* 1: 1-9.
- HACKER SD & SD GAINES (1997) Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- HARTMANN-SHRÖDER G (1962) Zweiter Beitrag zur Polychaeten fauna von Perú. *Kieler Meeresforsch* 18: 109-147.
- HAIG J (1960) The Porcellanidae (Crustacea Anomura) of the Eastern Pacific. *Allan Hancock Pacific Expedition* 24: 1-440.
- HILL MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- JONES CG, JH LAWTON & M SHACHAK (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- JONES CG, JH LAWTON & M SHACHAK (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- KAREIVA PM & MD BERTNESS (1997) Re-examining the role of positive interactions in communities. *Bulletin of the Ecological Society of America* 78: 1945.
- KEEN AM (1971) *Sea shells of tropical West American*. Stanford University Press, Stanford, California. 1064 pp.
- KOTT P (1985) The Australian Ascidiacea: Part I, Phlebobranchia and Stolidobranchia. *Memoirs of the Queensland Museum* 23: 1-440.
- KOTT P (1997) Tunicates (Sub-Phylum Tunicata). En: Shepperd SA & M Davies (eds) *Marine invertebrates of south Australia, Part III. Series: Handbook of the Flora and Fauna of South Australia*. SARDI Aquatic Sciences, Adelaide, Australia. 455 pp.

- KOTT (1998) Tunicata. En: Wells A & WWK Houston (eds) Zoological catalogue of Australia. Volume 34. Hemichordata, Tunicata, Cephalochordata: 265-292. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia: 51-252, 259-261.
- LAWTON JH (1994) What species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- LOHSE DP (1993) The importance of secondary substratum in a rocky intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 166: 1-17.
- LÓPEZ M & C OSORIO (1977) Diversidad biológica en la comunidad intermareal de Putemún. Chiloé. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 51: 123-127.
- LUDWING JA & JF REYNOLDS (1988) Statistical ecology. a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York, New York. 375 pp.
- MARINCOVICH L (1973) Intertidal mollusks of Iquique, Chile. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 16: 1-49.
- MENZIES RJ (1962) The zoogeography, ecology and systematic of the Chilean marine Isopods. Reports of the Lund University Chile Expeditions (1948-49) 42: 1-162.
- MÉNDEZ M (1981) Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustácea: Decápoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Boletín Instituto del Mar Perú, Callao, Perú* 5: 1-170.
- MCLEAN JH (1984) Systematic of *Fissurella* in the Peruvian and Magellanic faunal provinces (Gastropoda: Prosobranchia). *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 354: 1-69.
- OLIVA D & JC CASTILLA (1986) The effect of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of central Chile. *PSZNI: Marine Ecology* 7: 201-217.
- OSORIO C & N BAHAMONDE (1970) Lista preliminar de lamelibranchios de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 31: 185-256.
- PAINE RT & TH SUCHANEK (1983) Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants; a tunicate-mussel comparison. *Evolution* 37: 821-831.
- PAREDES C & J TARAZONA (1980) Las comunidades de mitflidos del mediolitoral rocoso del Departamento de Lima. *Revista Peruana Biológica* 2: 59-72.
- RAMÍREZ ME & O MENA (1984) Distribución, abundancia y estructura de las comunidades de algas que crecen sobre *Pyura praeputialis* Heller, 1878 en Caleta Coloso (Antofagasta). *Revista Chilena de Historia Natural* 40: 7-21.
- RAMORINO M (1968) Pelecypoda del fondo de la Bahía de Valparaíso. *Revista de Biología Marina (Chile)* 3: 175-285.
- ROMO H & K ALVEAL (1977) Las comunidades del litoral rocoso de Punta Ventanilla, Bahía de Quintero-Chile. *Gayana Miscelánea (Chile)* 6: 1-41.
- ROZBACZYLO N & J BOLADOS (1980) Nereidos de Iquique, Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 37: 205-224.
- SANCHEZ M & H MORETTO (1984) Redescription of the Heteronemertean *Linneus atrocaeruleus* (Schmarda, 1854). *Zoology Scripta* 3: 183-188.
- SANTELICES B (1980) Muestreo cuantitativo de comunidades intermareales de Chile central. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 13: 413-424.
- SANTELICES B (1981) Perspectiva de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. I. Cinturones de Macroalgas. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 175-189.
- SANTELICES B (1989) Algas marinas de Chile. Distribución. Ecología. Utilización. Diversidad. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 399 pp.
- SHANNON C & W WEAVER (1963) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. 177 pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. Second edition. W. H. Freeman Press, San Francisco, California. 455 pp.
- TOKESHIM & L ROMERO (1995) Filling a gap: dynamics of space occupancy on a mussel-dominated subtropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 199: 167-176.
- THOMSON RC, BJ WILSON, ML TOBIN, AS HILL & SJ HAWKINS (1996) Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202: 73-84.
- VÁSQUEZ J & B SANTELICES (1984) Comunidades de macro invertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 131-154.
- ZAMORANO J & C MORENO (1975) Comunidades bentónicas del sublitoral rocoso de Bahía Corral. I. Area mínima de muestreo y descripción cuantitativa de la asociación de *Pyura chilensis* Molina. *Medio Ambiente (Chile)* 1: 58-66.

Editor Asociado: P. Camus

Recibido el 30 de noviembre de 2000; aceptado el 4 de septiembre de 2001