

**EFFECTO DE CIRRIPEDIOS EN EL RECLUTAMIENTO DE LA LAPA
Fissurella picta (GMELIN)**

**EFFECT OF CIRRIPEDS ON THE RECRUITMENT OF THE KEYHOLE
LIMPET *Fissurella picta* (GMELIN)**

Daniel A. López*
María L. González
José M. Uribe
Rodrigo I. Martínez
Pedro A. Vergara

Laboratorio de Cultivos Marinos
Universidad de Los Lagos
Casilla 933
Osorno, Chile

* E-mail: dlopez@puyehue.di.ulagos.cl

Recibido en febrero de 1998; aceptado en septiembre de 1998

RESUMEN

Utilizando protocolos correlacionales y experimentales, se puso a prueba la hipótesis de que en sustratos intermareales y submareales el reclutamiento de la lapa, *Fissurella picta* (Gmelin), está determinado por la colonización de cirripedios. En mediciones y experimentos realizados en Bahía Metri, se evidenció que la abundancia de juveniles de *F. picta*, de tamaño inferior a 20 mm, ocurre principalmente en zonas expuestas al oleaje, donde dominan especies de cirripedios. Las variaciones temporales del reclutamiento de *F. picta* se asociaron positivamente con las variaciones temporales del reclutamiento del cirripedio *Jehlius cirratus* (Darwin) en la zona intermareal. En la zona submareal, la abundancia de lapas de *F. picta* es mayor en sustratos colonizados previamente por el cirripedio *Austromegabalanus psittacus* (Molina) que por el mitílido *Mytilus chilensis* (Hupé), que son las especies incrustantes más abundantes. A estos datos se adicionan antecedentes que dan cuenta de la disminución del reclutamiento de lapas en la Reserva Marina de Mehuín, donde el hombre ha sido excluido, lo que ha generado un aumento de las poblaciones de un gastrópodo que ha mermado, de un modo continuo, las poblaciones de cirripedios. Los resultados sugieren la importancia de las variaciones en la colonización y persistencia de poblaciones de cirripedios en las zonas intermareal y submareal, respecto del reclutamiento de especies de alto valor comercial como *F. picta*.

Palabras clave: reclutamiento, lapas.

ABSTRACT

Correlation and experimental protocol were used to test the hypothesis that in intertidal and subtidal substrata, the recruitment of the keyhole limpet, *Fissurella picta* (Gmelin), is determined by the settlement of barnacles. Measurements and experiments made in Metri Bay showed that the abundance of juveniles of *F. picta* smaller than 20 mm occurs mainly in zones exposed to waves, where barnacle species are dominant. In the intertidal zone, temporal variations in the recruitment of *F. picta* were

positively associated with temporal variations in the recruitment of the barnacle *Jehlius cirratus* (Darwin). In the subtidal zone, the abundance of *F. picta* recruits was greater in substrata previously colonized by the barnacle *Austromegabalanus psittacus* (Molina) than in those colonized by the mussel *Mytilus chilensis* (Hupé), the most abundant fouling species. These data are added to previous findings that show a decrease in the recruitment of the keyhole limpet in the Mehuín Marine Reserve, where man has been excluded. This in turn has led to an increase in the populations of a gastropod that has continually diminished the barnacle populations. The results indicate the importance of the variations in the settlement and persistence of barnacle populations in intertidal and subtidal zones for the recruitment of species of high commercial value, such as *F. picta*.

Key words: recruitment, keyhole limpet.

INTRODUCCIÓN

La eventual asociación de otros organismos con el reclutamiento del género *Fissurella* ha sido documentada previamente (Oliva y Castilla, 1986; González *et al.*, 1991). Se ha establecido que el reclutamiento de individuos de *Fissurella* spp. de hasta 20 mm, está asociado con la presencia de mitílidos (Oliva y Castilla, 1986) y cuando los reclutas son de menor tamaño, con algas (González *et al.*, 1991). Asimismo, se ha determinado que el reclutamiento de *Fissurella picta* (Gmelin) ha bajado en la Reserva Marina de Mehuín (39°24'S, 73°13'W) y que esta disminución podría estar causada por la baja disponibilidad de sustrato específico (Duarte y Ascencio, 1995). Lo anterior se asocia con el decrecimiento de las poblaciones de los cirripedios *Chthamalus scabrosus* Darwin y *Jehlius cirratus* (Darwin) en esta Reserva, como resultado de la depredación efectuada por el gastrópodo *Concholepas concholepas* (Bruguère), cuyas poblaciones se han visto incrementadas, a su vez, por la eliminación de la acción extractiva del hombre sobre *C. concholepas* (Moreno *et al.*, 1986).

En este trabajo se pone a prueba la hipótesis de que el reclutamiento de *F. picta* está relacionado con la presencia de cirripedios que colonizan áreas intermareales y submareales.

El posible efecto de otros organismos en el reclutamiento de especies de interés comercial constituye un importante problema, dado que la dinámica poblacional y el manejo de recursos

INTRODUCTION

The possible association of organisms with the recruitment of the genus *Fissurella* has been established (Oliva and Castilla, 1986; González *et al.*, 1991). It has been determined that recruitment of *Fissurella* spp. individuals of up to 20 mm is associated with the occurrence of mytilids (Oliva and Castilla, 1986) and smaller recruits, with algae (González *et al.*, 1991). A decline in the recruitment of *Fissurella picta* (Gmelin) in the Mehuín Marine Reserve (39°24'S, 73°13'W) has been established. This is due to a drop in the availability of specific substratum (Duarte and Ascencio, 1995), associated with diminished populations of the cirripeds *Chthamalus scabrosus* Darwin and *Jehlius cirratus* (Darwin) in the Reserve, due to predation by the gastropod *Concholepas concholepas* (Bruguère), whose populations have increased because it is no longer exploited by man (Moreno *et al.*, 1986).

This work will test the hypothesis that recruitment of *F. picta* is related to the occurrence of cirripeds that colonize intertidal and sublittoral zones.

The possible effects of other organisms on the recruitment of commercially important species pose a problem, given that the population dynamics and management of benthic resources are largely determined by their levels of exploitation and recruitment (May, 1984). *Fissurella picta* is heavily exploited in both the intertidal and sublittoral zones (Moreno *et al.*, 1987). It is growing in commercial importance and forms part

bentónicos está determinado principalmente tanto por su extracción como por sus niveles de reclutamiento (May, 1984). *Fissurella picta* es una especie sujeta a elevados niveles de extracción, tanto en la zona intermareal como submareal (Moreno *et al.*, 1987). Esta especie es un recurso de importancia comercial creciente y forma parte de una pesquería multispecífica (Servicio Nacional de Pesca, 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona intermareal

Las variaciones en la abundancia de juveniles de *F. picta* en la zona intermareal, en sitios protegidos y expuestos al oleaje y a tres alturas de marea (4.2, 3.1 y 0.5 m sobre el nivel cero de mareas), fueron evaluadas en áreas fijas de 0.25 m², en censos mensuales ($n = 3$) realizados en Bahía Metri (41°36'S, 72°43'W).

Se consideraron como reclutas a los ejemplares de *F. picta* de tallas menores que 20 mm de longitud total, según el criterio adoptado por Oliva y Castilla (1986). Individuos de esta talla corresponden a juveniles de un año de edad (Bretos *et al.*, 1988).

Paralelamente se evaluó, en un periodo de cinco meses (enero a mayo), la abundancia de especies sésiles y semisésiles en las áreas donde se efectuaron los muestreos de los reclutas de *F. picta*. Este periodo corresponde al de mayor abundancia de invertebrados sésiles en el área de estudio. En los muestreos se utilizaron cuadrantes de 0.25 m² en transectos, desde los 4.2 m sobre el nivel cero de mareas hasta el submareal somero, de acuerdo con el método de Burnham *et al.* (1980). Se usaron 18 repeticiones en zonas protegidas y zonas expuestas al oleaje.

En áreas fijas de 12 m² ($n = 7$), ubicadas en la zona intermareal, se evaluó mensualmente el número y talla (longitud total) de todos los especímenes de *F. picta*. Con estos datos se determinó la variación temporal del reclutamiento de la especie.

of a multispecific fishery (Servicio Nacional de Pesca, 1995).

MATERIALS AND METHODS

Intertidal zone

The variations in abundance of *F. picta* juveniles in wave-protected and exposed areas in the intertidal zone were determined for fixed areas of 0.25 m² at three tide heights (4.2, 3.1 and 0.5 m above zero tide level), during monthly censuses ($n = 3$) at Metri Bay (41°36'S, 72°43'W).

In accordance with the criteria of Oliva and Castilla (1986), *F. picta* specimens smaller than 20 mm total length were considered recruits. Individuals of this size correspond to one-year-old juveniles (Bretos *et al.*, 1988).

During a five-month period (January to May), parallel evaluations of the abundance of sessile and semisessile species were made in the areas where the *F. picta* recruits were sampled. This period corresponds to the greatest abundance of sessile invertebrates in the study area. During the samplings, quadrats of 0.25 m² were used in transects, from 4.2 m above the zero tide level to the shallow sublittoral, according to the method of Burnham *et al.* (1980). Eighteen repetitions were made in protected and exposed areas.

The number and size (total length) of *F. picta* specimens were recorded monthly in fixed areas of 12 m² ($n = 7$). These data were used to determine temporal variation in the recruitment of the species.

Recruitment of the cirriped *J. cirratus* was evaluated monthly in exposed areas. The measurements were made in areas of 10 × 10 cm² with a network of 90 points distributed evenly, which were cleared monthly at 3.4 m above the zero tide level to control the cover of the rock colonized by this species.

In order to associate the recruitment of *F. picta* with the reproduction of this species, the gonadosomatic index (gonad weight/total weight) was determined monthly for 60 specimens.

En áreas expuestas al oleaje, se evaluó mensualmente el reclutamiento del cirripedio *J. cirratus*. Las mediciones se efectuaron en áreas de 10×10 cm², denudadas mensualmente a 3.4 m de altura sobre el nivel cero de mareas, controlándose la cobertura de roca colonizada por esta especie con un retículo de 90 puntos distribuidos regularmente.

Para asociar el reclutamiento de *F. picta* con la reproducción de esta especie, se determinó mensualmente el índice gonadosomático (peso gonádico/peso total) en 60 ejemplares.

La significancia estadística de las diferencias en la abundancia entre reclutas de lapas en áreas expuestas y protegidas del oleaje fueron determinadas mediante χ^2 . La hipótesis que el reclutamiento en áreas expuestas y protegidas del oleaje no es dependiente del nivel mareal fue verificada por una prueba de $R \times C$, usando *G* (Sokal y Rohlf, 1979). Mediante la correlación de Spearman, se asoció la frecuencia total (repeticiones agrupadas) de reclutas de *F. picta* a lo largo del año con el valor promedio mensual del número de reclutas de *J. cirratus* y con el valor promedio mensual del índice gonadosomático de ejemplares de *F. picta*.

Zona submareal

El reclutamiento de *F. picta* fue evaluado estacionalmente en cuadrantes fijos de 0.25 m². Para ello, se seleccionaron cuatro áreas con reclutamiento masivo del cirripedio *Austromegabalanus psittacus* (Molina). En estas áreas, la cobertura de reclutamiento de esta especie alcanzó $90\% \pm 10\%$ de la superficie del cuadrante. En otros siete cuadrantes, colonizados masivamente por reclutas de *Mytilus chilensis* (Hupé), se midió también el número de juveniles de *F. picta*. Se utilizaron, además, para efectos comparativos, cinco cuadrantes completamente denudados. Las diferencias estadísticas en el número de reclutas de *F. picta* entre cuadrantes colonizados por *A. psittacus* y *M. chilensis* se determinaron con un análisis de varianza de

Chi-square was used to determine the statistical significance of the differences in abundance between the keyhole limpet recruits in exposed and protected areas. The hypothesis that recruitment in exposed and protected areas is not dependent on the tidal level was verified by the $R \times C$ test, using *G* (Sokal and Rohlf, 1979). Spearman's rank correlation test was used to associate the total frequency (grouped repetitions) of *F. picta* recruits throughout the year with the average monthly number of *J. cirratus* recruits and with the average monthly value of the gonadosomatic index of *F. picta* specimens.

Sublittoral zone

The recruitment of *F. picta* was evaluated seasonally in fixed quadrats of 0.25 m². For this, four areas with massive recruitment of the cirriped *Austromegabalanus psittacus* (Molina) were selected. In these areas, recruitment cover of this species reached $90\% \pm 10\%$ of the surface of the quadrat. The number of *F. picta* juveniles was also determined for seven other quadrats, massively colonized by recruits of *Mytilus chilensis* (Hupé). For comparison purposes, another five, completely cleared quadrats were also used. The statistical differences in the number of *F. picta* recruits among the quadrats colonized by *A. psittacus* and *M. chilensis* were determined with a two-way analysis of variance, after the root transformation of the data.

RESULTS

Intertidal zone

1. Relative abundance of *Fissurella picta* juveniles in exposed and protected areas

Juveniles of *F. picta* showed both a horizontal and vertical spatial distribution pattern, determined from the degree of exposure to the tide and submersion time. Of the total, 62.50% occurred in exposed areas, and this was significantly greater

dos vías, previa transformación radicular de los datos.

RESULTADOS

Zona intermareal

1. Abundancia relativa de juveniles de *Fissurella picta* en zonas expuestas y protegidas del oleaje

Los juveniles de *F. picta* evidenciaron un patrón de distribución espacial, tanto horizontal como vertical, determinado por el grado de exposición al oleaje y por el tiempo de inmersión. Del total de juveniles, el 62.50% fueron encontrados en zonas expuestas al oleaje, siendo significativamente más numerosos que en zonas protegidas ($\chi^2 = 6.26$; $gl = 1$; $P < 0.05$).

En ambos ambientes, la mayor cantidad de juveniles ocurrió en la zona intermareal inferior respecto a la zona superior ($G_{[1,2]} = 102.10$; $P < 0.001$).

2. Abundancia relativa de especies sésiles en áreas expuestas y protegidas del oleaje

Especies de mitílidos y cirripedios son las especies más abundantes en la zona intermareal. En la zona intermareal superior domina el cirripedio *J. cirratus* y hacia la zona intermareal media, el bivalvo *M. chilensis*. Existen también otras especies, como *C. scabrosus* y el mitílido *Aulacomya ater* (Molina), que reclutan principalmente en la zona intermareal inferior. La cantidad de mitílidos en zonas expuestas y protegidas del oleaje no fueron diferentes, o fueron más abundantes en zonas protegidas del oleaje, pero la cantidad de cirripedios fue mayor en zonas expuestas al oleaje (fig. 1). Ello indica que la mayor cantidad de reclutas de *F. picta* ocurre en zonas donde las especies de cirripedios son más abundantes.

than in protected areas ($\chi^2 = 6.26$; $gl = 1$; $P < 0.05$).

In both habitats, the greatest number of juveniles occurred in the low intertidal zone relative to the high intertidal zone ($G_{[1,2]} = 102.10$; $P < 0.001$).

2. Relative abundance of sessile species in exposed and protected areas

The mytilids and cirripeds are the most abundant species in the intertidal zone. The high-intertidal zone is dominated by the cirriped *J. cirratus* and the mid-intertidal by the bivalve *M. chilensis*. Other species, such as *C. scabrosus* and the mytilid *Aulacomya ater* (Molina), also recruit mainly in the low-intertidal. The number of mytilids in the protected areas was either similar to or greater than that of the exposed areas, but the number of cirripeds was greater in the exposed areas (fig. 1). This indicates that the greatest number of *F. picta* recruits occurs in areas where cirriped species are more abundant.

3. Relative abundance of *Fissurella picta* juveniles, in relation to the total abundance of sessile organisms

The quotient, number of *F. picta* juveniles/total number of sessile individuals, was significantly greater in exposed areas than in protected ones ($t = 3.22$; $gl = 4$; $P < 0.05$) (table 1).

There were no differences in the biomass of sessile organisms between protected and exposed areas (52.5 ± 5.2 g dry weight/0.25 m² and 49.8 ± 10.1 g dry weight/0.25 m², respectively) and, therefore, the differences in abundance of *F. picta* recruits in the exposed areas, relative to the protected ones, cannot be explained by possible differences in the spatial heterogeneity caused by resident organisms that colonize the substratum in these two habitats. This result is also congruent with the association between *F. picta* recruitment and areas dominated by cirripeds.

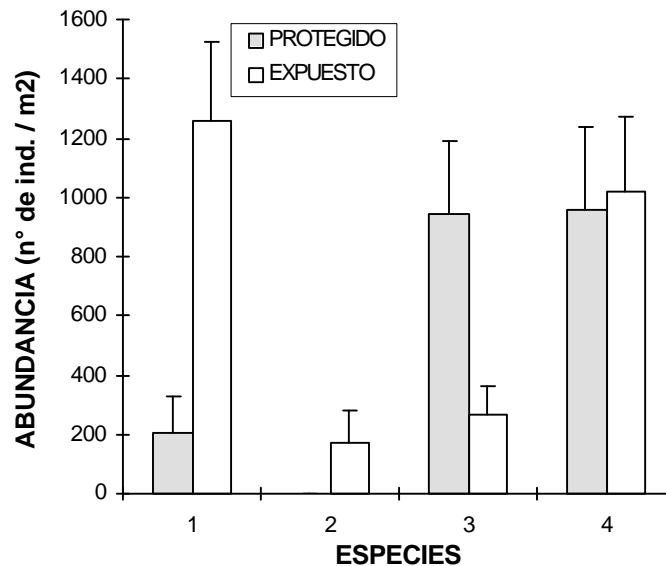


Figura 1. Densidad media de las principales especies sésiles (promedio \pm error estándar) en áreas expuestas y protegidas del oleaje en la zona intermareal de Bahía Metri ($n = 18$).

Figure 1. Mean density of the main sessile species (average \pm standard error) in areas exposed and protected from waves in the intertidal zone of Metri Bay ($n = 18$).

1. *Jehlius cirratus* (Darwin) (Cirripedia, Chthamalidae); 2. *Chthamalus scabrosus* (Darwin) (Cirripedia, Chthamalidae); 3. *Mytilus chilensis* (Hupé) (Bivalvia, Mytilidae); 4. *Aulacomya ater* (Molina) (Bivalvia, Mytilidae).

3. Abundancia relativa de juveniles de *Fissurella picta*, según la abundancia total de organismos sésiles

El cociente, número de juveniles de *F. picta*/número total de individuos sésiles, fue significativamente mayor en zonas expuestas que protegidas del oleaje ($t = 3.22$; $gl = 4$; $P < 0.05$) (tabla 1).

No existieron diferencias en la biomasa de organismos sésiles entre zonas protegidas y expuestas al oleaje (52.5 ± 5.2 g peso seco/0.25 m² y 49.8 ± 10.1 g peso seco/0.25 m², respectivamente), por lo que las diferencias en la abundancia de reclutas de *F. picta* en zonas expuestas, respecto a zonas protegidas del oleaje, no pueden ser explicadas por eventuales diferencias en la heterogeneidad espacial provocada por

4. Temporal variations in the abundance of *Fissurella picta* juveniles

The percentage of juveniles smaller than 20 mm in length, in relation to the total number of *F. picta* specimens, varied from 0% to 10.14% (fig. 2). Of the total, 27.23% were collected during October, which is the period of greatest abundance. Specimens were recorded throughout the year, except during March (fig. 3).

5. Temporal variations in the recruitment of *Jehlius cirratus*

The cirriped *J. cirratus* was the principal intertidal sessile species in exposed areas where *F. picta* juveniles were most abundant. Recruitment of this species occurred throughout the year,

Tabla 1. Cociente, número de juveniles de *Fissurella picta*/número total de individuos sésiles en zonas expuestas y protegidas del oleaje, en la zona intermareal de Bahía Metri.

Table 1. Quotient, number of *Fissurella picta* juveniles/total number of sessile individuals in areas exposed and protected from waves, in the intertidal zone of Metri Bay.

Zona	Promedio	Desviación estándar	Número
Expuesta	5.8×10^{-1}	2.1×10^{-6}	3
Protegida	3.2×10^{-4}	5.6×10^{-5}	3

organismos que colonizan previamente el sustrato en estos dos ambientes. Asimismo, este resultado es congruente con la asociación entre el reclutamiento de *F. picta* y las áreas dominadas por cirripedios.

4. Variaciones temporales de la abundancia de juveniles de *Fissurella picta*

El porcentaje de juveniles de menos de 20 mm de longitud, respecto al total de ejemplares de *F. picta*, fluctuó entre 0% y 10.14% (fig. 2). El 27.23% del total de los juveniles de *F. picta* se recolectó en el mes de octubre, que fue el periodo de mayor abundancia. Se registraron ejemplares durante todo el año, salvo en el mes de marzo (fig. 3).

5. Variaciones temporales del reclutamiento de *Jehlius cirratus*

La principal especie sésil intermareal en zonas expuestas al oleaje, donde fueron más abundantes los juveniles de *F. picta*, fue el cirripedio *J. cirratus*. Esta especie se reclutó durante todo el año, excepto en los meses de mayo y junio, con un máximo en el mes de octubre (fig. 4). Existe, por lo tanto, una estrecha sincronía en el periodo de mayor reclutamiento de *J. cirratus* y *F. picta* entre ambas especies, sugiriendo una relación causal.

6. Variaciones temporales en el índice gonadosomático de *Fissurella picta*

El índice gonadosomático de los ejemplares de *F. picta* alcanzó un máximo en el mes de

except during May and June, with a maximum in October (fig. 4). There is a direct synchrony in the period of greatest recruitment of *J. cirratus* and *F. picta*, indicating a causal relationship between both species.

6. Temporal variations in the gonadosomatic index of *Fissurella picta*

A maximum in the gonadosomatic index of the *F. picta* specimens was observed in October and a high value in July (fig. 5). This index concurs with the period of greatest recruitment of this species. Factors such as temperature and food availability, which increase in spring, may explain the highest values observed for the reproductive processes in this season.

7. Relationship between the temporal variations in abundance of *Fissurella picta* juveniles and the recruitment of *Jehlius cirratus* and the gonadosomatic index of *F. picta*

The abundance of *F. picta* juveniles was positively associated with the recruitment of the cirriped *J. cirratus*, but not with the gonadosomatic index of *F. picta* (table 2). This is because the periods of maximum recruitment of both species occur during a well-defined period of the year and the gonadosomatic index of *F. picta* has a more homogeneous temporal distribution.

Sublittoral zone

Significant differences were observed in the number of *F. picta* recruits on substratum colonized by the resident cirriped species *A. psittacus*,

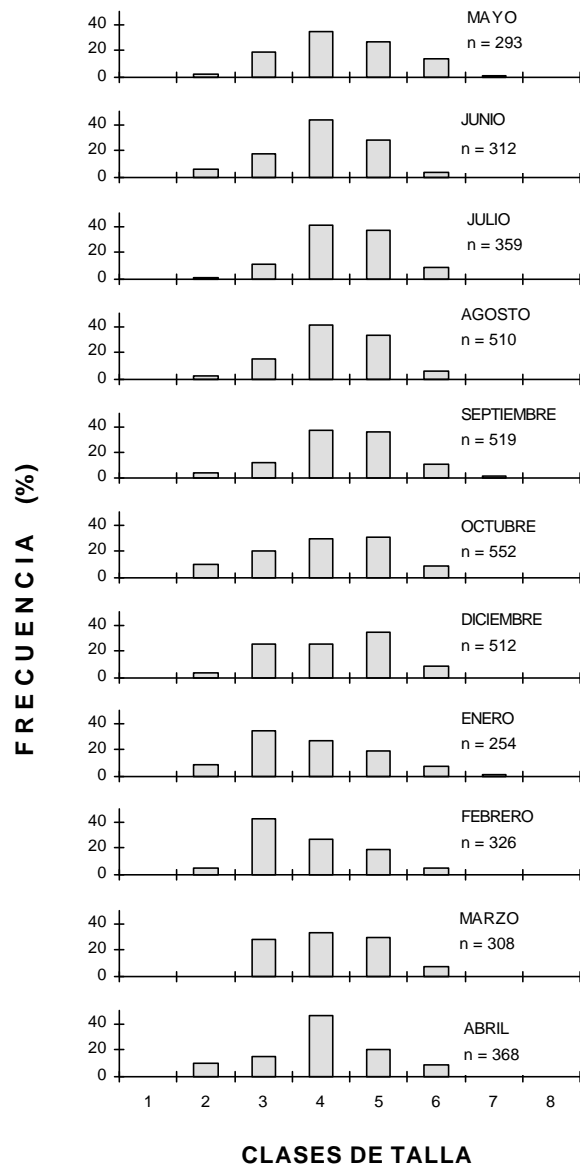


Figura 2. Distribución de frecuencia, según la longitud total de ejemplares de *Fissurella picta*, en la zona intermareal de Bahía Metri, entre mayo de 1995 y abril de 1996. Clases de talla: 1 = 0–10 mm; 2 = 11–20 mm; 3 = 21–30 mm; 4 = 31–40 mm; 5 = 41–50 mm; 6 = 51–60 mm; 7 = 61–70 mm; 8 = 71–80 mm.

Figure 2. Frequency distribution, according to the total length of specimens of *Fissurella picta*, in the intertidal zone of Metri Bay, from May 1995 to April 1996. Size classes: 1 = 0–10 mm; 2 = 11–20 mm; 3 = 21–30 mm; 4 = 31–40 mm; 5 = 41–50 mm; 6 = 51–60 mm; 7 = 61–70 mm; 8 = 71–80 mm.

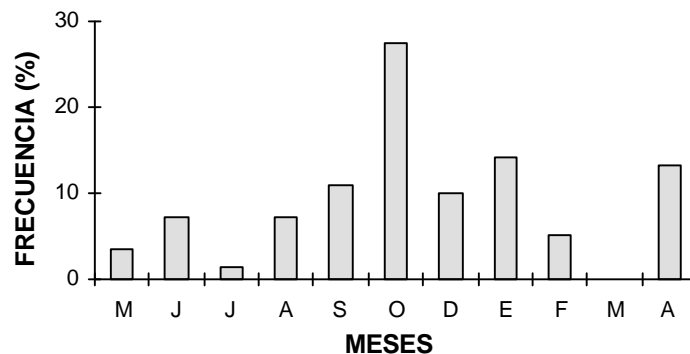


Figura 3. Variaciones temporales de juveniles de *Fissurella picta* en la zona intermareal, entre mayo de 1995 y abril de 1996.

Figure 3. Temporal variations of *Fissurella picta* juveniles in the intertidal zone, between May 1995 and April 1996.

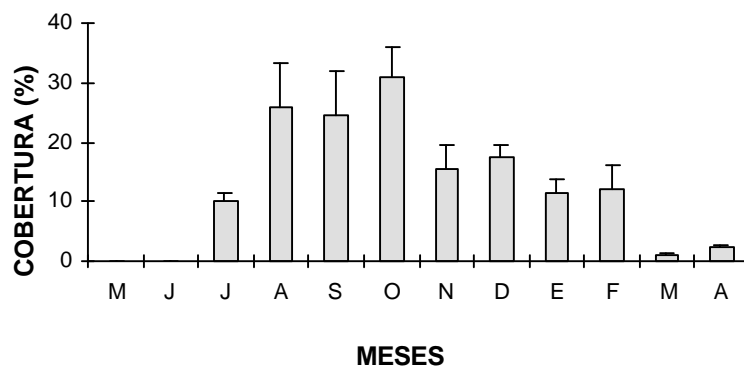


Figura 4. Variaciones mensuales (promedio \pm error estándar) del reclutamiento de *Jehlius cirratus* en la zona intermareal de Bahía Metri, entre mayo de 1995 y abril de 1996.

Figure 4. Monthly variations (average \pm standard error) of the recruitment of *Jehlius cirratus* in the intertidal zone of Metri Bay, from May 1995 to April 1996.

octubre y un alto valor en julio (fig. 5). Este índice es congruente con el periodo de mayor reclutamiento de esta especie. Probablemente factores como la temperatura y disponibilidad de alimento, que se incrementan en primavera, explican que los procesos reproductivos alcancen sus mayores valores en esta estación.

relative to substratum colonized by *M. chilensis* ($F_{S[1,18]} = 33.78$; $P = 5.41 \times 10^{-6}$). The number of recruits was greater in spring than in winter ($F_{S[1,78]} = 11.70$; $P = 2.23 \times 10^{-3}$). In cleared areas, the number of recruits was small in both periods (fig. 6). The substratum provided by sessile or semisessile invertebrate species allows a varied

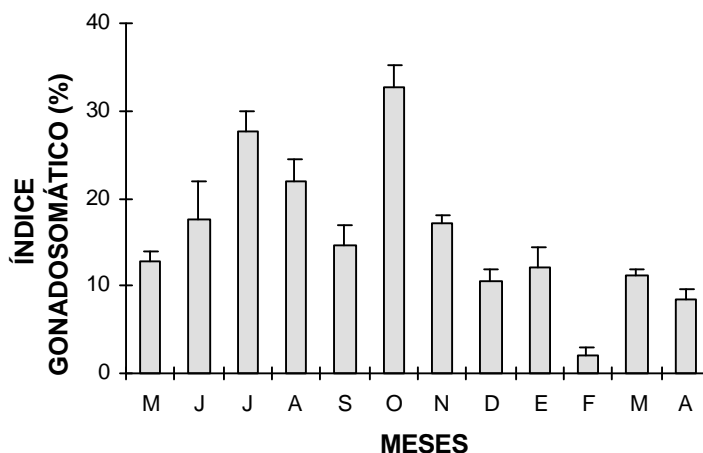


Figura 5. Variaciones mensuales (promedio \pm error estándar) del índice gonadosomático de *Fissurella picta*, entre mayo de 1995 y abril de 1996.

Figure 5. Monthly variations (average \pm standard error) of the gonadosomatic index of *Fissurella picta*, from May 1995 to April 1996.

7. Relación entre las variaciones temporales de la abundancia de juveniles de *Fissurella picta*, con el reclutamiento de *Jehlius cirratus* y el índice gonadosomático de *F. picta*

La abundancia de juveniles de *F. picta* se asoció positivamente con el reclutamiento del cirripedio *J. cirratus* y no con el índice gonadosomático de *F. picta* (tabla 2). Ello se explica porque los periodos de reclutamiento máximo de ambas especies ocurren en un periodo muy definido del año. El índice gonadosomático de *F. picta*, en cambio, tiene una distribución temporal más homogénea.

Zona submareal

Se evidenciaron diferencias significativas en la cantidad de reclutas de *F. picta* en sustratos colonizados previamente por el cirripedio *A. psittacus* respecto a sustratos colonizados por *M. chilensis* ($F_{S[1,18]} = 33.78$; $P = 5.41 \times 10^{-6}$). El número de reclutas fue mayor en primavera que en invierno ($F_{S[1,78]} = 11.70$; $P = 2.23 \times 10^{-3}$). En áreas denudadas, el número de reclutas fue escaso

recruitment of *F. picta*. The fact that there is a greater number of *F. picta* recruits associated with the cirriped *A. psittacus* rather than with substratum covered by *M. chilensis* indicates a relationship between keyhole limpet recruitment and cirriped species.

DISCUSSION

The recruitment of the keyhole limpet *F. picta* was associated with the occurrence of small acorn barnacles in the sublittoral and intertidal zones. This has also been observed for other gastropod species of commercial importance, such as *C. concholepas* (Guisado and Castilla, 1983; L pez and Moreno, 1988; Stotz *et al.*, 1991). However, contrary to that reported for *C. concholepas*, the recruitment of *F. picta* was greater in exposed areas than in protected ones, indicating that the factors that affect recruitment interact complexly with important interspecific variations and among habitats.

The association between recruitment of marine invertebrates and resident species of the substratum has been widely documented (Osman

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Spearman para valores promedios mensuales de reclutamiento de *Fissurella picta* versus reclutamiento de *Jehlius cirratus* e índice gonadosomático de *F. picta*; t = estimador de confianza.

Table 2. Spearman correlation coefficients for mean monthly values of recruitment of *Fissurella picta* versus recruitment of *Jehlius cirratus* and gonadosomatic index of *F. picta*; t = confidence estimator.

	Frecuencia de reclutas de <i>J. cirratus</i>	Frecuencia del índice gonadosomático de <i>F. picta</i>
Correlación de Spearman	0.57	0.086
t calculado	2.30	0.259
Grados de libertad	11	9
t de tabla ($P < 0.05$)	2.201	2.262

en ambos periodos (fig. 6). El sustrato ofrecido por especies de invertebrados sésiles o semisésiles permite el reclutamiento de *F. picta* de una forma variada. El hecho que exista una mayor cantidad de reclutas de *F. picta* asociada con el cirripedio *A. psittacus* antes que en sustratos cubiertos de *M. chilensis*, da cuenta de una relación en el reclutamiento de la lapa con especies de cirripedios.

DISCUSIÓN

El reclutamiento de la lapa, *F. picta*, se asoció con la presencia de pequeños balanomorfos, tanto en la zona submareal como intermareal. Ello ha sido verificado también en otras especies de gastrópodos de interés comercial como *C. concholepas* (Guisado y Castilla, 1983; López y Moreno, 1988; Stotz *et al.*, 1991). Sin embargo, a diferencia de lo registrado para *C. concholepas*, en *F. picta* el reclutamiento fue mayor en las zonas expuestas que en las zonas protegidas. Ello indica que los factores que influyen en el reclutamiento interactúan de modo complejo con importantes variaciones interespecíficas y entre ambientes.

La asociación del reclutamiento de invertebrados marinos con especies previamente establecidas en el sustrato ha sido ampliamente documentada (Osman *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1993). Sin embargo, las causas pueden ser

et al., 1989; Rodríguez *et al.*, 1993), and may be due to different causes, such as a preference for rough surfaces or small crevices (Chabot and Bourget, 1988; López and Moreno, 1988), chemical cues (Rodríguez *et al.*, 1993) or biotic interactions (Hawkins, 1983; Keough, 1984; Connell, 1985; Moreno, 1995). For *F. picta*, microtopographic factors related to shelter may be more important than other factors, because its recruitment is associated with different cirriped species, such as *A. psittacus* in the sublittoral zone and *J. cirratus* and *C. scabrosus* in the intertidal zone.

These results do not concur with those of previous studies: González *et al.* (1991) found *Fissurella* spp. recruits associated with *Gelidium chilensis* (Rhodophyta, Gelidiaceae), whereas Oliva and Castilla (1986) associated *Fissurella* spp. recruits with *Perumytilus purpuratus* (Mollusca, Mytilidae); Navarrete (1995) found that recruitment of *F. picta* is associated with the algae *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta, Lessoniaceae) and *Corallina chilensis* (Rhodophyta, Corallinaceae). These differences may be due to the fact that each study covered different individual sizes and habitats. González *et al.* (1991) worked with individuals of 0.44 to 2.80 mm in length and did not include microhabitats with a predominance of cirripeds. It should also be noted that the recruits were only

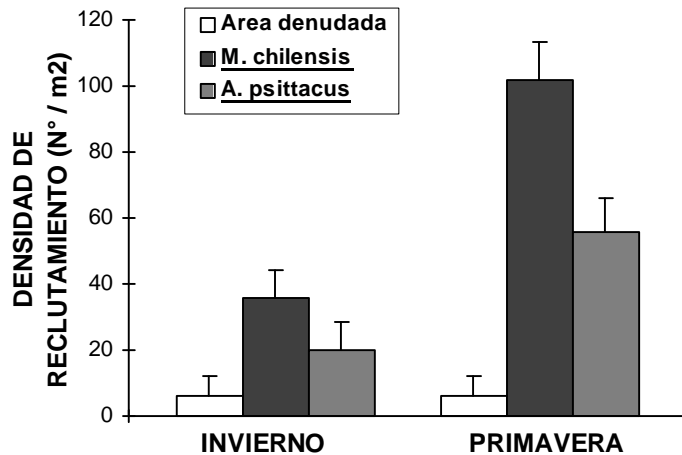


Figura 6. Número promedio de reclutas de *Fissurella picta* (\pm error estándar) en áreas colonizadas por el cirripedio *Austromegabalanus psittacus*, el mitílido *Mytilus chilensis* y en áreas denudadas.

Figure 6. Average number of *Fissurella picta* recruits (\pm standard error) in areas colonized by the cirriped *Austromegabalanus psittacus*, the mytilid *Mytilus chilensis* and in cleared areas.

variadas, tales como preferencia por superficies rugosas o pequeñas grietas (Chabot y Bourget, 1988; L pez y Moreno, 1988), inductores qu micos (Rodr guez *et al.*, 1993) o interacciones bi ticas (Hawkins, 1983; Keough, 1984; Connell, 1985; Moreno, 1995). En el caso de *F. picta*, factores de microtopograf a, relacionados con el resguardo, pueden ser m s importantes que otros, debido a que el reclutamiento est  asociado con diferentes especies de cirripedios, como *A. psittacus* en la zona submareal y *J. cirratus* y *C. scabrosus* en la zona intermareal.

Estos resultados difieren de estudios previos: Gonz lez *et al.* (1991) encontraron que *Fissurella* spp. recluta en asociaci n con *Gelidium chilensis* (Rhodophyta, Gelidiaceae), mientras que Oliva y Castilla (1986) asociaron los reclutas de *Fissurella* spp. con *Perumytilus purpuratus* (Mollusca, Mytilidae); Navarrete (1995) encontr  que el reclutamiento de *F. picta* ocurre asociado con las algas *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta, Lessoniaceae) y *Corallina chilensis*

identified to the generic level. Navarrete (1995) studied specimens of up to 10 mm in length, and indicated that *F. picta* recruits these sizes in semiexposed and protected areas at Mehu n. However, the differences in tidal exposure between Mehu n (exposed) and Metri (protected) make it difficult to compare the concepts of exposed or protected microhabitats. Furthermore, the faunistic and floristic compositions of the intertidal zone of both sites are completely different (Buschmann, 1992).

The different sizes selected to determine recruitment are also important. As indicated by Gonz lez *et al.* (1991), the 20-mm juveniles used in this study and in that of Oliva and Castilla (1986) may migrate as they grow. This could be related to the quality of the shelter and food that the microhabitats provide to different sized specimens.

The results obtained in this study are in agreement with those recorded for the Mehu n Marine Reserve in southern Chile, where recruitment of

(Rhodophyta, Corallinaceae). Estas diferencias podrían deberse a que cada estudio consideró diferentes tallas individuales y al tipo de ambiente. González *et al.* (1991) trabajaron con individuos de 0.44 a 2.80 mm de longitud y no consideraron dentro de los microambientes estudiados aquellos en que dominan los cirripedios. Debe señalarse también que los reclutas sólo se identificaron a nivel genérico. Navarrete (1995) trabajó con ejemplares de hasta 10 mm de longitud, evidenciando que *F. picta* recluta a estos tamaños en zonas semiexpuestas y protegidas en Mehuín. Sin embargo, las diferencias en la exposición al oleaje entre Mehuín (zona abierta) y Metri (zona protegida) hacen poco comparables los conceptos de expuesto o protegido del oleaje de los microambientes en ambos sitios. Del mismo modo, la composición faunística y florística de la zona intermareal de ambos sitios son completamente diferentes (Buschmann, 1992).

La diferencia en el tamaño elegido para determinar el reclutamiento es importante, por cuanto, como señalan González *et al.* (1991), los juveniles de 20 mm, utilizados tanto en este estudio como en el de Oliva y Castilla (1986), pudieran haber realizado migraciones a medida que crecen. Ello puede estar relacionado con la distinta calidad del refugio y alimento que significan los microambientes para ejemplares de diferente tamaño.

En cambio, los resultados obtenidos en este estudio se asocian con aquellos registrados en la Reserva Marina de Mehuín, en el sur de Chile, en donde el reclutamiento de *F. picta* ha decrecido (Duarte *et al.*, 1994). Esto ha sido explicado por Duarte y Ascencio (1995) como una consecuencia del descenso de sustrato específico de *F. picta*, que recluta junto a cirripedios. En esta área, una de las primeras actividades como Reserva fue eliminar la acción humana, lo que determinó que se incrementaran las poblaciones de *C. concholepas*, gastrópodo de elevado interés comercial, decreciendo a su vez las poblaciones de cirripedios, de las cuales se alimenta *C. concholepas*. Esto ha incidido en una disminución del sustrato específico para el reclutamiento de *F. picta* (Moreno *et al.*, 1986), sugiriéndose una relación causal.

F. picta has decreased (Duarte *et al.*, 1994). Duarte and Ascencio (1995) reported that this is a consequence of the decrease in specific substratum of *F. picta*, which recruits with cirripeds. In this area, one of the first activities as a Reserve was to eliminate human activity, which resulted in an increase in populations of *C. concholepas*, a gastropod of high commercial interest, which in turn decreased the populations of cirripeds that *C. concholepas* feed on. This has caused a decline in specific substratum for the recruitment of *F. picta* (Moreno *et al.*, 1986), and indicates a causal relationship.

The results indicate that during the year, *F. picta* first settles in the sublittoral zone and then recruits in the intertidal zone. Only one maximum monthly representation of 10.14% of the entire population was observed in the intertidal zone, and recruits smaller than 10 mm rarely occurred in the microhabitats studied. In the sublittoral zone, on the other hand, most of the recruits were smaller than 10 mm length. Desiccation could be a limiting factor in the distribution of smaller *F. picta* individuals, since there was a greater density of recruits in the low intertidal than in the high intertidal and in exposed areas than in protected ones. In the intertidal zone of Metri Bay, which is a protected area with tidal amplitudes of up to 7 m (Buschmann, 1992), this factor may affect the recruitment of individuals smaller than 10 mm, because this cannot occur in more exposed areas or in areas with smaller differences in tidal amplitude.

Recruitment was constant throughout the year, with a maximum in spring. This concurs with previous records on recruitment for the intertidal zone (Jara and Moreno, 1983) and with data on reproduction and frequency of mature keyhole limpets (Bretos *et al.*, 1988; M. Pérez, personal communication). However, this relation was lower than that of recruitment with cirripeds; gonadal maturity may have a greater association with larval settlement. Given that the recruits are smaller than 20 mm and around 10 months old, it is probable that the correlation between maturity of adult specimens of *F. picta* and recruitment is a

Los resultados indican que *F. picta* asienta, principalmente, en la zona submareal y recluta, posteriormente, en la zona intermareal, a través de todo el año. Los reclutas encontrados en la zona intermareal alcanzaron sólo una representación mensual máxima de un 10.14% de la población total de *F. picta*; además, reclutas inferiores a 10 mm fueron excepcionalmente encontrados en los microambientes estudiados. Por el contrario, en la zona submareal, la mayor parte de los reclutas tenían menos de 10 mm de longitud. La desecación podría ser un factor limitante para la distribución de los individuos menores de *F. picta*, dado que existió una mayor densidad de reclutas en el intermareal inferior que en la zona alta y en zonas expuestas que protegidas del oleaje. Es probable que en la zona intermareal de Bahía Metri, que es un lugar protegido del oleaje y con amplitudes de mareas de hasta 7 m (Buschmann, 1992), dicho factor influya en el reclutamiento de individuos menores que 10 mm, lo que puede no ocurrir en lugares más expuestos al oleaje o con menores diferencias en la amplitud de mareas.

El reclutamiento fue continuo a través de todo el año, con un máximo en primavera, lo que concuerda con los registros previos sobre reclutamiento en la zona intermareal (Jara y Moreno, 1983) y con los datos sobre reproducción y frecuencia de individuos maduros de lapas (Bretos *et al.*, 1988; M. Pérez, comunicación personal). Sin embargo, esta última relación fue menor que la existente con el reclutamiento de cirripedios; es probable que la madurez gonádica pueda asociarse más bien con el asentamiento larval. Dado que los reclutas son individuos de menos de 20 mm y de aproximadamente 10 meses de edad, es probable que la correspondencia entre madurez de ejemplares adultos de *F. picta* y reclutamiento sea una sincronía temporal, ya que los reclutas con aproximadamente un año de edad corresponden al desove del año anterior.

A pesar de la importancia de la intensidad y periodicidad del reclutamiento en la dinámica de poblaciones (Underwood y Fairweather, 1989), fundamentalmente en las especies que son

temporal synchrony, since the recruits of approximately one year of age correspond to the previous year's spawning.

In spite of the importance of the intensity and periodicity of recruitment in population dynamics (Underwood and Fairweather, 1989), especially of species that are intensely exploited, there are few studies on the settlement and recruitment of keyhole limpets from Chile.

The variation in recruitment of marine invertebrates within a population may define the number of individuals that reach maturity (Bertness, 1989), as well as the reproductive potential and condition of those that reach maturity (Wetthey, 1984; Sutherland, 1990). Recruitment also affects population size, both within and among years, as well as the age structure of the populations (Gaines and Roughgarden, 1985; Roughgarden *et al.*, 1985).

The analysis of the available information suggests that recruitment of *F. picta* depends on the size of the specimens, environmental conditions, such as wave exposure, and on the composition of the resident organisms of the substrata.

Knowledge of the factors that determine the recruitment of *F. picta* and of its biological interactions is fundamental for its management, since it is one of the most important species in the keyhole limpet fishery landings of southern Chile (Bretos *et al.*, 1988) and its levels of exploitation over the past years have increased (Servicio Nacional de Pesca, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996), due to its high commercial value (Bretos, 1988).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was financed by FONDECYT (project 040-93) and the Dirección de Investigación y Postgrado of the Universidad de Los Lagos (project 304.18). Our thanks to Verónica Riquelme for her help with the drawings, and to the anonymous reviewers for their observations. The work of Pedro A. Vergara is part of the Programa de Magister en Ciencias, Mención

intensamente explotadas, los antecedentes existentes sobre el asentamiento y reclutamiento de lapas en Chile son escasos.

En el ámbito de poblaciones, la variación en el reclutamiento de invertebrados marinos puede explicar el número de individuos que alcanzan la madurez (Bertness, 1989), así como el potencial reproductivo y condición de los individuos que alcanzan la madurez (Wetthey, 1984; Sutherland, 1990). El reclutamiento es también un factor que influye en las fluctuaciones del tamaño poblacional, tanto dentro como entre años, así como en la estructura de edad de las poblaciones (Gaines y Roughgarden, 1985; Roughgarden *et al.*, 1985).

El análisis de la información disponible sugiere que el reclutamiento de *F. picta* depende de la talla de los ejemplares, las condiciones ambientales como exposición al oleaje y la composición de organismos residentes en los sustratos.

El conocimiento de los factores que determinan el reclutamiento y de las interacciones biológicas en que participa *F. picta* es fundamental para su manejo, ya que ésta es una de las especies más importantes en los desembarques pesqueros de lapas en el sur de Chile (Bretos *et al.*, 1988) y sus niveles de extracción en los últimos años han sido crecientes (Servicio Nacional de Pesca, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996) debido a su alto valor comercial (Bretos, 1988).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento de FONDECYT (proyecto 040-93) y de la Dirección de Investigación y Postgrado de la Universidad de Los Lagos (proyecto 304.18); se reconoce, asimismo, la colaboración de Verónica Riquelme en la confección de gráficos, así como las observaciones de los correctores anónimos. El trabajo desarrollado por uno de los autores (Pedro A. Vergara) corresponde a actividades del Programa de Magister en Ciencias, Mención Producción, Manejo y Conservación de Recursos Naturales, de la Universidad de Los Lagos.

Producción, Manejo y Conservación de Recursos Naturales, of the Universidad de Los Lagos.

English translation by Jennifer Davis.

REFERENCIAS

- Bertness, M.D. (1989). Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology*, 70(1): 257–268.
- Bretos, M. (1988). Pesquería de lapas en Chile. *Medio Ambiente*, 9: 7–12.
- Bretos, M., Gutiérrez, J.O. y Espinoza, Z. (1988). Estudio biológico para el manejo de *Fissurella picta*. *Medio Ambiente*, 9: 28–34.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. and Laake, J.L. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological population. *Wildlife Monogr.*, 72: 10–202.
- Buschmann, A.H. (1992). Algal communities of a wave-protected intertidal rocky shore in southern Chile. In: U. Seeliger (ed.), *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press, San Diego, pp. 91–104.
- Chabot, R. and Bourget, E. (1988). Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of cypris larvae. *Mar. Biol.*, 97: 45–56.
- Connell, J.H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 11–45.
- Duarte, W. y Ascencio, G. (1995). Cambios en el largo plazo en la densidad poblacional de fisurélidos (Mollusca, Archaeogastropoda) en la Reserva Marina de Mehuín. Resúmenes, Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Mar del Plata, Argentina, p. 71.
- Duarte, W., Ascencio, G. y Moreno, C. (1994). Fluctuaciones en el largo plazo de 4 especies de *Fissurella* en la Reserva Marina de Mehuín. Resúmenes, XIV Jornadas de Ciencias del Mar, Puerto Montt, Chile, p. 143.
- Gaines, S.D. and Roughgarden, J. (1985). Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 82: 3707–3711.

- González, S.A., Stotz, W., Toledo, P., Jorquera, M. y Romero, M. (1991). Utilización de diferentes microambientes del intermareal como lugares de asentamiento por *Fissurella* spp. (Gastropoda: Prosobranchia) (Palo Colorado, Los Vilos, Chile). Rev. Biol. Mar. (Valparaíso), 26(2): 325–338.
- Guisado, C. and Castilla, J.C. (1983). Aspects of the ecology and growth of an intertidal juvenile population of *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae) at Las Cruces, Chile. Mar. Biol., 78: 99–103.
- Hawkins, S.J. (1983). Interactions of *Patella* and macroalgae with settling *Semibalanus balanoides* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 71: 55–72.
- Jara, F. y Moreno, C. (1983). Calendario de reclutamiento de organismos epibentónicos móviles de la zona mesomareal de Mehuín, Chile. Medio Ambiente, 62(2): 72–79.
- Keough, M.J. (1984). Dynamics of the epifauna of the bivalve *Pinna bicolor* interactions among recruitment, predation and competition. Ecology, 65: 677–688.
- Lépez, M.I. y Moreno, C.A. (1988). Reclutamiento de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) (Gastropoda, Muricidae) en la costa de Valdivia: Influencia de los adultos y del tipo de hábitat. Biol. Pesquera, 17: 47–56.
- May, R.M. (1984). Exploitation of Marine Communities. Springer-Verlag, Berlin, 367 pp.
- Moreno, C. (1995). Macroalgae as a refuge from predation for recruits of the mussel *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) in southern Chile. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 191: 181–193.
- Moreno, C.A., Lunecke, K.M. and Lépez, M.I. (1986). The response of an intertidal *Concholepas concholepas* (Gastropoda) population to protection from Man in southern Chile and the effects on benthic sessile assemblages. Oikos (Copenhagen), 46: 359–364.
- Moreno, C., Godoy, C., Villouta, E. y Lépez, M.I. (1987). Explotación de recursos bénticos litorales: una alternativa derivada de la protección de áreas. En: P. Arana (ed.), Manejo y Desarrollo Pesquero. Univ. Católica de Valparaíso, pp. 51–58.
- Navarrete, M.F. (1995). Descripción del microhábitat de reclutamiento de *Fissurella picta* (Gmelin, 1791) y *F. nigra* (Lesson, 1831) en la Reserva Marina de Mehuín, Valdivia. Tesis de Biología Marina, Universidad Austral de Chile, Valdivia (Mimeo.), 63 pp.
- Oliva, D. and Castilla, J.C. (1986). The effect of human exclusion on the population structure of the key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of central Chile. Mar. Ecol. (PSZNI), 7: 201–217.
- Osman, R.W., Whittatch, R.B. and Zajac, R.N. (1989). Effect of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 54: 61–73.
- Rodríguez, S.R., Ojeda, F.P. and Inestroza, N.C. (1993). Settlement of benthic marine invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser., 97: 193–207.
- Roughgarden, J., Iwasa, Y. and Baxter, C. (1985). Theory of population processes for marine organisms. I. Demographics of an open marine population with space-limited recruitment. Ecology, 66(1): 54–67.
- Servicio Nacional de Pesca (1992). Anuario Estadístico de Pesca del Año 1991. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso, Chile, 192 pp.
- Servicio Nacional de Pesca (1993). Anuario Estadístico de Pesca del Año 1992. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso, Chile, 190 pp.
- Servicio Nacional de Pesca (1994). Anuario Estadístico de Pesca del Año 1993. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso, Chile, 239 pp.
- Servicio Nacional de Pesca (1995). Anuario Estadístico de Pesca del Año 1994. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso, Chile, 239 pp.
- Servicio Nacional de Pesca (1996). Anuario Estadístico de Pesca del Año 1995. Servicio Nacional de Pesca, Valparaíso, Chile, 224 pp.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1979). Biometría. H. Blume Ed., Madrid, 832 pp.
- Stotz, W.B., De Amesti, P., Martínez, D.J. y Pérez, R. (1991). Lugares de asentamiento y desarrollo de juveniles tempranos de *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) en ambientes inter y submareales de la IV Región, Coquimbo, Chile. Rev. Biol. Mar., 26(2): 339–350.
- Sutherland, J.P. (1990). Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. Ecology, 71(3): 955–972.
- Underwood, A.J. and Fairweather, P.G. (1989). Supply-side ecology and benthic marine assemblages. Trends in Ecology & Evolution, 4: 16–20.
- Wethey, D.S. (1984). Spatial pattern in barnacle settlement day to day changes during the settlement season. J. Mar. Biol. Assoc. UK, 64: 687–698.