



**UNIVERSIDAD CATÓLICA
DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS**

Inversión somática y reproductiva de *Celleporella hyalina* (Bryozoa) en
respuesta al uso de diferentes sustratos

Por

MOISÉS TIMOTEO RAIN MONTECINOS

**MEMORIA PARA OPTAR AL
TÍTULO PROFESIONAL DE BIÓLOGO MARINO**

Profesor guía: JUAN MIGUEL CANCINO CANCINO

Concepción, Chile

2017

ACTA DE CERTIFICACIÓN



UNIVERSIDAD CATÓLICA DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN

Certifico que el presente trabajo de Memoria de Título se realizó bajo mi dirección y ha sido aprobado.

Profesor guía: Juan Miguel Cancino Cancino

Declaro que el contenido de esta Memoria de Título no ha sido presentado total o parcialmente para optar a otro Título o Grado Académico.

Moisés Timoteo Rain Montecinos

Nota del Examen de Título: ____

Fecha de aprobación del Examen de Título:

_____ de _____ de 201_

Ministro de Fe: _____

A mis padres, familia e iglesia

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo del Dr. Juan Cancino Cancino por su disposición en el acompañamiento durante el desarrollo de este trabajo, a los profesores del curso Habilitación Profesional; Dra. Florence Tellier y Konrad Górski, por su ayuda y paciencia en el proceso de esta Memoria. También a la Mg. María Cristina Orellana por sus consejos y apoyo en algunos momentos de inestabilidad.

Agradezco a los Dr. Antonio Brante y Dra. Florence Tellier, a los encargados de laboratorio, Karla Pérez y Francisco Silva, y al Dr. Guillermo Herrera, por facilitarme un espacio en sus laboratorios.

Agradezco el compañerismo de Linette Orozco, Caroline Nova, Jocelyn Guevara y de todos los que somos partes de la generación 2012.

También agradezco al Dr. Mario George-Nascimento y a los Magister Javier Pinochet y Luis Umaña por su ayuda en compartiendo sus conocimientos teóricos conmigo.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen	vi
Abstract	vii
Introducción.....	1
Aspectos generales	1
Polimorfismo en los zooides de las colonias de <i>Celleporella hyalina</i>	1
Distribución geográfica y sustratos en los que vive <i>C. hyalina</i>	1
Respuestas de atributos de historia de vida a las fuerzas selectivas por la naturaleza del sustrato	3
Hipótesis.....	5
Hipótesis General	5
Hipótesis Específicas.....	5
Objetivos	6
Objetivo General	6
Objetivos Específicos	6
Métodos.....	7
Área de estudio.....	7
Recolecta de muestras	7
Observación, identificación y criterios.....	7
Primer zooide reproductivo	8
Inversión somática y reproductiva	10
Análisis estadístico	10
Resultados	12
Inversión somática y reproductiva	12
Primer zooide reproductivo	15
Tamaño colonial y número total de zooides reproductivos en ambos sustratos	18
Discusión.....	21

Inversión reproductiva y somática	21
Primer zooide reproductivo	22
Tamaño colonial y número total de zooides reproductivos en ambos sustratos	24
Otras observaciones.....	25
Conclusiones.....	27
Referencias bibliográficas	28

RESUMEN

Los briozoos son invertebrados incrustantes que viven sobre rocas y como epífitos en macroalgas. En la costa de Chile es posible encontrar colonias del briozoo *Celleporella hyalina* sobre ambos tipos de sustratos, y aunque se ha descrito que sobre algas esta especie inicia su reproducción sexual a un pequeño tamaño colonial, no existen estudios comparativos de este y otros atributos de historia de vida, entre colonias conespecíficas que viven sobre ambos tipos de sustratos. En el presente trabajo se estudió si las colonias de *C. hyalina* recolectadas sobre algas y sobre rocas muestran diferencias en cuanto a: 1) tamaño a la primera reproducción (número de zooides somáticos al primer zoide reproductivo); 2) inversión somática y 3) inversión reproductiva (proporción de zooides somáticos v/s zooides reproductivos) en función de su tamaño colonial. Se espera que las colonias de *C. hyalina* sobre algas inicien la reproducción, y su inversión reproductiva, a un menor tamaño colonial que sobre rocas. Concordante con lo esperado, los resultados muestran diferencias entre sustratos tanto en el tamaño colonial a la primera reproducción como en los patrones de inversión reproductiva y somática. Colonias de *C. hyalina* en alga inician la reproducción y la inversión reproductiva a tamaños menores que en el sustrato rocas. Además, al momento del estudio, la proporción de colonias reproductivas fue mayor sobre algas que sobre rocas. El presente estudio es el primero que determina, para esta especie, el tamaño del inicio de la reproducción sexual y la inversión reproductiva, sobre rocas. Además, es el primero que muestra evidencias de la existencia de diferentes respuestas en los atributos de historia de vida de *C. hyalina* al vivir sobre sustratos diferentes.

Palabras clave: autozooides, *Celleporella hyalina*, inversión, sustrato, zooides reproductivos.

ABSTRACT

Bryozoans are encrusting invertebrates living on rocks and as epiphytes in macroalgae. On the coast of Chile, it is possible to find colonies of *Celleporella hyalina* on both types of substrates, and although it has been described that on algae this species begins its sexual reproduction at a small colony size, there is no comparative studies of this and other life history attributes, between conspecific colonies living on both types of substrates. In this work I studied if colonies of *C. hyalina* collected on seaweed and on rocks show differences in terms of: 1) size at first reproduction (number of somatic zooids to the first reproductive zooid); 2) somatic investment and 3) reproductive investment (proportion of somatic zooids v/s reproductive zooids) depending on their colonial size. It is expected that colonies of *C. hyalina* on algae start reproduction, and reproductive investment, at a smaller colonial size than on rocks. Consistent with expectations, results show significant differences both in somatic and reproductive investment patterns and in colonial size at first reproduction. Colonies of *C. hyalina* on the algal substrate start reproduction and its sexual reproductive investment to a smaller colonial size than those occurring on rocks. In addition, at the time this study was carried out, the proportion of breeding colonies was higher on algae than on rocks. The present study is the first that determines, for this species, the size of the onset of sexual reproduction and reproductive investment, on rocks. In addition, this is the first that shows evidence of the existence of different responses in life history attributes of *C. hyalina* living on different substrates.

Key words: autozooids, *Celleporella hyalina*, reproductive zooids, sexual allocation, substratum.

INTRODUCCIÓN

Aspectos generales

Los Briozoos o ectoproctos son invertebrados coloniales sésiles, se caracterizan por estar compuesto de zooides de pequeño tamaño rodeados de una cápsula exoesquelética de carbonato de calcio y poseen un lofóforo o corona tentacular, estructura que les permite alimentarse del plancton (Aristegui 1983). Las colonias, que son visibles a ojo desnudo, se forman por gemación de nuevos zooides a partir de un primer zooide o ancéstrula, generada por el asentamiento de una larva producida sexualmente (Ryland 1976, Cancino 1983).

Polimorfismo en los zooides de las colonias de *Celleporella hyalina*

El polimorfismo es una condición comúnmente encontrada en algunas especies de briozoos, que es la existencia de diferentes tipos de zooides especializados en diferentes funciones en una misma colonia (Ryland 1976). Esta característica es observable en *Celleporella hyalina* (Pistevos *et al.*, 2011), reconociéndose los autozooides (zooides capaces de alimentarse), los androzooides (machos) y los zooides femeninos, provistos de una cámara de incubación (Cancino & Hughes 1988). La ancéstrula se reconoce por ser un zooide más pequeño que los generados posteriormente (Ryland 1976). En el presente estudio, siguiendo a Ostrovsky *et al.* (2008), Hughes *et al.*, (2009), Pistevos *et al.*, (2011), y a Cancino *et al.*, (en prensa), se clasifica a los zooides de acuerdo a su función en la colonia. Así, los autozooides se clasifican como inversión somática, y los zooides reproductivos (machos y hembras) como inversión reproductiva de la colonia.

Distribución geográfica y sustratos en los que vive *C. hyalina*

Algunas especies de briozoos presentan un amplio rango de distribución geográfica, siendo algunas consideradas incluso como cosmopolitas. Tal es el caso de *C. hyalina* (L), ya que se encuentra distribuida desde las aguas del Ártico hasta las aguas Sub-antárticas (Moyano 1986, Hoare *et al.*, 2001, Navarrete 2004, Cancino *et al.*, en prensa). Estudios

genéticos reconocen que esta especie presenta tres subgrupos, uno de los cuales se encuentra en América del Sur (Chile y sur de Argentina) (Hoare *et al.*, 2001).

C. hyalina habita en las comunidades del litoral marino costero de Chile, creciendo tanto en sustratos inertes, tales como conchas, rocas y otras superficies duras (Gómez *et al.* 2007), y como epibionte sobre sustratos vivos, tales como macroalgas e invertebrados (Moyano & Bustos, 1974, Hoare *et al.*, 2001). Hoare *et al.*, (2001) mencionan que una de las características de las colonias de *C. hyalina* que se encuentran en Chile es que habitan tanto sobre sustratos rocosos como sobre algas. Lo mismo se reporta para esta especie en el Reino Unido (Turner & Todd, 1994).

En el litoral de Chile central, se han observado colonias de *C. hyalina* viviendo sobre rocas y como epífita en los discos de adhesión del alga *Macrocystis pyrifera*. Moyano & Bustos (1974) consideraron a *C. hyalina* como una especie muy abundante en los discos de adhesión de *M. pyrifera*. Cancino & Santelices (1984) evaluaron la importancia de los discos de adhesión del alga *Lessonia nigrescens* para los invertebrados epífitos. Ellos propusieron que los invertebrados que habitan estos discos de adhesión son favorecidos por al menos dos razones; reciben protección contra el oleaje y la depredación (Cancino & Santelices, 1984). Cancino (1986) estudió la ecología de las colonias de *C. hyalina* sobre frondas de *Laminaria saccharina*, trabajo considerado como iniciador de la presente investigación.

En el presente estudio se trabajó con los discos de adhesión del alga *M. pyrifera*, ya que en las láminas de esta especie no se encuentra *C. hyalina*. Uno de los atributos de *M. pyrifera* como sustrato para invertebrados sésiles, como los briozoos, es que dado al gran tamaño del alga y su disco de adhesión es frecuente el desprendimiento de la macroalga completa (por desprendimiento del disco de adhesión) o de parte de ella (láminas y frondas) por herbivoría o por el movimiento del oleaje en zonas expuestas (Graham *et al.*, 2007). *M. pyrifera* de la zona sur de Chile, tiene un tiempo de sobrevivencia de dos años en condiciones óptimas (Santelices & Ojeda, 1984), pero en condiciones desfavorables (fuerte oleaje) la sobrevivencia se reduce (Graham *et al.*, 2007). La pérdida del tejido que

actúa como sustrato para un organismo sésil puede significar la muerte del organismo epibionte. Comparativamente, un sustrato inerte, como la roca, no presenta mortalidad parcial de su superficie, ni tampoco presenta áreas nuevas generadas por crecimiento, como ocurre en las macroalgas. Sobre esta base, se puede afirmar que una de las diferencias entre estos dos tipos de sustratos (roca y alga) es su tiempo de permanencia en el ambiente (Hoare *et al.* 2001). En el presente trabajo se clasifica las rocas como sustrato permanente (Cancino & Hughes, 1988) y a las algas como sustrato efímero (Cancino *et al.*, 1991, Manríquez & Cancino 1996).

Respuestas de atributos de historia de vida a las fuerzas selectivas por la naturaleza del sustrato

La selección natural favorece a los organismos que tienen un mejor desempeño dentro de la población, es decir, a aquellos que sobreviven y se reproducen, pasando una mayor proporción relativa de información genética, que sus congéneres, a la próxima generación (Gallardo 2007). Ramírez y Cancino (1991) mencionan que las larvas lecitotróficas, presentes en la mayoría de los briozoos, desarrollan especializaciones que les permiten seleccionar activamente el sustrato que ocupan las colonias de la especie respectiva. Dadas sus limitaciones energéticas, las larvas se han especializado, por lo que en presencia de sustrato adecuado éstas se asentarían rápidamente. Pero si se considera que los sustratos (roca y alga) presentan diferencias en su permanencia en el ambiente, la selección natural favorecería a las colonias que respondan adecuadamente a la permanencia del sustrato (roca y alga).

En un sustrato efímero la vida podría ser muy corta. Una colonia que se reproduzca tardíamente en ese sustrato no alcanzaría a dejar descendencia, lo cual es una fuerza selectiva que actúa en contra de la reproducción sexual tardía. En un sustrato permanente en cambio, dada la competencia por el sustrato, el crecimiento de la colonia por gemación la pone en contacto con colonias vecinas, las que, dependiendo de su jerarquía competitiva, pueden sobrecrecer o ser sobrecrecidas por otras. En esta situación podría ser

más ventajoso invertir en crecimiento somático y posponer la reproducción sexual a un estado colonial más tardío.

En la literatura se encuentran algunas evidencias indirectas que respaldan las inferencias anteriores. Cancino (1986) evaluó las ventajas y desventajas para la epifauna (incluyendo a *C. hyalina*) de vivir sobre el alga *Laminaria saccharina* (L) de Reino Unido; encontró que *C. hyalina* inicia la reproducción sexual a un pequeño tamaño colonial, lo que concuerda con la corta vida de la lámina de *L. saccharina* (4 meses) en algunas épocas del año (Cancino 1986).

En rocas, en cambio, no existe mucha evidencia del patrón de respuesta en los atributos de la historia de vida de *C. hyalina*. Sin embargo, Turner & Todd (1994) proporciona evidencia de la capacidad competitiva de *C. hyalina* en sustratos rocosos. Ellos examinaron la respuesta de dieciocho especies de briozoos a la competencia intra e inter-específica por sustrato al colonizar paneles artificiales en las costas de Reino Unido, simulando el sustrato natural (roca). Ellos encontraron que las colonias de *C. hyalina* se encontraban en el grupo de los briozoos que perdían la mayoría de los encuentros competitivos, aunque ocasionalmente sobrecrecieron o igualaron a colonias de briozoos de mayor rango competitivo (Turner & Todd, 1994). Por lo tanto esta especie no es un buen competidor. Dada la competencia por espacio, resultaría ventajoso para las colonias de *C. hyalina* que viven en rocas invertir primeramente en crecimiento somático, evitando así ser sobrecrecidas, lo que significaría posponer la reproducción sexual hasta alcanzar un mayor tamaño colonial.

En consideración de lo anterior, en el presente trabajo se determinó si colonias de *C. hyalina* que viven en rocas y algas muestran diferencias significativas en sus atributos de historia de vida, específicamente en 1) el tamaño colonial al que ocurre la primera reproducción, 2) la inversión reproductiva en colonias de distinto tamaño y 3) la inversión somática a distinto tamaño colonial.

HIPÓTESIS

Hipótesis General

El tamaño colonial a la primera reproducción, y la inversión reproductiva y somática de las colonias de *Celleporella hyalina* es diferente entre roca y alga.

Hipótesis Específicas

1. Las colonias en el sustrato alga producen su primer zooide reproductivo a un menor tamaño colonial que las colonias en el sustrato roca.
2. Las colonias en el sustrato alga presentan, en función de su tamaño, una inversión reproductiva mayor que las colonias en el sustrato roca.
3. Las colonias en el sustrato alga presentan, en función de su tamaño, una inversión somática menor que las colonias en el sustrato roca.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar el tamaño colonial a la primera reproducción y el número de autozooides y zooides reproductivos a distintos tamaños coloniales de *Celleporella hyalina* en rocas y algas.

Objetivos Específicos

- O1: Determinar el tamaño colonial al que se produce el primer zooide reproductivo, tanto en rocas como en algas.
- O2: Determinar la inversión reproductiva en colonias de distintos tamaños tanto en rocas como en algas.
- O3: Determinar la inversión somática en colonias de distintos tamaños tanto en rocas como en algas.

MÉTODOS

Área de estudio

Las muestras se obtuvieron de la localidad de Lebu ($37^{\circ}35'32.39''S$, $73^{\circ}40'02.68''O$) en los meses de Marzo, Abril y Mayo de 2017, en el área denominada “El Faro”, donde se observó abundantes colonias de briozoos y *C. hyalina* que viven tanto en rocas como en algas.

Recolecta de muestras

Las muestras consistieron en rocas y algas recolectadas desde el submareal rocoso mediante inmersión por apnea. En terreno, las muestras de rocas fueron colocadas en bolsas plásticas con láminas de algas, esto para evitar el roce de las rocas y daño de las colonias. Las rocas y algas se agitaron en el agua de mar para eliminar elementos que obstaculizaran la visualización de las colonias (arena, invertebrados móviles, etc.). Para las muestras de algas, se recolectaron 20 ejemplares de *Macrocystis pyrifera* al azar con su disco de adhesión, se cortaron los estipes y solo se almacenaron los discos de cada ejemplar. Luego las muestras de ambos sustratos se transportaron a la Facultad de Ciencias en una hielera y se mantuvieron refrigeradas a $5^{\circ}C$.

Observación, identificación y criterios

Para mejorar la visibilidad de las colonias y ayudar en la identificación de la morfología de los zooides, las muestras de ambos sustratos se secaron utilizando una lámpara con luz directa, para acelerar el proceso de evaporación del agua. En ambos sustratos, el proceso de secado generó que las colonias con mayor tiempo de secado se fracturasen, por lo que afectó la revisión de un mayor número de colonias en ambos sustratos.

Para el proceso de identificación de las morfologías de los zooides en las colonias de *C. hyalina* se usó un estereomicroscopio con cámara lucida para dibujar las colonias

de cada sustrato. Las colonias observadas por este medio fueron dibujadas en papel. Se revisaron 60 colonias en rocas y 50 colonias en algas. Luego se utilizó un estereomicroscopio con cámara fotográfica digital. De esta técnica se obtuvieron colonias de mayor tamaño que con la técnica utilizada primeramente. Las colonias se fotografiaron usando el programa ToupView (versión 3.7). Las imágenes obtenidas se editaron en el programa Adobe Acrobat Pro DC (versión 2015). Al zooide correspondiente a la inversión somática se le asignó el color verde (ancéstrula y autozooides), a los zooides correspondientes a la inversión reproductiva se les asignó el color amarillo (macho) y rojo (hembra) (Fig. 1).

Cuando las colonias presentaron doble capa (crecimiento de nuevos zooides (2^{da} capa) sobre la capa antigua de zooides (1^{ra} capa)), primero se dibujó los zooides de la segunda capa removiéndose cuidadosamente por medio de un bisturí hasta sacar totalmente la capa para revisar luego la primera capa. Sin embargo, algunas colonias (en algas principalmente) se fracturaban, por lo tanto, las colonias en ese estado no se siguieron revisando.

Primer zooide reproductivo

Para la primera actividad (tamaño a la que se genera el primer zooide reproductivo), se había considerado obtener de cada disco de adhesión (20 colonias) y de rocas (20 colonias) la colonia reproductiva de menor tamaño colonial (colonias con 1 zooide reproductivo), y así comparar el tamaño colonial a la primera reproducción. Sin embargo, los sustratos no contenían colonias reproductivas de tal tamaño. Para obtener una estimación del tamaño colonial al que se generaría el primer zooide reproductivo se realizó una regresión lineal entre el número de zooides reproductivos versus el tamaño colonial (número de autozooides), despejando de la ecuación el tamaño colonial con el valor de $y=1$.

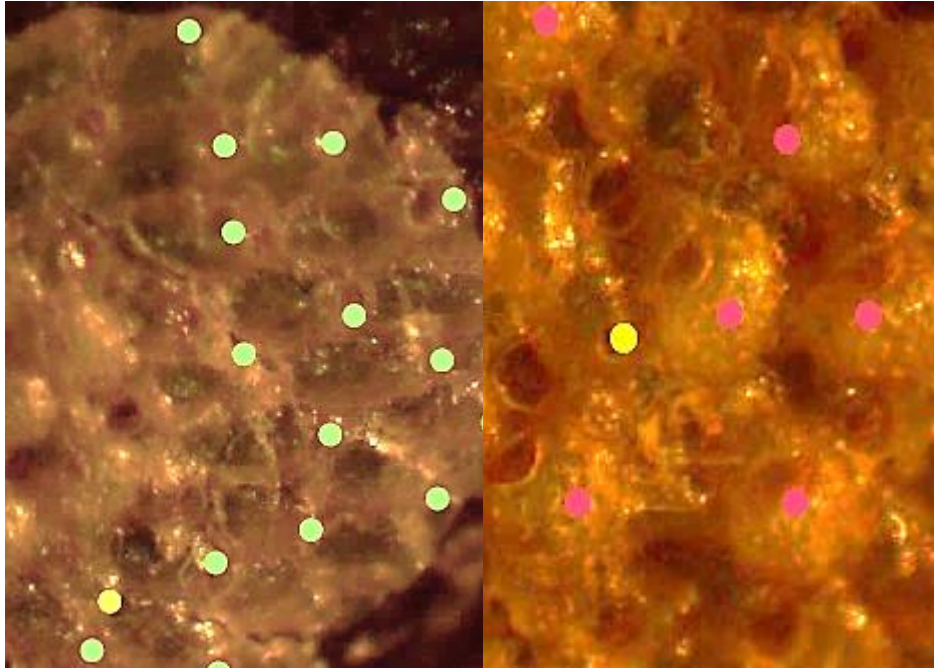


FIGURA 1.

Identificación de los zooides categorizados como inversión somática (punto verde-
autozooides) y como inversión reproductiva (punto amarillo-macho, punto rozado-
hembra).

Inversión somática y reproductiva

Para conocer como ocurre el proceso de inversión somática y reproductiva de las colonias de *C. hyalina* en sustratos rocosos y algas se utilizaron dos índices; el índice de inversión somática y el índice de inversión reproductiva, propuestas por Cancino *et al.*, (en prensa) (Ecuación 1a y 1b). El índice de inversión somática permite estimar la proporción de autozooides en relación al tamaño colonial (autozooides + zooides reproductivos), y el índice de inversión reproductiva permite estimar la proporción de zooides reproductivos en relación al tamaño colonial (autozooides + zooides reproductivos). Para evaluar la inversión somática y reproductiva se usaron el total de colonias observadas en rocas y algas (73 colonias en rocas y 68 colonias en algas). Para evaluar la proporción de colonias reproductivas se usaron 14 colonias de rocas y 27 colonias de algas. Para evaluar la proporción de colonias reproductivas y no reproductivas se usó el total de colonias observadas para cada sustrato.

Análisis estadístico

Para evaluar si existen diferencias significativas en la inversión somática (IS) y a la inversión reproductiva (IR) en colonias de *C. hyalina* en alga y roca, se evaluó primeramente los supuestos del estadístico paramétrico. Como no se cumplieron los supuestos (normalidad y homogeneidad) se utilizó la prueba estadística no paramétrica U-Mann-Whitney. Para evaluar las diferencias en la proporción de colonias reproductivas en rocas y algas se utilizó la prueba no paramétrica χ^2 . Para ejecutar las pruebas estadísticas se utilizó el paquete estadístico STATISTICA (versión 10).

$$\text{Inversión somática } IS = \frac{\text{Número total de autozooides de la colonia}}{\text{Número total de zooides en la colonia} \\ (\text{autozooides} + \text{machos} + \text{hembras})}$$

ECUACIÓN 1a.

Índice de la asignación a la inversión somática.

$$\text{Inversión reproductiva } IR = \frac{\text{Número total de zooides reproductivos de la colonia}}{\text{Número total de zooides en la colonia} \\ (\text{autozooides} + \text{machos} + \text{hembras})}$$

ECUACIÓN 1b.

Índice de asignación a inversión reproductiva.

RESULTADOS

Inversión somática y reproductiva

Para la inversión reproductiva ($n=41$; $U=144,5$; $P=0.226$) y la inversión somática ($n=41$; $U=120,5$; $P=0.0615$) entre los sustratos los resultados no presentan diferencias significativas (Figs. 1 y 2). Sin embargo, si observamos la inversión somática y reproductiva en función de tamaño colonial entre los dos sustratos (Fig. 3), las colonias de *C. hyalina* recolectadas sobre algas (68 colonias) inician la inversión reproductiva a un menor tamaño colonial que las colonias de rocas (73 colonias). Las colonias de *C. hyalina* en rocas asignan exclusivamente a inversión somática hasta tamaños coloniales superiores a 151 zooides, postergando a un mayor tamaño colonial la asignación a la inversión reproductiva (Fig. 3). En algas, en cambio, a tamaños coloniales superiores a 9 zooides, asignan rápidamente a la inversión reproductiva, disminuyendo paulatinamente la asignación a la inversión somática

Dado lo anterior, diferencias en la asignación a la inversión reproductiva y somática en función del tamaño entre roca y alga, va a determinar que exista diferencia en la frecuencia de colonias reproductivas y no reproductivas entre los sustratos (Tabla 1). En rocas, se observó 14 colonias reproductivas y 59 colonias no reproductivas (73 colonias observadas), en cambio, en algas se observó 27 colonias reproductivas y 41 colonias no reproductivas (68 colonias observadas). El análisis estadístico de χ^2 evidenció diferencias significativas en la frecuencia observada de colonias reproductivas entre sustratos, con la mayor cantidad de colonias reproductivas sobre algas ($n=141$; $\chi^2=6,22$; $p= 0,01$).

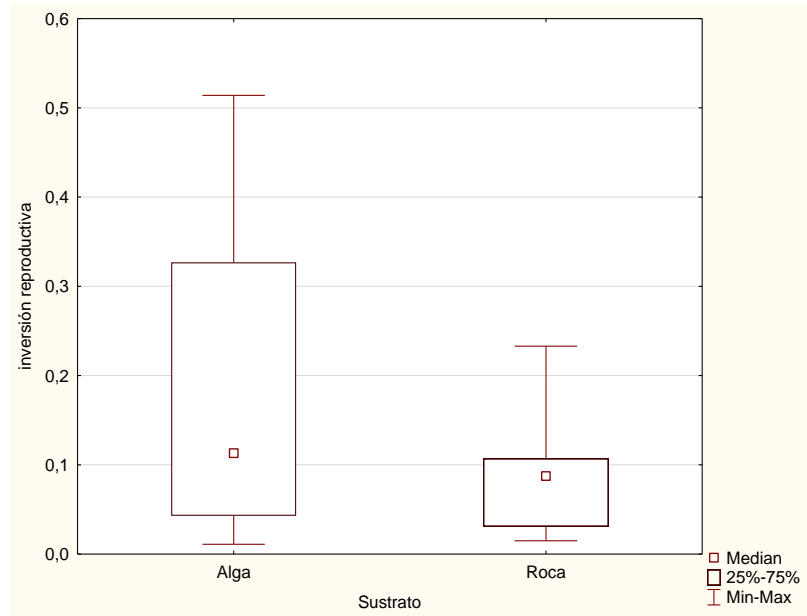


FIGURA 1.

Inversión reproductiva para los dos sustratos.

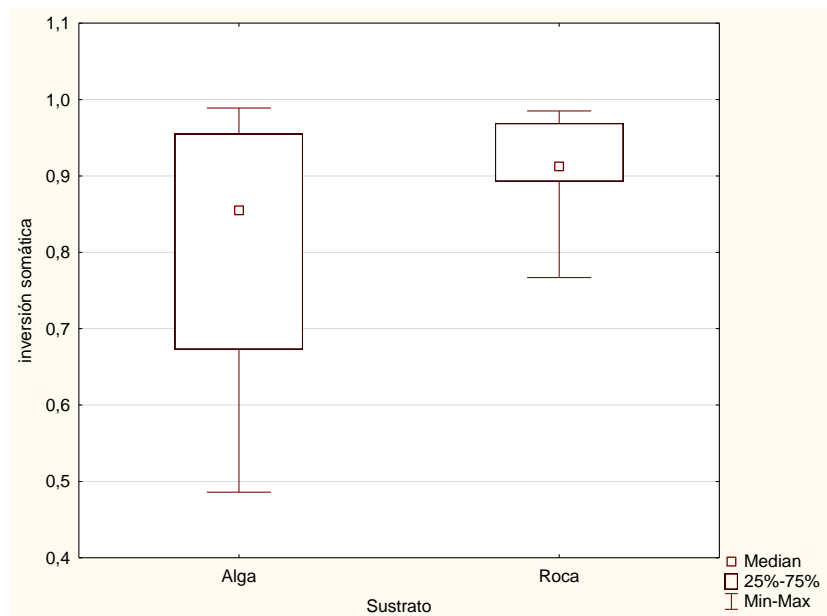


FIGURA 2.

Inversión somática para los dos sustratos.

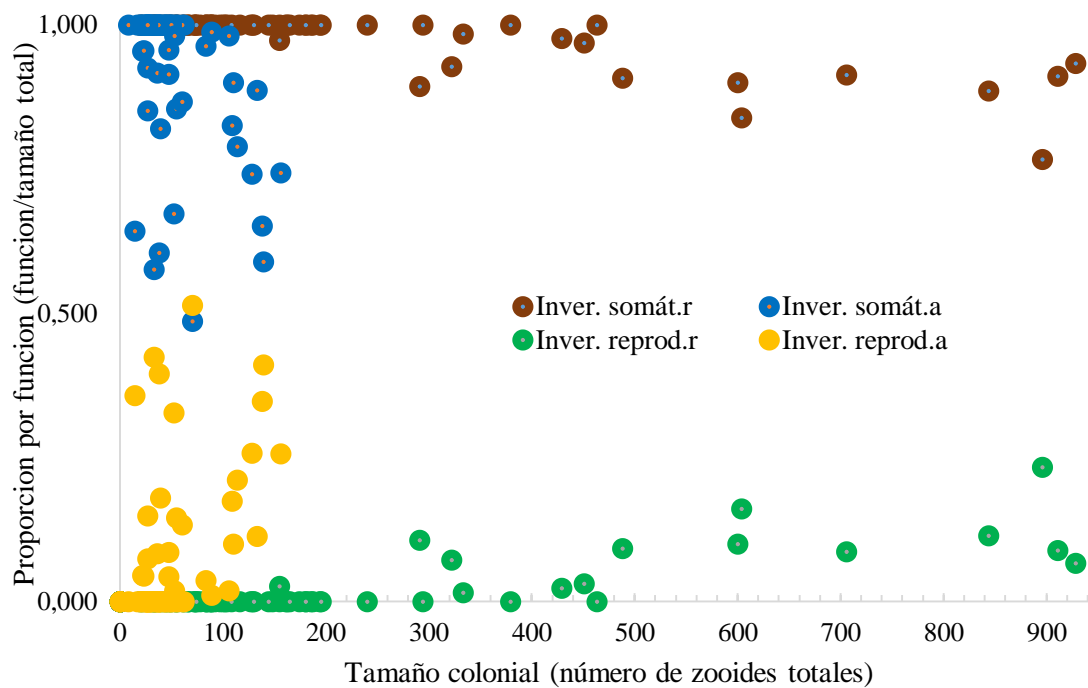


FIGURA 3.

Asignación a la inversión somática y reproductiva de colonias de *C. hyalina* en sustrato roca (r) y alga (a).

TABLA 1.

Colonias reproductivas y no reproductivas a diferentes tamaños.

Sustratos	Observadas	Colonia(s)			
		Reproductivas		Más grande no reproductiva	Más pequeña reproductiva
		No	Si		
Roca	73	59	14	463	151
Alga	68	41	27	62	9
Total	141	100	41		

Primer zooide reproductivo

Respecto al tamaño colonial a la primera reproducción, se encontró que la colonia más pequeña observada en algas tenía 9 autozooides con 5 zooides reproductivos, en cambio, en rocas, el tamaño de la colonia reproductiva más pequeña tenía 151 autozooides con 4 zooides reproductivos. Además, la colonia más grande no reproductiva en algas tenía 62 autozooides. En cambio, la colonia más grande no reproductiva en rocas tenía 463 autozooides (Tabla 1).

Los análisis de regresión del número de zooides reproductivos en función del tamaño colonial, expresado como número de autozooides, mostró relaciones estadísticamente significativas para ambos sustratos, con valores de $r=0,62$ ($p=0,017$, $N=14$) para rocas y $r=0,43$ ($p=0,024$, $N=27$) para algas (Fig. 4 y 5, respectivamente). Usando la ecuación respectiva y despejando para encontrar el tamaño colonial al cual el valor de $y=1$ (1 zooide reproductivo), se obtuvo un valor de 148 autozooides para las colonias en rocas, un valor cercano al de la colonia reproductiva más pequeña observada en este sustrato (151 autozooides y 4 zooides reproductivos). El cálculo de la ecuación de regresión para alga no fue posible, dado a que el intercepto está sobre el eje “y” tomando valores positivos. Pero en este trabajo la colonia más pequeña reproductiva observada tenía 9 autozooides con 5 zooides reproductivos, lo que permite sugerir que a tamaños cercanos a 9 autozooides se inicia la reproducción.

Si comparamos la proporción de colonias reproductivas, en colonias de ambos sustratos clasificadas por rangos de tamaño colonial (Tabla 2) los resultados muestran que un alto número de las colonias del primer rango de tamaño (1-99 autozooides) en algas están reproductivas y en el rango de tamaño siguiente todas las colonias están reproductivas. Por otro lado, las colonias recolectadas sobre rocas iniciaron la reproducción sexual a partir del rango de 100-199 autozooides y sólo después de alcanzar un tamaño colonial superior a 500 autozooides todas ellas se encuentran reproductivas (Tabla 2 y Fig. 6).

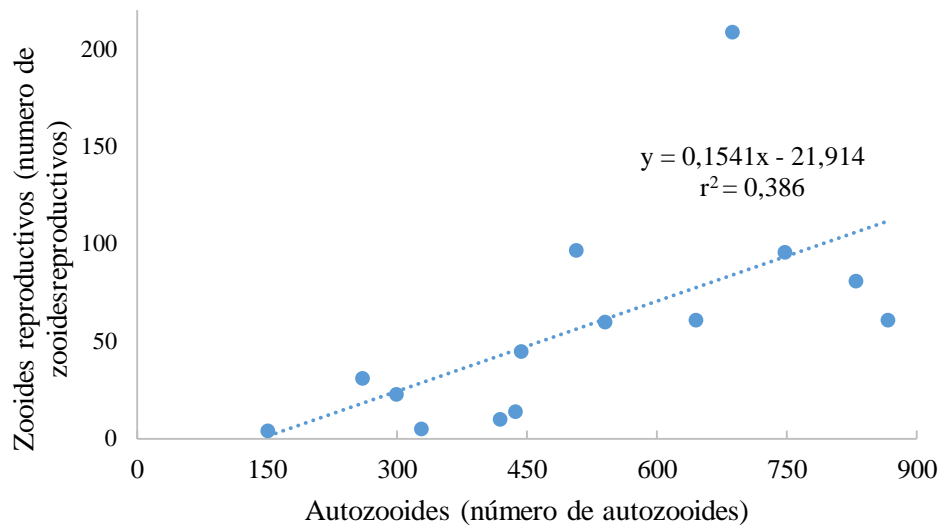


FIGURA 4.

Regresión de la variación en el número de zooides reproductivos en función del número de autozooides en colonias recolectadas en roca.

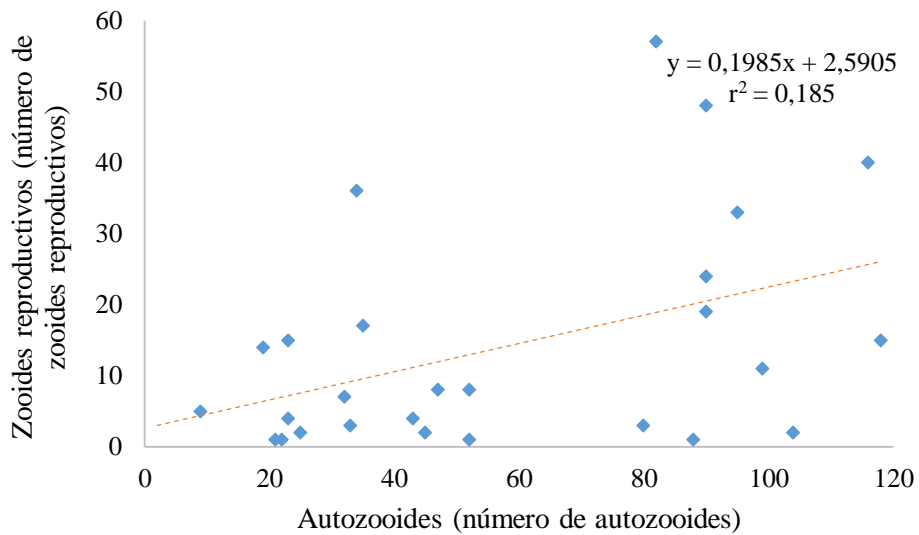


FIGURA 5.

Regresión de la variación en el número de zooides reproductivos en función del número de autozooides en colonias recolectadas en alga.

TABLA 2.

Proporción de colonias reproductiva en ambos sustratos.

Rango de tamaños	Colonias			
	Roca		Alga	
	Total	Reproductivas	Total	Reproductivas
1-99	34	0	65	24
100-199	22	1	3	3
200-299	4	2		
300-399	2	1		
400-499	4	3		
500-599	2	2		
600-699	2	2		
700-799	1	1		
800-899	2	2		
Total	73	14	68	27

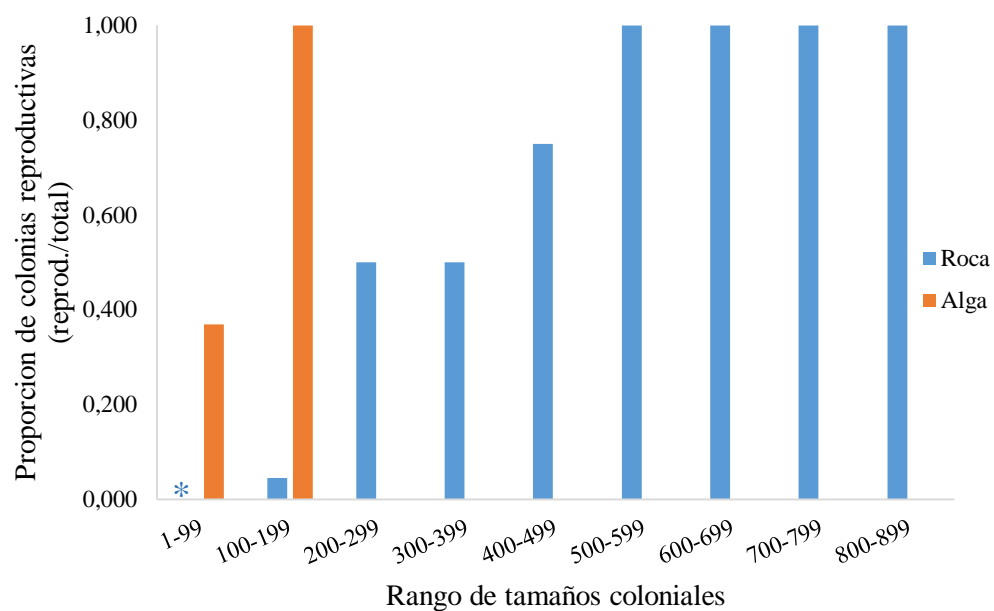


FIGURA 6.

Proporción de colonias reproductivas a diferentes rangos de tamaños coloniales en roca y alga (* indica 34 colonias no reproductivas en rocas en este rango de tamaño).

Tamaño colonial y número total de zooides reproductivos en ambos sustratos

Los resultados de la prueba de U-Mann-Whitney para el tamaño colonial (número total de autozooides por colonia) mostró diferencias significativas entre sustratos ($n=41$; $P<0,01$), siendo la mediana mayor en roca que en algas (Fig. 7). El número de zooides reproductivos por colonia también mostró diferencias significativas entre los sustratos ($n=41$; $P<0,01$, Fig. 8), siendo nuevamente mayor la mediana en rocas que en algas (Tabla 3).

TABLA 3.

Resumen de la evaluación de supuestos para cada variable de estudio, los análisis estadísticos y sus valores.

0

Variable	Sustrato	Evaluación de supuestos		Análisis no parametrico	
		Prueba Homogeneidad	Prueba de Normalidad	U-Mann-Whitney	Mediana
Inversión reproductiva	Roca			p= 0,2264	0,0867
	Alga				0,1725
Inversión somática	Roca			p= 0,0615	0,9132
	Alga	Levene (p>0,05)	Shapiro-Wilk's (p>0,05)		0,8166
Zooides reproductivos	Roca			p= 0,0009	57
	Alga				14
Autozooides	Roca			p=0,000001	512
	Alga				58

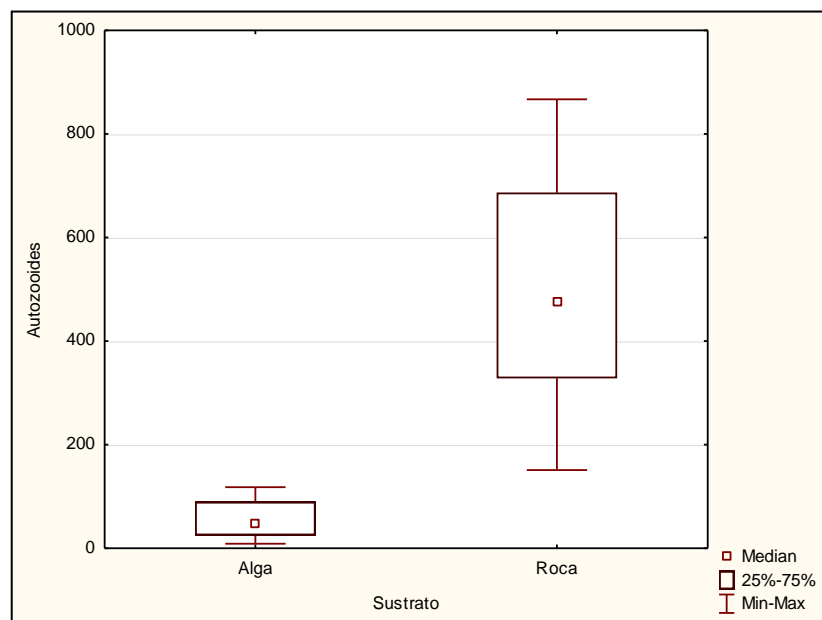


FIGURA 7.

Número promedio de autozooides por colonia en roca y alga.

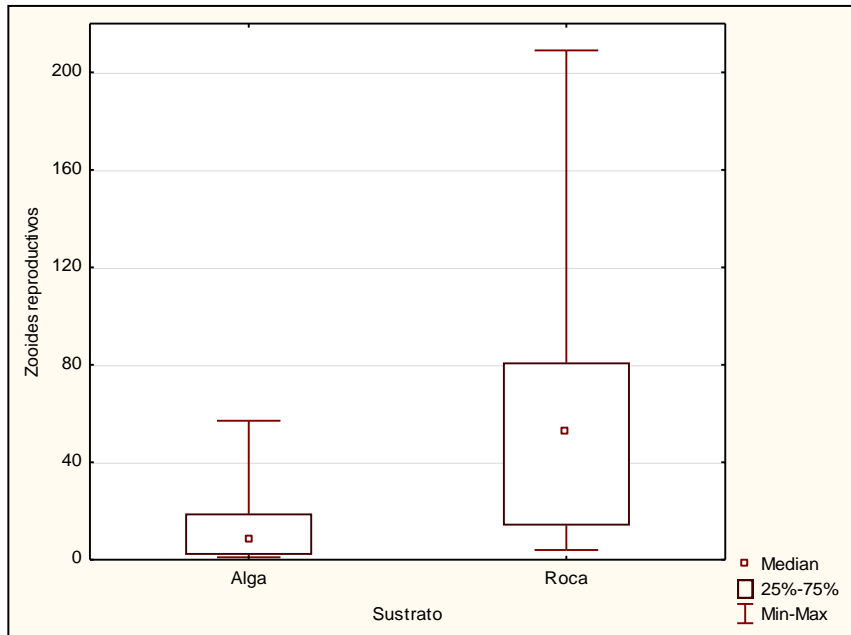


FIGURA 8.

Número promedio de zooides reproductivos por colonia en roca y alga.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que colonias de *C. hyalina* sobre rocas y algas difieren en atributos importantes de historia de vida. Colonias de *C. hyalina* en alga inician la reproducción y la inversión reproductiva a menor tamaño colonial que en rocas. Las colonias de *C. hyalina* en roca asignan en inversión somática a tamaños coloniales mayores que los observados en algas.

Inversión reproductiva y somática

En este trabajo, los resultados del estadístico no mostraron diferencias significativas en la inversión reproductiva y somática entre los sustratos, por lo que no se rechaza la hipótesis nula (Tabla 3). Sin embargo, si observamos la inversión reproductiva en función del tamaño colonial en cada sustrato (Fig. 3) vemos que la inversión reproductiva se inicia a diferentes tamaños coloniales; a menor tamaño colonial en algas y a mayor tamaño en rocas. Cancino (1986) sugiere que los epífitos que se asientan en tejidos efímeros de macroalgas podrían establecer una población reproductiva solo si tienen una edad de madurez sexual menor a la duración del sustrato. Teniendo una madurez sexual a mayor edad no podrían establecer una población reproductora, por lo que el sustrato impondría un límite en los atributos de historia de vida de los epífitos de algas (Bernstein & Jung, 1979). Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que las colonias de *C. hyalina* que se encuentran en *M. pyrifera* en las costas de Lebu inician la inversión reproductiva a un pequeño tamaño colonial (9 autozooides) y disminuyen paulatinamente la inversión somática a medida que el tamaño colonial aumenta. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Bernstein & Jung (1979) en briozoos epífitos de *M. pyrifera* en San Diego, California, entre ellos *C. hyalina*, los que iniciaron la inversión reproductiva 4 o 5 días después del asentamiento.

Con respecto a la proporción de colonias reproductivas y no reproductivas, se encontró que las colonias en algas presentan una mayor frecuencia de colonias reproductivas que en rocas. Considerando que la inversión reproductiva se inicia

tempranamente en algas, se esperaba en este trabajo que la gran mayoría de las colonias en algas estuvieran reproductivas. En roca, en cambio, dado a que la inversión reproductiva comienza a tamaños coloniales mayores que en algas, la frecuencia de colonias reproductivas es menor.

Sobre rocas las colonias de *C. hyalina* inician la inversión reproductiva a tamaños coloniales mayores que en algas. Esto es concordante con los resultados de Turner & Todd (1994) ya que *C. hyalina* es una de las especies con menores valores en la jerarquía competitiva por sustrato, siendo sobrecrecida por otras especies en la mayoría de los encuentros. Según estos autores, la tasa de crecimiento colonial es el principal factor que explica la jerarquía competitiva. Que colonias de *C. hyalina* sobre rocas en Lebu inicien la reproducción sexual a tamaños coloniales superiores a 151 autozooides, indica que inicialmente invierten únicamente en crecimiento somático, lo que aseguraría la mayor tasa de crecimiento posible. Esto permite sugerir que tal respuesta es ventajosa para las colonias en roca, ya que aseguraría un espacio en el sustrato, reduciendo la colonización de éste por otros briozoos, y disminuyendo la competencia interespecífica. Dado que existe una correlación positiva entre el tamaño colonial y el número de zooides reproductivos, las colonias en rocas al alcanzar un tamaño colonial grande aseguran un mayor espacio a la generación de zooides reproductivos. Al generarse pequeños espacios entre las colonias de otras especies que estaban creciendo, las colonias de *C. hyalina* en el sustrato roca crecía en esos espacios formando anillos de nuevos zooides de crecimiento y zooides reproductivos (obs. per.), lo que concuerda con lo afirmado anteriormente.

Primer zooide reproductivo

El inicio de la reproducción en las colonias de *C. hyalina* es diferente entre roca y alga, siendo en algas la colonia más pequeña observada de 9 autozooides y en roca de 151 autozooides. Los resultados obtenidos para algas son consistentes con lo propuesto por Bernstein & Jung (1979), quienes sugieren que las colonias de *C. hyalina* que se encuentren como epífitas en sustratos efímeros iniciarían la reproducción sexual a un tamaño colonial pequeño. La colonia reproductiva de *C. hyalina* más pequeña observada

en Gales tenía 21 autozooides (Cancino 1986). Si comparamos esta información con los briozoos de la Antártica Chilena, que viven sobre algas, algunas especies inician la reproducción con 1 autozooides (*Antarctothoa antarctica*), tamaño mucho menor a lo obtenido en este trabajo (9 autozooides), y otra especie con 19 autozooides (*Antarctothoa boungainvillei*) (Cancino *et al.* en prensa). Moyano (1974) sugiere que las colonias de briozoos que se encuentren en los discos de adhesión de las algas inician la reproducción a un pequeño tamaño colonial, dado a lo limitado del espacio que tienen para crecer. Lo limitado del espacio, según Pistevos *et al.*, (2011) genera en las colonias la rápida obtención de zooides reproductivos, siendo esta respuesta denominada como “rescate reproductivo”.

En rocas, las colonias de *C. hyalina* presentan un inicio de la reproducción a un tamaño colonial grande (148 autozooides), tamaño colonial mayor al observado en algas. La respuesta de las colonias de *C. hyalina* en rocas a iniciar la reproducción a un tamaño colonial grande permite mostrar que la priorización de la energía de las colonias en rocas se asigna preferentemente a crecimiento, a esto se debe el alto número de colonias no reproductivas (34 colonias, Fig. 6). Si las colonias de *C. hyalina* en roca inician la reproducción a tamaños coloniales similares a los observados en alga, dado a su reducido tamaño, son fácilmente sobrecrecidos, por lo que produce la muerte inminente de la colonia por otros briozoos que tienen una tasa de crecimiento más eficiente (Turner & Todd, 1994), aunque hay tamaños coloniales de *C. hyalina* en que ningún briozoo la puede sobrecrecer (conversación con Dr. Juan Cancino). Dado que no fue posible realizar una prueba estadística que permita rechazar o no rechazar la hipótesis nula para el inicio de la primera reproducción, en este trabajo los resultados obtenidos son claros en mostrar tales diferencias. Para trabajos posteriores sería importante obtener las colonias reproductivas con el menor número de zooides reproductivos, para reforzar aún más los resultados obtenidos en este trabajo.

Tamaño colonial y número total de zooides reproductivos en ambos sustratos

Los valores de las medianas para el tamaño colonial (número de autozooides) y el número de zooides reproductivos fue mayor en rocas que en algas (Fig. 7 y 8), siendo estas diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3). Para las diferencias en el tamaño colonial, la mediana obtenida en roca fue mayor (512 autozooides) que en algas (58 autozooides). Esto muestra que en rocas hay una asignación más alta al crecimiento que en algas. Para las diferencias en el número de zooides reproductivos, la mediana obtenida en rocas fue mayor (57 zooides reproductivos) que en algas (14 zooides reproductivos). Esto demuestra que en rocas la asignación a la reproducción es más alta que en algas. Estos resultados no hacen más que confirmar que existen diferencias en los principales atributos de *C. hyalina*, ya que, en rocas, alcanzar tamaños coloniales más grandes permitiría asegurar más espacio para la reproducción, por lo que el número de zooides reproductivos estaría relacionado al aumento del tamaño colonial. En algas, el pequeño espacio que aseguran las colonias produce todo lo contrario a lo observado en roca, donde el número de zooides reproductivos es menor a lo observado en roca.

Los tamaños coloniales de las colonias censadas para cada sustrato son diferentes, siendo la colonia más grande observada de 900 autozooides en rocas y de 200 autozooides en alga. En el caso de haberse obtenido colonias de similar tamaño para ambos sustratos, se hubiera obtenido resultados más poderosos para las diferencias en las inversiones para cada sustrato y las diferencias en el tamaño colonial y número de zooides reproductivos. Para trabajos futuros, sería importante, en el caso de evaluar atributos semejantes a los realizados en este trabajo, obtener colonias de rangos de tamaños similares para cada roca y alga, u otro tipo de sustrato. También, sería importante evaluar las diferencias en los atributos de historia de vida de *C. hyalina* entre otras localidades y en otros sustratos en los que se encuentre esta especie, ya que al ser esta especie muy variable, no es menor esperar que su respuesta en los atributos de historia de vida en otros ambientes pueda conducir a nuevas evidencias. Otra cosa también que sería importante realizar es un seguimiento en el crecimiento de las colonias de *C. hyalina* en ambos sustratos, en el

medio natural o en laboratorio, ya que existen atributos que no se pudieron evaluar directamente en este trabajo (primer zooide reproductivo), o atributos no evaluados en este trabajo (patrón de astogenia, tasa de crecimiento) que serían importante conocer.

Otras observaciones

En las colonias encontradas en rocas y algas, el proceso de asignación a la función somática (gemación de nuevos autozooides) ocurre en la banda de los zooides periféricos (Fig. 9). En las colonias que se encontraban reproductivas tanto, en rocas y algas, el proceso de asignación a la función somática era similar al descrito en colonias no reproductivas, pero la asignación a la función reproductiva (machos y hembras) ocurría en las zonas o áreas más antiguas de la colonia (Fig. 10). Esta descripción es muy similar a la realizada por Sebens (1979) y concordante con lo mencionado por Cancino (1983), permitiendo afirmar que los procesos de asignación por función ocurren simultáneamente en las colonias de *C. hyalina* encontradas en rocas y algas. Cancino & Hughes (1988) y Cancino *et al.* (en prensa) denominan a este proceso como una asignación direccionada, permitiendo que la colonia asigne a la inversión somática (que siga creciendo sobre el sustrato) y al mismo tiempo a la inversión reproductiva (que la colonia pueda reproducirse).

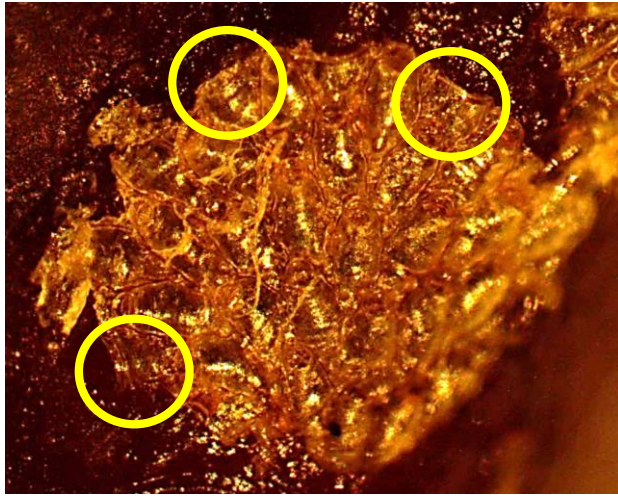


FIGURA 9.

Colonia en sustrato alga con formación de nuevos autozooides (círculos amarillos).

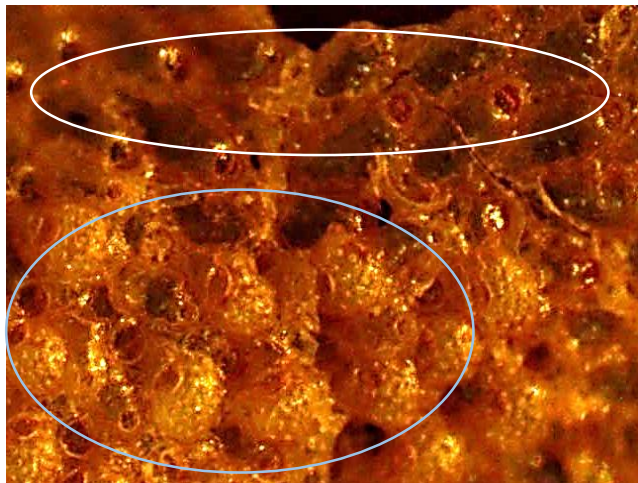


FIGURA 10.

Colonia en roca con formación de zooide reproductivos (circulo azul) sobre la primera capa (círculo blanco).

CONCLUSIONES

Las colonias de *C. hyalina* que habitan en rocas y algas muestran diferencias en sus atributos importantes de historia de vida;

1. La reproducción sexual se inicia a menor tamaño colonial en algas que en rocas.
2. La inversión reproductiva se inicia a menor tamaño colonial en algas que en rocas.
3. Las colonias observadas en algas presentan una inversión somática menor que las colonias en rocas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aristegui J (1983) Estudio faunístico y ecológico de los Briozoos Quilostomados (Cctoprocta, Cheilostomata) del circalitoral de Tenerife. Tesis, Facultad de Biología, Universidad de la Laguna, Tenerife, España.
- Bernstein B, Jung N (1979) Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in southern California. *Ecological Monographs*, 49 (3): 335-355
- Cancino J (1983) Demography of animal modular colonies. Tesis Doctoral, School of Animal Biology, University College of North Wales, Bangor, Reino Unido.
- Cancino J (1986) Marine macroalgae as a substratum for sessile invertebrates: a study of *Celleporella hyalina* (Bryozoa) on fronds of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *Monografías Biológicas*. 4: 279-308.
- Cancino J, Castañeda B, Orellana M (1991) Reproductive strategies in bryozoans: experimental test of the effects of conspecific neighbours. In *Bryozoa Living and Fossil*, ed. F. P. Bigey. Bulletin de la Société des Sciences Naturelle de l'Quest de la France, Mémoire Hors Série 1: 81-88.
- Cancino J, Hughes R (1988) The effect of water flow on growth and reproduction of *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa: Cheilostomata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 112(2): 109-130.
- Cancino J, Moyano H, Manríquez P (En prensa) A comparative study of the reproductive strategy of four related bryozoan species from Antarctica and Wales. *Proceedings of the 17th IBA Conference, as a volume of the Association of Australasian Palaeontologists Memoirs Series*.
- Cancino J, Santelices B (1984) Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta). *Revista Chilena de Historia Natural*. 57: 23-33.
- Gallardo H (2011) *Evolución: El curso de la vida*. 1º edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina. 504

- Gómez A, Wright P, Lunt D, Cancino J, Carvalho G, Hughes R (2007) Mating trials validate the use of DNA barcoding to reveal cryptic speciation of a marine bryozoan taxon. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 274(1607): 199-207.
- Graham M, Vasquez J, Buschmann A (2007) Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. *An Annual Review: Oceanography and Marine Biology*. 45: 39-88.
- Hoare K, Goldson A, Giannasi N, Hughes R (2001) Molecular phylogeography of the cosmopolitan bryozoan *Celleporella hyalina*: ¿cryptic speciation? *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 18(3): 488-492.
- Hughes R, Wright P, Carvalho G, Hutchinson W (2009) Patterns of self compatibility, inbreeding depression, outcrossing, and sex allocation in a marine bryozoan suggest the predominating influence of sperm competition. *Biological Journal of the Linnean Society*. 98(3): 519-531.
- Manríquez P, Cancino J (1996) Bryozoan-macroalgal interactions: do epibionts benefit? *Marine Ecology Progress Series*. 138: 189-197.
- Moyano H (1986) Bryozoa marinos chilenos VI. Cheilostomata Hippothoidae: south eastern Pacific species. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*. 57: 89-135.
- Moyano H, Bustos H (1974) Distribución vertical de briozoos sobre algas del género *Macrocystis* en el golfo de Arauco. *Boletín Sociedad de Biología de Concepción*. Tomo XLVII, 171-179.
- Navarrete A, Cancino J, Moyano H, Hughes R (2004) Morphological differentiation in the *Celleporella hyalina* (Linnaeus, 1767) complex (Bryozoa: Cheilostomata) along the Chilean coast. In *Bryozoan Studies 2004*. Proceedings of the 13th International Bryozoology Association Conference, Concepción, Chile. 207-213.
- Ostrovsky A, Vávra N, Porter J (2008) Sexual reproduction in Gymnolaemate Bryozoa: history and perspectives of the research. *Annals of Bryozoology*. 2: 117-210.

- Pistevos J, Calosi P, Widdiombe, S, Bishop J (2011) Will variation among genetic individuals influence species responses to global climate change? *Oikos*. 120(5): 675-689.
- Ramírez C, Cancino J (1991) Respuesta a la luz y conducta de asentamiento de larvas de *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa). *Revista Chilena de Historia Natural*. 64(1): 29-35.
- Ryland J (1976) Physiology and ecology of marine bryozoans. *Advances in Marine Biology*. 14: 285-443.
- Santelices B, Ojeda F (1984) Population dynamics of coastal forest of *Macrocystis pyrifera* in Puerto Toro, Isla Navarino, Southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 14: 175-183
- Sebens K (1979) The energetics of asexual reproduction and colony formation in benthic marine invertebrates. *American Zoologist*. 19(3): 683-699
- Turner S, Todd C (1994) Competition for space in encrusting bryozoan assemblages: the influence of encounter angle, site and year. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 74(03): 603-622.