

Patrones asociados a la conducta de desplazamiento local en *Phymactis clematis* Drayton (Anthozoa: Actiniidae)

Patterns of local movement behavior in *Phymactis clematis* Drayton (Anthozoa: Actiniidae)

MARCELO M. RIVADENEIRA¹ & EDUARDO OLIVA²

¹Pontificia Universidad Católica de Chile, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Casilla 114-D, Santiago, Chile; e-mail: mrivadeneira@genes.bio.puc.cl

²Universidad Arturo Prat, Departamento de Ciencias del Mar, Casilla 121, Iquique, Chile

RESUMEN

Phymactis clematis Drayton es la especie de actinia más abundante y una de las que alcanza mayor tamaño en la costa de Sudamérica. Al igual que en otras especies de actinias, los adultos de la especie poseerían una activa capacidad de realizar desplazamientos locales. Sin embargo estos no han sido adecuadamente descritos, desconociéndose los factores causales. En este trabajo pretendemos describir algunos patrones básicos asociados a la conducta de desplazamiento local en *P. clematis*, evaluados indirectamente a partir de la presencia de halos de roca desnuda alrededor de los individuos en dos sitios intermareales rocosos en la costa del norte de Chile (Cavanca y Colorado Chico). Los desplazamientos fueron más frecuentes y de mayor intensidad en Colorado Chico, donde más del 50 % de los individuos evidenciaron desplazamientos, aunque generalmente no superaron los 60 mm de extensión. En Colorado Chico, los desplazamientos ocurrieron principalmente en individuos con diámetro pedal superior a 40 mm, mientras que la intensidad de éstos decrecería con el tamaño. Discutimos que las causas del mayor desplazamiento de individuos en Colorado Chico podrían estar asociadas a la mayor abundancia y menor espaciado entre los individuos, los cuales derivarían en una interferencia física entre los individuos. De este modo sugerimos que los patrones asociados al tamaño de los individuos emergerían secundariamente, siendo supeditados al nivel de abundancia local. A pesar de que los desplazamientos de *P. clematis* en Colorado Chico ocurren en general a una escala de unos pocos centímetros, tendrían un efecto significativo en el espaciado interindividual, incrementando en promedio la distancia al vecino más próximo. Se plantea la posibilidad de que los desplazamientos locales serían un mecanismo efectivo de reducción de la competencia intraespecífica en *P. clematis*.

Palabras clave: *Phymactis clematis*, actinias, desplazamientos locales, distancia al vecino más próximo, intermareal rocoso.

ABSTRACT

Phymactis clematis Drayton is the most abundant and one of the largest species of sea anemone along the South American coast. Likewise other sea anemone species, the adults of the *P. clematis* would have an active ability to make local movements. However, these have not been properly described, and causal factors are unknown. In this work we try to describe some of the basic patterns associated to the local movement behavior in *P. clematis*, assessed indirectly from the presence of bare rock halos around individuals in two rocky intertidal sites in the coast of northern Chile (Cavanca and Colorado Chico). Movements were more frequent and had a higher intensity at Colorado Chico, where over 50 % of individuals showed movements, although they were mainly lower than 60 mm in length. At Colorado Chico, movements would occur in individuals larger than 40 mm of pedal diameter, whereas their intensity would decrease with body size. We discussed that causes of higher movement activity at Colorado Chico could be associated to the higher abundance and lower inter-individual spacing, which would produce physical interference among individuals. In this way, we suggested that the patterns associated to the individual's body size would arise secondarily, being dependent on the levels of local abundance. Despite local movements of *P. clematis* at Colorado Chico occurred at a scale of a few centimeters, they could be affecting significantly the inter-individual spacing, increasing the average nearest neighbor distance. We argue that local movements could be an effective mechanism reducing the intraspecific competition in *P. clematis*.

Key words: *Phymactis clematis*, sea anemones, local movements, nearest neighbor distance, rocky intertidal.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de los sistemas intermareales rocosos de Chile continental, *Phymactis clematis* (Drayton) es la especie de actinia más abundante

(Calgren 1959, Viviani 1975) y una de las que alcanza mayor tamaño (Sebens & Paine 1978). La especie se distribuye geográficamente en el Pacífico oriental desde el Golfo de California hasta Tierra del Fuego, incluyendo el Archipiélago de

Juan Fernández e Isla de Pascua (Carter 1965, Sebens & Paine 1978, Brattström & Johanssen 1983) llegando hasta el área de Mar del Plata en el Atlántico suroccidental (Zamponi 1977).

Phymactis clematis posee una activa capacidad de desplazamiento (Viviani 1975, Brace 1981), al igual que otras especies de actinias (Sebens 1981, 1982b). En función a la escala espacio-temporal de duración e intensidad, los desplazamientos locales de *P. clematis* pueden ser clasificados en dos tipos: (a) actividad de desplazamiento de largo plazo o migracional, y (b) actividad de desplazamiento local o de corto plazo. La escala de largo término involucra un proceso de migración espacial de los individuos juveniles desde sus microhábitats de asentamiento larval y desarrollo juvenil como discos de *Lessonia nigrescens* Bory (Cancino & Santelices 1984, Vásquez & Santelices 1984), bancos de mitílidos (Viviani 1975, Cancino & Santelices 1984), y zonas medias del intermareal (Viviani 1975, Stotz 1979) hacia microhábitats adultos, en niveles inferiores y expuestos del intermareal (Sebens & Paine 1978), un proceso también observado en otras especies (Sebens 1981, 1982b). Sin embargo, a diferencia de lo observado en algunas especies de pateláceos (Branch 1975), este desplazamiento migracional no sería un mecanismo de reducción de la competencia intraespecífica entre adultos y juveniles, sino que más bien parecería responder a cambios ontogénicos en los requerimientos fisiológicos de los individuos (Rivadeneira 1996). Los desplazamientos locales, por su parte, ocurrirían a una escala espacio-temporal reducida, de unos pocos centímetros y probablemente de minutos de duración (M. Rivadeneira observaciones personales) y son realizados generalmente de noche y durante los períodos de marea baja (Viviani 1975).

Los desplazamientos locales a corto plazo en actinias han sido asociados a diversos factores ambientales. Tradicionalmente se han vinculado a respuestas de escape frente a agresiones alogénicas (i.e., agresión interclonal; Francis 1973, Ottaway 1978, Brace 1981, Brace & Reynolds 1989, Ayre & Grosberg 1995, 1996). De igual forma, se ha demostrado que eventos de perturbación (Ottaway 1978, Pineda & Escofet 1989) y estrés físico (ver referencias en Sebens

1981, 1982b) gatillarían respuestas de escape por parte de los individuos.

En el caso de *P. clematis*, los desplazamientos locales han sido vinculados principalmente a un mecanismo de reducción de la competencia intraespecífica (Sebens & Paine 1978), aunque en un sentido intraclonal (i.e., no limitado exclusivamente a líneas de batalla interclonales). Dado que los hábitos de alimentación de las actinias están estrechamente relacionados con la superficie corporal de captura de los individuos (Sebens 1979, 1982a) resulta vital un adecuado aprovechamiento del espacio disponible entre los individuos para reducir la interferencia entre coronas tentaculares. De ser efectivo, dicho mecanismo debería ser capaz de regular eficazmente el espaciamiento de los individuos de *P. clematis*. Sin embargo, no existen estudios previos que permitan caracterizar adecuadamente patrones de desplazamiento local en *P. clematis* y su asociación con el espaciamiento interindividual. Ciertamente esta situación se inserta en el marco de una profunda carencia de estudios de la anemofauna en Chile.

En el presente trabajo caracterizamos mediante un experimento natural patrones de desplazamiento local de *P. clematis*. Específicamente evaluamos: (a) variaciones entre sitios en la ocurrencia e intensidad de los desplazamientos locales; (b) la relación de los desplazamientos con el tamaño corporal de los individuos; (c) la relación entre los desplazamientos y el espaciamiento de los individuos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

El estudio fue llevado a cabo durante el verano de 1996, en las localidades de Punta Cavanha (20° 14' S) y Colorado Chico (20° 18' S), en el litoral de Iquique, norte de Chile. Ambos sitios poseen similares características morfológicas, y están conformados por plataformas rocosas de baja pendiente (< 10°) y expuestas al oleaje. La estructura de la comunidad bentónica también es similar entre sitios, aunque ésta refleja los notables cambios que han ocurrido en el sistema intermareal rocoso del norte de Chile en las últimas dos décadas. Los intensos eventos El Niño acontecidos en 1982-1983 y 1997-1998 generaron a lo largo de la costa norte de Chile extinciones locales masivas de la macroalga parda *L. nigrescens* y del mitílido *Perumytilus purpuratus* Lamarck (Soto 1985, Tomacic 1985, Oliva & Rivadeneira 1998¹), dominadores habituales del sistema intermareal rocoso de la zona centro-sur de Chile

¹ OLIVA E & M RIVADENEIRA (1998) Evaluación de los efectos del fenómeno el Niño 1997-1998 sobre *Lessonia nigrescens* (Bory, 1826) en Mejillones del Norte, Chile (19°48'S; 70°09'W). Libro de resúmenes XVIII Congreso de Ciencias del Mar, Chile.

(Castilla 1981, Santelices 1990). Tras la pérdida del cinturón de *Lessonia* en extensas zonas del litoral norte, el nivel intermareal inferior ha sido dominado por algas calcáreas crustosas (Meneses 1993), decreciendo notoriamente la diversidad de especies en el nivel bajo del intermareal (Camus et al. 1994). En ciertos sitios donde *Lessonia* ha desaparecido y paralelamente han persistido parches de *Perumytilus*, se han establecido poblaciones adultas de *P. clematis*, llegando a constituir un fuerte co-dominador del nivel intermareal inferior junto con la costra de algas calcáreas (Rivadeneira 1998). En este sentido, los sitios de estudio fueron escogidos intencionalmente debido a la alta abundancia de *P. clematis*. No obstante, se registran diferencias significativas en la abundancia y tamaño corporal de *P. clematis* entre ambos sitios (Tabla 1), siendo Colorado chico la localidad donde se alcanzan las mayores densidades (prueba t de Student, $t_{58} = 13,3$, $P < 0,001$), cobertura de sustrato primario (prueba t de Student, $t_{58} = 13,5$, $P < 0,001$) y diámetro pedal máximo (prueba t de Student, $t_{276} = -8,76$, $P < 0,001$). El estudio se centra exclusivamente en el morfo rojo/verde de *P. clematis*, dominante casi exclusivo en ambos sitios al igual que en la mayor parte de la costa de Chile (Guiler 1959, Carter 1965, Sebens & Paine 1978, Rivadeneira 1996).

Obtención de los datos

El estudio fue orientado al segmento adulto de la población (i.e., individuos con diámetro pedal > 20 mm; Excoffon & Zamponi 1991) presente en la banda intermareal inferior. Los datos fueron tomados mediante registro fotográfico, con un total de 20-30 registros por sitio. En cada registro se efectuaron las siguientes mediciones (Fig. 1): (a)

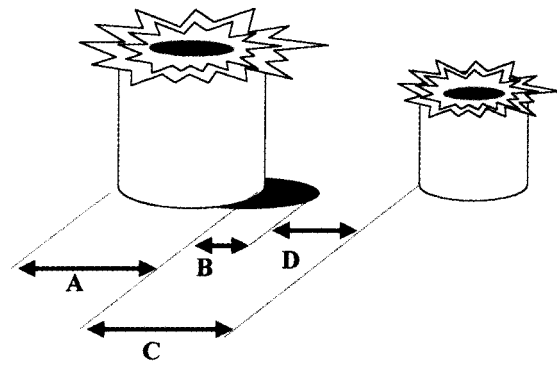


Fig. 1: Representación esquemática de las mediciones realizadas en los individuos de *P. clematis*: (A) diámetro pedal máximo, (B) longitud máxima del halo de roca desnuda, (C) distancia al vecino más próximo después del desplazamiento, y (D) distancia al vecino más próximo antes del desplazamiento.

Sketch of the measures performed on individuals of *P. clematis*: (A) maximum pedal diameter, (B) maximum longitude of bare rock halos, (C) distance to the nearest neighbor after moving, and (D) distance to the nearest neighbor before moving.

tamaño corporal de cada individuo a partir de su diámetro pedal máximo (DPM en adelante); (b) la presencia y longitud máxima de halos de roca desnuda circundantes a cada individuo. Estos halos fueron fácilmente visibles debido al fuerte contraste en coloración de las actinias respecto del alga calcárea incrustante, los cuales son análogos a los 'jardines' descritos en patelogastrópodos (Branch 1975); (c) la distancia de cada individuo a su vecino más próximo, entre bordes pedales (DVP en adelante); y (d) la distancia del borde del halo de roca desnuda hacia el individuo vecino más próximo.

TABLA 1

Patrones inter-sitio de variación de la abundancia y tamaño corporal de *P. clematis*. La abundancia se evaluó en términos de densidad y porcentaje medio de cobertura de sustrato primario. El tamaño corporal fue medido como el diámetro pedal máximo (DPM), indicando el promedio y el rango de variación. La densidad de individuos y porcentaje de cobertura fueron estimados mediante 30 lances aleatorios en cuadrantes de $0,25 \text{ m}^2$ con 100 puntos de reticulado. Entre paréntesis se indican los valores de desviación estándar asociados

Inter-site patterns of variation in the abundance and body size of *P. clematis*. Abundance was assessed as density of individuals and cover percentage of primary substrate. Body size was measured as the maximum pedal diameter, indicating the average and range of values. Density of individuals and cover percentage were estimated using 30 random replicates in 0.25 m^2 quadrants with 100 intersections. Standard deviations are showed in parentheses

Sitio	Densidad (ind m^{-2})	Cobertura (%)	DPM (mm)	Rango de DPM (mm)
Colorado Chico	60 (18)	21 (7)	70 (15)	30 - 101
Cavanca	31 (16)	7 (4)	55 (9)	31 - 73

Análisis de los datos

Se analizaron patrones de desplazamiento de individuos utilizando los halos de roca desnuda fueron usados como un indicador indirecto. Si bien esta aproximación estática no da cuenta apropiadamente de las tendencias de corto plazo (e.g., diarias, mareales) relativamente aleatorias (Viviani 1975), sí reflejaría adecuadamente patrones netos y definidos (e.g., direccionados) de cambio.

Se estimó la frecuencia e intensidad media de los desplazamientos locales en cada sitio y registradas en cada lance del cuadrante, realizándose comparaciones entre sitios usando la prueba t de Student o de Mann-Whitney. La frecuencia de ocurrencia del desplazamiento se definió como la proporción de individuos con evidentes halos de roca desnuda a su alrededor, mientras que la intensidad del desplazamiento de cada individuo corresponde a la longitud máxima del halo circundante. La intensidad media de los desplazamientos fue calculada a partir de aquellos individuos que presentaron algún grado de desplazamiento.

Debido a lo reducido de la actividad de desplazamiento de *P. clematis* en Cavanha, traducible a un bajo número de datos disponibles, los análisis posteriores se realizaron sólo con datos provenientes de Colorado Chico. Se analizaron patrones de ocurrencia e intensidad de los desplazamientos en función del DPM. La ocurrencia fue calculada como la frecuencia relativa de individuos que presentaron halos en cada clase de tamaño. La relación entre DPM e intensidad fue analizada considerando los valores absolutos de intensidad y como proporción del DPM de cada individuo, utilizando análisis de correlación de Spearman.

Por otro lado, se analizaron patrones de espaciamiento de los individuos a partir de la distribución de frecuencias de las DVP en ambos sitios. Diferencias en la forma y tendencia de las distribuciones fueron analizadas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y Mann-Whitney.

Con el fin de evaluar los posibles efectos del desplazamiento en el espaciamiento de los individuos se analizó la relación entre los desplazamientos de *P. clematis* en el espaciamiento interindividual calculando la ganancia global de espacio debida al desplazamiento. Esto se efectuó comparando la DVP antes del desplazamiento (revelada por el borde del halo de roca desnuda) y después de éste (ubicación actual del individuo) mediante una prueba de t de Student para datos pareados.

RESULTADOS

Patrones de desplazamiento

De un total de 182 individuos observados, el 54 % de los ejemplares de *P. clematis* en Colorado Chico evidenciaron algún grado de desplazamiento local, una situación que resulta significativamente mayor en relación a Cavanha (prueba t de Student, $t_{58} = -10,1$, $P < 0,001$), donde sólo un 19 % de los 82 ejemplares observados presentó signos de desplazamiento. En casi la totalidad de los casos (ca. 95 %), el desplazamiento de los ejemplares fue unidireccional, evidenciándose un característico patrón en 'medialuna' de roca desnuda alrededor de los individuos. Considerando solo aquellos individuos con presencia de halos de roca desnuda a su alrededor, la intensidad de los desplazamientos contrastó de manera notoria entre (prueba de Mann-Whitney, $U = 170$, $P < 0,001$), alcanzando una mediana de 15 mm en Colorado Chico respecto a Cavanha, localidad en la cual la mediana de la intensidad alcanzó sólo a 6 mm.

Mayoritariamente los desplazamientos de *P. clematis* en Colorado Chico fueron de pequeña intensidad. La distribución de frecuencias de la intensidad muestra un patrón exponencial decreciente (Fig. 2). Más del 40 % de los desplazamientos son menores a 10 mm, y sobre 70 % de los

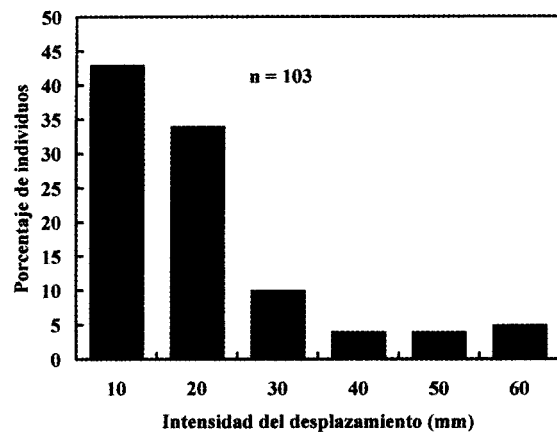


Fig. 2: Distribución de frecuencias de la intensidad de los desplazamientos locales de *P. clematis* en Colorado Chico, evaluadas como longitud máxima de los halos de roca desnuda alrededor de los individuos. Se incluyen solo individuos que presentan algún grado de desplazamiento.

Frequency distribution of local movement intensity of *P. clematis* at Colorado Chico, assessed as maximum length of bare rock halos surrounding individuals. It were included only those individuals showing some degree of movement.

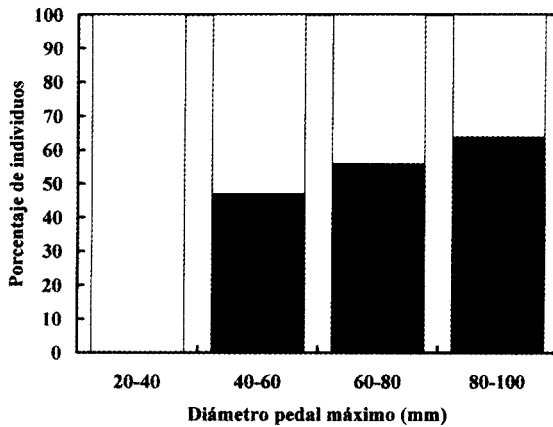


Fig. 3: Ocurrencia de desplazamientos (% de individuos) en relación al tamaño corporal de los individuos (barras negras: desplazamiento; barras blancas: sin desplazamientos).

Movement occurrence (% of individuals) according to the individuals body size (black bars: movements; white bars: no movements).

individuos que evidencian desplazamiento lo hacen con una intensidad menor a 20 mm.

La frecuencia de desplazamiento de los ejemplares de Colorado Chico no fue homogénea entre todos los rangos de tamaño (Fig. 3). En individuos menores a 40 mm de DPM no fueron observadas marcas de desplazamiento. Por sobre los 40 mm de DPM la fracción de individuos con desplazamiento es cercana al 50 %, aunque tiende a incrementar levemente hacia rangos de tamaño mayores hasta un 64 %. Por otra parte, la talla de los individuos se asocia negativamente con la intensidad de los desplazamientos ($r_s = -0,24$, $n = 91$, $P = 0,024$). En adición, proporcionalmente los individuos más grandes presentan menores desplazamientos que los pequeños ($r_s = -0,44$, $n = 91$, $P < 0,001$, Fig. 4), evidenciando marcas de desplazamiento incluso mayores al diámetro de su cuerpo.

Distanciamiento entre individuos y su relación con los desplazamientos

Las distancias entre individuos próximos evidenciaron distribuciones de frecuencia fuertemente no normales hacia un patrón asimétrico positivo (coeficiente de asimetría = 0,87 y 1,25 para Colorado Chico y Cavancha, respectivamente), con una mediana cercana a los 50 mm (Fig. 5) la cual no es significativamente distinta entre sitios sitios (prueba de Mann-Whitney, $U = 7.387,5$, $P = 0,104$). No obstante, se apreciaron diferencias en ambas distribuciones de frecuencias (prueba de

Kolmogorov-Smirnov, $D = 0,08$, $P < 0,005$). Casi la totalidad de los ejemplares de *P. clematis* de Colorado chico (96 %) y sobre el 76 % en Cavancha mantienen una DVP menor 100 mm, y la mayor parte de la población de ambas localidades concentró sus espaciamentos mínimos principalmente en el rango de 20-80 mm de DVP (Colorado Chico = 79 %; Cavancha = 67 %). Sin embargo, más del 25 % de los individuos en Cavancha presentan DVP superiores a 100 mm. La tendencia a la yuxtaposición interindividual es en general baja, evidenciado en la existencia de una fracción marginal de individuos, cercana al 10 % en ambos sitios, con distanciamientos mínimos menores a 20 mm de DVP.

La existencia de desplazamientos locales en *P. clematis* se asoció a cambios notorios en el espaciamento interindividual medio. El segmento de la población que experimentó desplazamientos incrementó de manera significativa su DVP media de 30 a 37 mm (prueba t de Student para datos pareados, $t_{87} = -5,97$, $P < 0,001$), gráficamente apreciado por la variación en las distribuciones de frecuencia de la DVP antes y después del desplazamiento (Fig. 6). Específicamente tras el desplazamiento se produjo una disminución de la fracción de individuos distanciados a menos de 40 mm; el segmento de 0-20 mm se redujo drásticamente de un 28 a un 16 %, mientras que el 48 % presente entre los 20-40 mm decreció a un 40 %. Paralelamente, aumentó la proporción de individuos presentes en los segmentos de entre 40-80 mm; el incremento más notorio se produjo entre los 40-60 mm, aumentando de un 20 a un 36

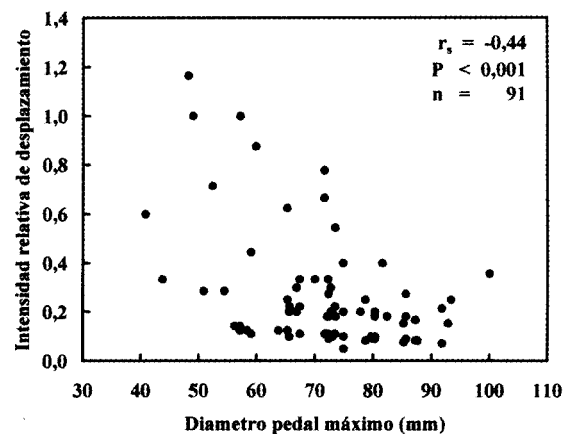


Fig. 4: Relación entre la intensidad relativa de desplazamientos (longitud halo/diámetro pedal máximo) y el tamaño corporal de los individuos.

Relationship between the relative intensity of movements (halo length/maximum pedal diameter) and the individuals body size.

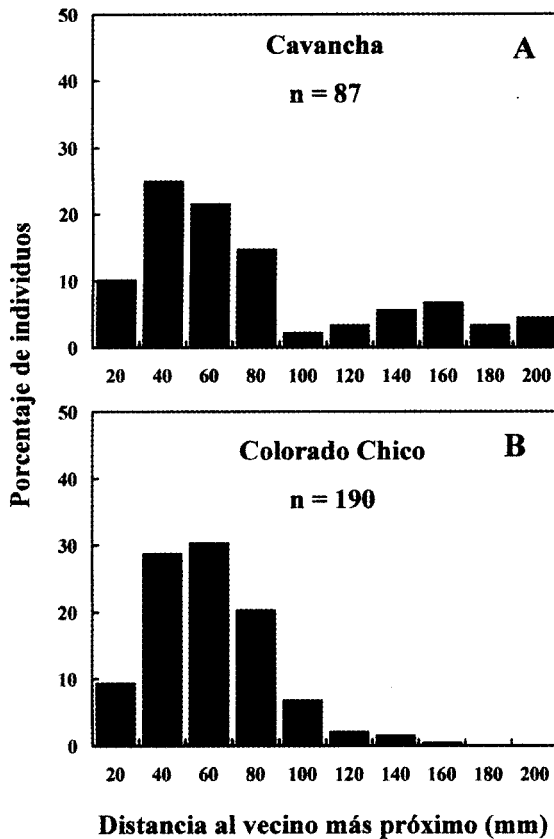


Fig. 5: Distribución de frecuencia de las distancias al vecino más próximo en los sitios (A) Colorado Chico y (B) Cavancha.

Frequency distribution of nearest neighbor distance at (A) Colorado Chico and (B) Cavancha sites.

% la fracción de ejemplares presentes, mientras que entre los 60-80 mm existió un incremento marginal de sólo un 4 %.

DISCUSIÓN

Variación intersitios

Los resultados obtenidos indican que la conducta de desplazamiento de *P. clematis* estaría localmente asociada al tamaño corporal de los individuos. Sin embargo, a pesar de la sobreposición parcial de DPM entre sitios, la ocurrencia e intensidad de los desplazamientos fue contrastante entre sitios, sugiriendo que la conducta de desplazamiento estaría modulada por otros mecanismos que determinarían su aparición.

Aunque en el presente trabajo no se evalúan experimentalmente las posibles causas del desplazamiento en *P. clematis* es sugerente que di-

chos mecanismos estarían asociados con el fuerte contraste espacial en la abundancia de individuos. Colorado Chico, donde se observó una mayor ocurrencia e intensidad de desplazamientos presenta una mayor densidad y cobertura de sustrato de *P. clematis*. La densidad afectaría el crecimiento de los individuos, probablemente por interferencia intertentacular como ha sido señalado para otras especies de actinias (Sebens 1983, Ayre 1984). En este sentido, a pesar de las diferencias en la forma de la distribución de DVP entre sitios, la mayoría de los individuos en ambos sitios se ubican en la moda de los 20-40 mm de DVP. Dada estas similitudes, es sugerente que la interferencia entre individuos no sólo estaría dada por los individuos más próximos, y que el ámbito de interferencia involucraría una escala espacial mayor. Esta idea es corroborada por la existencia de patrones de agregación diametralmente opuestos entre sitios; mientras que en Cavancha los individuos se distribuyen aleatoriamente, en Colorado Chico la distribución espacial es uniforme (Rivadeneira 1998).

Desplazamientos y tamaño corporal

Tanto la ocurrencia como la intensidad de los desplazamientos parecen estar afectadas por el tamaño corporal de los individuos. Por un lado, la ocurrencia de desplazamientos solo se advierte a DPM mayores a 40 mm. Esto parece sugerir la existencia de un tamaño umbral para la activación de los desplazamientos. Sin embargo, esto no

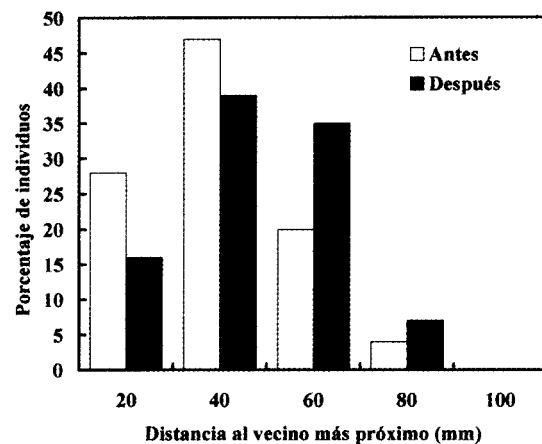


Fig. 6: Variación en la distribución de frecuencias de la distancia al vecino más próximo antes y después del desplazamiento.

Frequency distribution variation of the nearest neighbor distance before and after movements.

parece muy probable ya que los juveniles sí tendrían una efectiva capacidad de desplazamiento toda vez que migrarían desde los microhábitats de reclutamiento hacia los microhábitats adultos, como se ha observado en otras especies de actinias (Sebens 1981). Es posible que la perspectiva estática de estudio, que asocia directamente las marcas de los halos de roca desnuda con desplazamientos, sea inapropiada en el caso de desplazamientos de alta frecuencia.

En el caso de la intensidad de los desplazamientos, esta es mayor en individuos más pequeños, al igual que en otras especie de actinias (Sebens 1983). Esto se explicaría por una serie de ventajas asociadas a un mayor tamaño. Por ejemplo, se ha señalado que actinias de menor tamaños serían más susceptibles a la desecación (Ottaway 1979, Pineda & Escofet 1989). De igual forma, Brace (1981) ha demostrado en *P. clematis* que el resultado de las batallas entre individuos pertenecientes a clones distintos está mayoritariamente determinada por la diferencia de tamaño de los oponentes. Luego, serían los individuos más pequeños los que deberían emprender la huída tras un encuentro agresivo con un individuos de mayor tamaño. De este modo, los individuos de mayor tamaño no necesitarían reordenarse espacialmente y tenderían a no desplazarse. Sin embargo, considerando que de acuerdo al modelo de tamaño corporal óptimo de Sebens (1982a) las actinias de mayor tamaño tendrían una menor ganancia energética, es posible que las actinias más grandes tiendan a tener desplazamientos más cortos para minimizar el gasto enegético debido al movimiento.

Desplazamientos y espaciamento interindividual

En general la intensidad de los desplazamientos de los adultos de *P. clematis* es en general reducida (no superara los 75 mm) al igual que en otras especies de actinias (Sebens 1983). No obstante, los desplazamientos tienen un efecto poblacional neto evidenciado en un incremento promedio de 10 mm en el espaciamento entre individuos. Este mecanismo de reducción de la densidad es básicamente similar al descrito por Branch (1975) en algunas especies no migracionales de *Patella* y al concepto hipotetizado por Sebens & Paine (1978) y Sebens (1982b) para especies de anémonas basado en una conducta territorial. No obstante, el mecanismo de incremento en el espaciamento *P. clematis* no parece ser resultado de una conducta territorial sensu stricto, la cual supone la existencia de mecanismos de agresión activos (Begon et al. 1986). En esta vía, a pesar de la demostrada

capacidad de agresión "acrorragial" de la especie (Sebens & Paine 1978, Brace 1981, Williams 1991) su importancia actual en las poblaciones parece restringida, tal como lo indican varias fuentes de evidencia. En primer término, al igual que en otras especies, las agregaciones adultas de *P. clematis* parecen estar constituidas principalmente por agrupaciones clonales (Brace 1981, Sebens 1982c, Hughes 1989), en las cuales existe una baja agresividad intraclonal (Francis 1973, Brace 1981, Ayre 1982, Ayre & Grosberg 1995). En segundo lugar, la probable existencia de un mecanismo de memoria agresiva en la especie (Brace 1981), demostrada experimentalmente en *Actinia equina* L. (Brace & Santer 1991) y *Anthopleura elegantissima* (Brandt) (Ayre & Grosberg 1995), eliminaría después de algunos encuentros la actividad agonística entre vecinos de clones distintos. En adición, la ocurrencia de cicatrices de combate en los individuos de Colorado Chico es extremadamente baja (< 2 %, n = 500 individuos, M. Rivadeneira resultados no publicados).

De acuerdo a la escala espacial en que ocurrirían los procesos intraespecíficos en *P. clematis* (i.e., en relación al al rango de los distanciamientos), los desplazamientos generarían un incremento cercano torno al 20 % en el distanciamiento de los individuos. Esto sugiere que el desplazamiento local podría ser un mecanismo efectivo de reducción de la competencia intraespecífica, al incrementar la probabilidad de captura de alimento dada por mayores espaciamentos interindividuales. De hecho a menores DVP el tamaño promedio de los individuos es menor, sugiriendo la existencia de competencia intraespecífica (Rivadeneira 1998). Sin embargo, no poseemos evidencia que permita sostener la existencia de una limitación en el alimento disponible para *P. clematis*, condición necesaria para el gatillamiento de los eventos competitivos. En ausencia de un protocolo experimental, esta hipótesis permanece sin evaluar.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece profundamente la ayuda entregada por Raquel Pinto, Sybil Rivadeneira, M. Orlando Rivadeneira y Beto Metheny, durante los muestreos. Marcela Clarke, Jessica Pizarro, Raúl Soto, Miriam Fernández, Rubén E. Soto y dos correctores anónimos hicieron críticas en extremo valiosas a las primeras versiones del manuscrito. El primer autor agradece a la Dirección de Investigación y Postgrado de la P. Universidad Católica por una beca doctoral de mantención.

LITERATURA CITADA

- AYRE D (1982) Inter-genotype aggression in the solitary sea anemone *Actinia tenebrosa*. *Marine Biology* 68: 199-205.
- AYRE D (1984) Effects of environment and population density on sea anemone *Actinia tenebrosa*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 735-746.
- AYRE D & R GROSBERG (1995) Aggression, habituation, and clonal coexistence in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *American Naturalist* 146: 427-453.
- AYRE D & R GROSBERG (1996) Effects of social organization on inter-clonal dominance relationships in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Animal Behaviour* 54: 1233-1245.
- BEGON M, J HARPER & C TOWNSEND (1986) *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom. 876 pp.
- BRACER (1981) Intraspecific aggression in colour morphs of the anemone *Phymactis clematis* from Chile. *Marine Biology* 64: 85-93.
- BRACE R & H REYNOLDS (1989) Relative intraspecific aggressiveness of pedal disc colour phenotypes of the sea anemone *Actinia equina*. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom* 69: 273-278.
- BRACE R & J SANTER (1991) Experimental habituation of aggression in the sea anemone *Actinia equina*. *Hydrobiologia* 216/217: 533-537.
- BRANCH G (1975) Mechanisms reducing intraspecific competition in *Patella* spp: migration, differentiation and territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology* 44: 575-600.
- BRATTSTRÖM H & A JOHANSEN (1983) Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Report No. 49 of the Lund University Chile Expedition. 1948-59. *Sarsia* 68: 289-339.
- CALGREN O (1959) Corallinomorpha and Actiniaria with description of new genus and species from Peru. Reports of Lund University Chile Expedition 1948-49 (38). *Lund Universitets Arsskrift* 38: 1-39.
- CAMUS P, E VÁSQUEZ, E GONZÁLEZ & L 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.
- CANCINO JM & B SANTELICES (1984) Importancia ecológica de los discos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 23-33.
- CARTER D (1965) Actinias de Montemar, Valparaíso. *Revista de Biología Marina (Chile)* 12: 120-159.
- 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.
- EXCOFFON A & M ZAMPONI (1991) La biología reproductiva de *Phymactis clematis* Dana, 1849 (Actiniaria: Actiniidae); gametogénesis, períodos reproductivos, desarrollo embrionario y larval. *Spheniscus* 9: 25-39.
- FRANCIS L (1973) Intraspecific aggression and its effect on the distribution of *Anthopleura elegantissima* and some related anemones. *Biological Bulletin* 144: 73-92.
- GUILER E (1959) The intertidal ecology of the Montemar area, Chile. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 165-183.
- HUGHES R (1989) *A functional biology of clonal animals*. Chapman & Hall, London, United Kingdom. 331 pp.
- MENESESI (1993) Vertical distribution of coralline algae in rocky intertidal of northern Chile. *Hydrobiologia* 260/261: 121-129.
- OTTAWAY J (1978) Population ecology of intertidal anemone *Actinia tenebrosa*. 1. Pedal locomotion and intraspecific aggression. *Australian Journal Marine Freshwater Research* 29: 787-802.
- OTTAWAY J (1979) Population ecology of intertidal anemone *Actinia tenebrosa*. 3.- Dynamics and environmental factors. *Australian Journal Marine Freshwater Research* 30: 41-62.
- PINEDA J & A ESCOFET (1989) Selective effects of disturbance on populations of sea anemones from northern Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 55: 55-62.
- RIVADENEIRA M (1996) Patrones de distribución espacial de la abundancia y estructura de tamaño de morfos de color de *Phymactis clematis* Dana, 1849 (Anthozoa: Actiniidae) en dos localidades del norte y centro de Chile. Informe de Práctica Profesional de Biología Marina, Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile. 30 pp.
- RIVADENEIRA M (1998) El desplazamiento local como mecanismo no agonístico de atenuación de la competencia intraespecífica en *Phymactis clematis* (Drayton, 1846) (Anthozoa: Actiniidae): evidencias observacionales. Tesis para optar al título profesional de Biólogo Marino y grado académico de Licenciado en Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile. 99 pp.
- SANTELICES B (1990) Patterns of organization of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* 192: 35-57.
- SEBENS K (1979) The energetics of asexual reproduction and clony formation in benthic marine invertebrates. *American Zoologist* 19: 683-697.
- SEBENS K (1981) Recruitment in a sea anemone population: juvenile substrate becomes adult prey. *Science* 213: 785-787.
- SEBENS K (1982a) The limits to indeterminate growth and optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology* 63: 209-222.
- SEBENS K (1982b) Recruitment habitat selection in the intertidal sea anemone, *Anthopleura elegantissima* and *A. xanthogrammica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 59: 103-124.
- SEBENS K (1982c) Asexual reproduction in *Anthopleura elegantissima* (Anthozoa: Actiniaria): seasonality and spatial extent of clones. *Ecology* 62: 434-444.
- SEBENS K (1983) Population dynamics and habitat suitability in the intertidal sea anemones *Anthopleura elegantissima* and *A. xanthogrammica*. *Ecological Monographs* 53: 405-433.

- SEBENS K & R PAINE (1978) Biogeography of anthozoan along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. Proceedings of the International Symposium of Marine Biogeography and Evolution of South Hemisphere 1: 219-237.
- SOTO R (1985) Efectos del fenómeno el Niño 1982-83 en los ecosistemas de la I región. Investigaciones Pesqueras (Chile) 32: 199-206.
- STOTZ W (1979) Functional morphology and zonation of three species of sea anemone from shores in southern Chile. Marine Biology 50: 161-188.
- TOMICIC J (1985) Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en las comunidades litorales de la península de Mejillones. Investigaciones Pesqueras (Chile) 32: 209-213.
- VÁSQUEZ J & B SANTELICES (1984) Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 57: 131-134.
- VIVIANI C (1975) Las comunidades marinas litorales en el norte grande de Chile. Publicación Ocasional del Laboratorio de Ecología Marina, Universidad del Norte, Iquique, Chile. 196 pp.
- WILLIAMS R (1991) Acrorhagi, catch tentacles and sweeper tentacles: a synopsis of "agresion" of actiniarian and scleractinian Cnidaria. Hydrobiologia 216/217: 539-545.
- ZAMPONI M (1977) La anemofauna de Mar del Plata y localidades vecinas. I. Las anemonas boloceroidaria y endomyaria (Coelenterata: Actiniaria). Neotrópica 23: 137-153.

Editor Asociado: P. Camus

Recibido el 30 de noviembre de 2000; aceptado el 21 de septiembre de 2001