

Fecundidad y período reproductivo en poblaciones simpátricas de *Acanthocyclus gayi* Milne Edwards & Lucas, 1844 y *A. hassleri* Rathbun, 1898 (Decapoda: Atecyclusidae) en el intermareal rocoso de Pichicullin (Xª Región, Chile)

Fecundity and reproductive period in sympatric populations of *Acanthocyclus gayi* Milne Edwards & Lucas, 1844 and *A. hassleri* Rathbun, 1898 (Decapoda: Atecyclusidae) at the rocky intertidal of Pichicullin (Xª Region, Chile)

René A. Carrasco¹ y Juan H. Zamorano²

¹Departamento de Acuicultura, Laboratorio de Cultivos Marinos, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile.

²Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.
jzamoran@uach.cl

Abstract.- The fecundity and reproductive period of *A. gayi* and *A. hassleri* (Decapoda : Atecyclusidae) were determined in sympatric populations at the rocky intertidal of Pichicullin (39°24' S; 73°13' W). The individuals were collected monthly between February 1994 and March 1995; all specimens were measured and sexed, and for ovigerous females egg number and size were estimated. A sex ratio around 1:1 was found, remaining stable throughout the study; males and females of *A. hassleri* reach bigger sizes than *A. gayi*; juveniles of both species (<1 cm of cephalothoracic width) were detected all year round, while ovigerous females of *A. hassleri* concentrate between May and December, and between May and November in *A. gayi*. Ovigerous female size of *A. hassleri* ranged between 20.1-29.8 mm and 15.0-21.7 mm for *A. gayi*, while egg numbers ranged between 10,317-41,014 and 3,847-21,156 respectively. Eggs of *A. hassleri* have bigger sizes than *A. gayi*, with mean diameters of $629.66 \pm 30.82 \mu\text{m}$ and $579.44 \pm 22.9 \mu\text{m}$, respectively. For both species fecundity (F) is related directly with cephalothoracic width (Ac); for *A. gayi* and *A. hassleri* this relationship is described by the equations $F = -22,629.04 + 1,807.14 \text{ Ac}$ and $F = -43,881.03 + 2,730.85 \text{ Ac}$, respectively.

Keywords: Rocky intertidal, central-southern Chile, crabs, fecundity.

Resumen.- Se determinó la fecundidad y época reproductiva de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri* en poblaciones simpátricas del intermareal rocoso de Pichicullin (39°24' S; 73°13' W). Los individuos se recolectaron mensualmente entre febrero de 1994 y marzo de 1995; se determinó el sexo y el sexo de todos los individuos, y se estimó el número y tamaño de los huevos de las hembras ovígeras. Se encontró una proporción sexual cercana a 1:1, la que se mantuvo estable durante todo el estudio; los machos y hembras de *A. hassleri* alcanzan tallas mayores que *A. gayi*; los juveniles de ambas especies (<1 cm de anchura cefalotorácica) se encontraron todo el año, en tanto que la presencia de hembras ovígeras se concentró entre mayo y diciembre en el caso de *A. hassleri*, y entre mayo y noviembre para *A. gayi*. La talla de las hembras ovígeras de *A. hassleri* fluctuó entre 20.1-29.8 mm y la de *A. gayi* entre 15.0-21.7 mm, mientras que el número de huevos varió entre 10,317-41,014 y 3,847-21,156, respectivamente. Los huevos de *A. hassleri* son de mayor tamaño que los de *A. gayi*, con diámetros promedios de $629.66 \pm 30.82 \mu\text{m}$ y $579.44 \pm 22.9 \mu\text{m}$, respectivamente. En ambas especies la fecundidad (F) se relaciona directamente con la anchura cefalotorácica (Ac); para *A. gayi* dicha relación es descrita por la ecuación $F = -22,629.04 + 1,807.14 \text{ Ac}$ y para *A. hassleri* por $F = -43,881.03 + 2,730.85 \text{ Ac}$.

Palabras clave: Intermareal rocoso, centro-sur de Chile, crustáceos, fecundidad.

Introducción

Acanthocyclus gayi y *A. hassleri* son dos especies de crustáceos decápodos comunes que coexisten en simpatria en las regiones intermareales rocosas de la costa central y centro-sur de Chile (Jara 1978¹, Castilla 1981, Sotomayor & Zamorano 1985, Vera 1986, Añazo 1987, Navarrete & Castilla 1988), a las cuales se les atribuye un rol de importancia en la estructura de la comunidad intermareal puesto que ambas consumen

de preferencia animales sésiles que monopolizan el sustrato primario, tales como el bivalvo *Perumytilus purpuratus* (Lamarck) y los cirripedios *Jehlius cirratus* (Darwin) y *Chthamalus scabrosus* (Darwin) (Castilla 1981, Sotomayor & Zamorano 1985, Navarrete & Castilla 1988). A pesar de su posible importancia ecológica existen escasos antecedentes acerca de su biología y ecología poblacional (Navarrete & Castilla 1988), en especial de aquellos que involucran aspectos reproductivos, siendo estos últimos parte de la información esencial que se requiere para entender su

¹ Jara, C. 1978. Resúmenes XIX Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile. Termas de Jahuel.

dinámica poblacional y su posterior relación con los fenómenos que operan a nivel comunitario.

Dentro de los estudios que comprenden algún aspecto reproductivo de estas especies se pueden destacar los realizados en *A. gayi* por Garth (1957), quien registra los rangos de tallas que alcanzan las hembras ovígeras; para esta misma especie Fagetti & Campodonico (1970) señalan la existencia de un período de desove prolongado, el que se extendería durante varios meses o probablemente a todo el año. En relación con el reclutamiento, se ha registrado la presencia de juveniles de *A. gayi* entre los meses de octubre a febrero (Jara & Moreno 1983), el que tendría lugar, al igual que para *A. hassleri*, en el manto de *P. purpuratus* (Castilla *et al.* 1989) y en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Navarrete & Castilla 1990).

Dada la escasa información disponible, en especial concerniente a *A. hassleri*, se realizó un estudio comparativo de la época reproductiva y la fecundidad de ambas especies, en una localidad costera del centro-sur de Chile donde coexisten en simpatria.

Materiales y Metodos

Area de estudio

El estudio se realizó en el intermareal rocoso de Playa Pichicullin, provincia de Valdivia, distante 2 km al norte de Mehuin (39°24' S; 73° 13' W) (Fig. 1). En esta localidad, la región superior del intermareal se caracteriza por un predominio de cirripedios (coberturas superiores a 60%), un manto poco desarrollado de *Perumytilus purpuratus* (12-28%) y escasa cobertura de algas (*Mazzaella laminarioides* Bory, *Ulva rigida* (C. Ag.) Thuret y *Porphyra columbina* Montagne). Hacia el nivel medio aumenta la cobertura de *P. purpuratus* (30-35%), *M. laminarioides* (20-39%) y *U. rigida*; en el nivel inferior en cambio, predominan densas agregaciones del poliqueto tubícola *Phragmatopoma virgini* Kinberg (42-48%) y el alga crustosa *Lithothamnion* sp. (8-9,5%) (Sotomayor & Zamorano 1985, Zamorano 1995).

Obtención de muestras

Los ejemplares de *A. gayi* y *A. hassleri* se recolectaron manualmente durante los períodos correspondientes a las mareas más bajas de cada mes; el muestreo se extendió de febrero de 1994 a marzo de 1995, con excepción de julio y octubre de 1994 en los que, debido a condiciones climáticas adversas, fue imposible la obtención de las

muestras. Las hembras ovígeras se conservaron separadas del resto de los ejemplares para evitar la pérdida de huevos por desprendimiento desde los pleópodos, disponiéndolas individualmente en una bolsa de polietileno; todas las muestras se mantuvieron congeladas a -10 °C en agua de mar, hasta el momento de su análisis.

Sexo y caracteres morfométricos

El sexo se determinó por observación directa de los caracteres sexuales secundarios. Los machos se caracterizan por presentar un abdomen muy angosto, alojado en una clara depresión de la cara ventral del cefalotórax, con fusión de los somitos 3, 4 y 5; las hembras en cambio, poseen un abdomen más ancho y redondeado y sin fusión de somitos. Con un pie de metro se midió la anchura cefalotorácica máxima (Ac) de todos los individuos, con una precisión de 0.1 mm; posteriormente, se agruparon los datos en intervalos de 5 mm para presentar las distribuciones de frecuencias de tallas.

Tamaño de los huevos

El tamaño de los huevos (estadio I) se determinó por medición del diámetro mayor de 10 huevos frescos por hembra, utilizando un microscopio de proyección

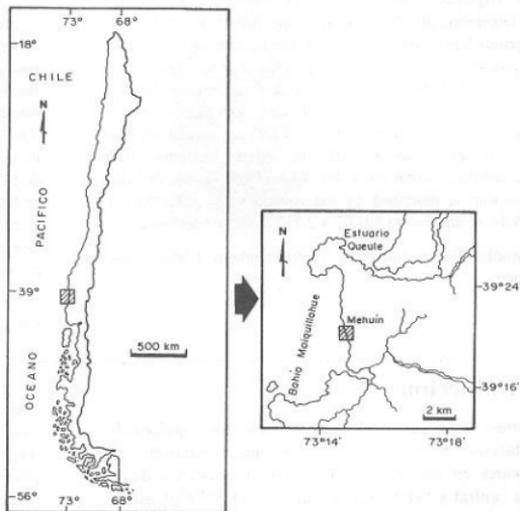


Figura 1

Ubicación del área de estudio.

Study area location.

(Proyectina 5518y). Para determinar la posible relación entre el tamaño de los huevos y el tamaño corporal (anchura cefalotorácica) se utilizó un análisis de varianza simple (Lassiter *et al.* 1973).

Fecundidad

Para estimar la fecundidad se consideró sólo a hembras ovígeras cuyos huevos carecían de manchas oculares (estado I). El recuento se realizó en un instrumento diseñado para tal efecto, consistente en un tubo de vidrio de 14,5 cm de longitud y 1,9 mm de diámetro conectado por uno de sus extremos a un tubo plástico, en cuyo interior se introdujo un trozo de red Nyltex de 40 μm a modo de filtro, el que luego se acopla con una jeringa de 10 cc (Fig. 2).

Para proceder al recuento, se contabilizaron individualmente bajo microscopio estereoscópico 1.000 huevos de una hembra de *A. gayi*, los que fueron suspendidos en agua destilada e introducidos en el tubo de recuento; posteriormente, se extrajo toda el agua del tubo con ayuda de la jeringa, quedando retenidos todos los huevos por el filtro ubicado en el extremo inferior de este. Finalmente, se marcó en la pared del tubo el nivel ocupado por todos ellos.

Luego de retirar los 1000 huevos de *A. gayi*, se introdujo un número indeterminado de huevos de *A. hassleri*, hasta completar la marca correspondiente al recuento previo; luego se extrajeron y contabilizaron, correspondiendo en este caso a 850 huevos. Para verificar si la marca de calibración era representativa del número de huevos contabilizados para cada especie y comprobar su grado de precisión, se tomaron muestras de huevos de 23 hembras de cada especie las que se hicieron pasar individualmente por el tubo de recuento. A estos resultados se les aplicó una prueba de distribución t (Caballero 1975); además, se determinó el coeficiente de variación, con el objeto de estimar porcentualmente el error de los recuentos. El número total de huevos de cada hembra se obtuvo por adición, una vez que su masa total de huevos se hizo pasar fraccionadamente por el tubo de recuento; el remanente de huevos, que no alcanza a cubrir hasta la marca de calibración, se contabilizó individualmente bajo microscopio estereoscópico.

Resultados

Características de la muestra

Entre febrero de 1994 y marzo de 1995 se recolectaron 1.177 individuos, 665 de los cuales pertenecen a *A. gayi* y 512 a *A. hassleri*. La distribución mensual por sexo y número de hembras ovígeras, se resume en la Tabla 1. Las tallas máximas registradas en cada muestra mensual correspondieron siempre a individuos de *A. hassleri*

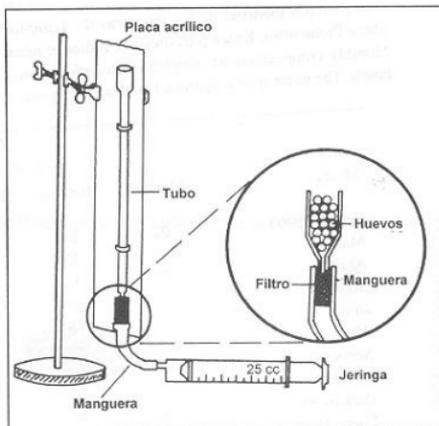


Figura 2

Esquema del instrumento utilizado para el recuento de huevos de *Acanthocycilus gayi* y *A. hassleri*.

Diagram of the instrument used for counting eggs of *Acanthocycilus gayi* and *A. hassleri*.

(Figs. 3 y 4); el ejemplar de mayor tamaño de toda la muestra corresponde a una hembra de *A. hassleri* de una anchura cefalotorácica máxima de 34,5 mm, mientras que la hembra más grande de *A. gayi* alcanza sólo a 24,0 mm (Fig. 3).

Al analizar la distribución mensual de frecuencias de clases de talla de ambas especies (Fig. 4), es posible identificar 3 grupos: i) individuos de tallas <10 mm; ii) un grupo compuesto por tallas intermedias (entre 10 y 20 mm) y iii) individuos de tallas >20 mm. *A. gayi* presenta un rango de distribución de tallas más agrupado que *A. hassleri*, con un claro predominio de tallas intermedias, siendo escasa la presencia de individuos >20 mm; en *A. hassleri* en cambio, la distribución abarca un rango de mayor amplitud, incorporándose individuos de tallas >20 mm y un número significativo de individuos de menor tamaño (<10 mm).

Los juveniles de ambas especies (<10 mm) se encuentran presentes durante todo el año (Figs. 4 y 5), concentrándose la mayor abundancia relativa en verano, siendo ésta mayor en *A. hassleri* (Fig. 5). Las hembras ovígeras de *A. gayi* se recolectaron entre mayo y diciembre de 1994; sin embargo, al año siguiente, éstas se observaron más tempranamente a partir de marzo (Fig. 6). En *A. hassleri*, las hembras ovígeras se recolectaron principalmente entre mayo y noviembre de 1994, y excepcionalmente en febrero de 1995 (Fig. 6). No se presentaron diferencias significativas en la

Tabla 1

Composición mensual de las muestras de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri* recolectadas en el intermareal rocoso de playa Pichicullin. Entre paréntesis se indica el número de hembras ovígeras portadoras de huevos en estadio I. Monthly composition of samples of *Acanthocyclus gayi* and *A. hassleri* collected at the rocky intertidal of Pichicullin beach. The number of ovigerous females carrying eggs in stage I are indicated within brackets.

Meses	Número de individuos por muestra					
	<i>A. gayi</i>			<i>A. hassleri</i>		
	Machos	Hembras	Hembras ovígeras	Machos	Hembras	Hembras ovígeras
Febrero 1994	22	24	--	9	12	--
Marzo	27	33	--	24	19	--
Abril	20	14	--	17	25	--
Mayo	32	47	8 (8)	20	25	2 (2)
Junio	16	18	8 (8)	20	25	8 (8)
Agosto	24	38	14 (8)	21	24	9 (6)
Septiembre	28	16	8 (5)	29	34	9 (4)
Noviembre	14	20	8 (3)	21	22	10 (4)
Diciembre	32	40	11 (4)	20	19	--
Enero 1995	19	18	--	13	14	--
Febrero	58	71	--	33	38	1 (1)
Marzo	18	16	3 (3)	13	15	--
Total	310	355	60 (39)	240	272	39 (25)

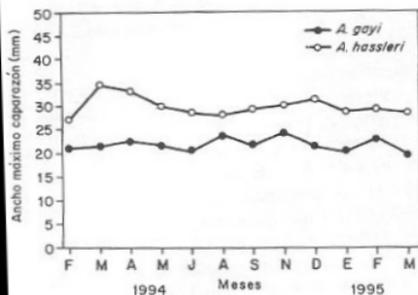


Figura 3

Anchura cefalotorácica máxima de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri*.

Maximum cephalothoracic width of *Acanthocyclus gayi* and *A. hassleri*.

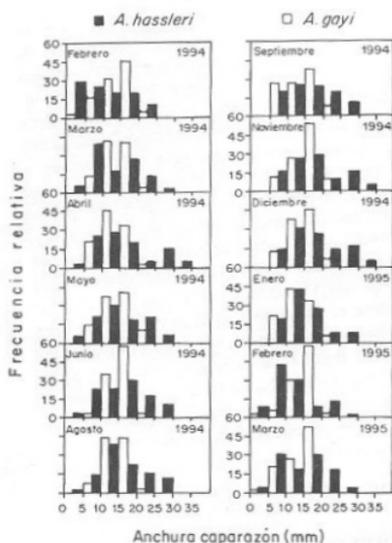


Figura 4

Distribución mensual de las clases de tallas de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri* en el intermareal rocoso de playa Pichicullin. Monthly size distribution of *Acanthocyclus gayi* and *A. hassleri* at the rocky intertidal of Pichicullin beach.

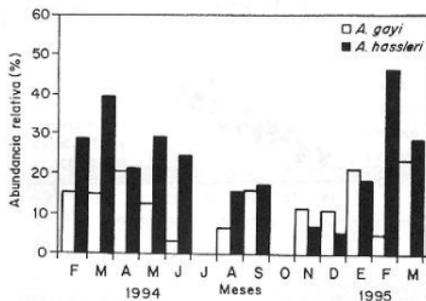


Figura 5

Distribución mensual del número de juveniles (< 10 mm) de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri*, expresado como porcentaje del total de la población mensual.

Monthly distribution of the number of juveniles (>10 mm) of *Acanthocyclus gayi* and *A. hassleri*, expressed as a percentage of the total monthly population.

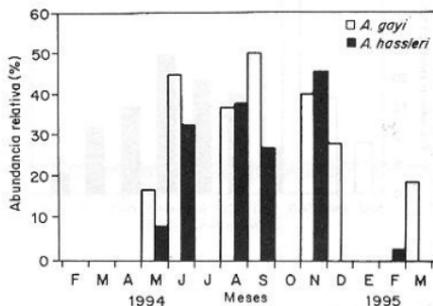


Figura 6

Distribución mensual del número de hembras ovigeras de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri*, expresado como porcentaje de las hembras totales.

Monthly distribution of the number of ovigerous females, expressed as the percentage of total females.

proporción sexual durante todo el período de estudio (χ^2 , $p < 0,05$), tanto en *A. gayi* como en *A. hassleri*, manteniéndose entre machos y hembras una proporción cercana a 1:1.

Tamaño de los huevos

Los huevos de *A. gayi* son más pequeños, con un diámetro mayor que fluctúa en un rango de 520 a 640 μm , siendo la moda la clase comprendida entre 560-580 μm con un promedio de 579,4 \pm 22,9 μm (Fig. 7); en *A. hassleri* los huevos alcanzan un tamaño promedio de 629,66 \pm 30,82 μm , con una moda entre 620 y 640 μm (Fig. 7). No se encontró relación entre la anchura cefalotorácica y el tamaño de los huevos en ninguna de las dos especies, ya que el ANDEVA no permite rechazar la hipótesis de nulidad de que el coeficiente de regresión es igual a 0 ($p < 0,05$).

Fecundidad

De acuerdo con los resultados de la prueba de distribución t, aplicada a la serie de recuentos de huevos que se utilizaron para la calibración (aforo) del instrumento, no existen diferencias significativas

($p < 0,05$) entre el número de huevos contabilizados para cada muestra de las 23 hembras de cada especie, lo que avala la confiabilidad del método empleado para la estimación de la fecundidad. El error estimado para los recuentos de huevos, expresado como coeficiente de variación, fue de 4,9 % para *A. gayi* y 7,6 % para *A. hassleri*.

Para la estimación de la fecundidad se contabilizaron los huevos (estadio I) de 39 hembras de *A. gayi* y 25 de *A. hassleri*. El rango de tamaños de las hembras ovigeras de *A. gayi* fluctuó entre 15,0 y 21,7 mm y el número de huevos entre 3.847 y 21.156; en *A. hassleri* en cambio, éstos variaron entre 20,1 y 29,8 mm y 10.317 a 41.014 huevos, respectivamente. En ambas especies la fecundidad se relaciona directamente con el tamaño corporal (Fig. 8); las ecuaciones que describen la relación entre la anchura cefalotorácica (Ac) y la fecundidad (F) son las siguientes: para *A. gayi* ($F = -22.629,04 + 1.807,14 \text{ Ac}$) y para *A. hassleri* ($F = -43.881,03 + 2.730,85 \text{ Ac}$), con una correlación de 0,77 y 0,85, respectivamente, ambas significativas ($p < 0,05$).

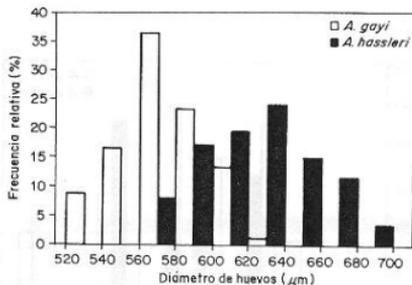


Figura 7

Frecuencia relativa del diámetro mayor de los huevos de *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri*.

Relative frequency of the major diameter of eggs of *Acanthocyclus gayi* and *A. hassleri*.

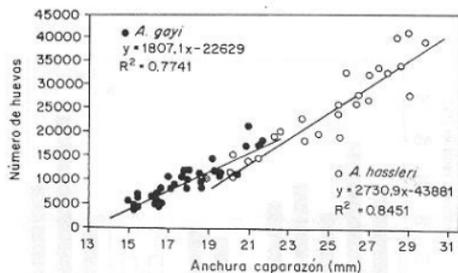


Figura 8

Relación entre el número de huevos y la anchura máxima cefalotorácica de *Acanthocyclus gayi* (N = 39) y *A. hassleri* (N = 25).

Relationship between the number of eggs and maximum cephalothoracic width of *Acanthocyclus gayi* (N = 39) and *A. hassleri* (N = 25).

Discusión y Conclusiones

Uno de los hechos más destacables en relación con el período reproductivo de *A. gayi* y *A. hassleri*, es la presencia de hembras ovígeras durante la mayor parte del año, con excepción de los meses de verano. Su ausencia o baja frecuencia durante esta época, no se puede explicar por un simple artefacto de muestreo, dado que ésta constituye la estación más favorable para la recolección de los ejemplares en el intermareal, sino que parece obedecer a una respuesta estrechamente relacionada con el fenómeno de muda.

Según Sarda (1987) y Tresierra & Arana (1988), en el momento en que las hembras incuban los huevos se produce una inhibición del proceso de muda, puesto que de lo contrario ocurriría la pérdida de la masa ovífera. En el caso de *A. albatrossis*, tercera especie del género citada para Chile, se ha postulado que los individuos mudarían sólo una vez al año, lo que tendría lugar a fines del verano o comienzos del otoño, produciéndose la extrusión de los huevos inmediatamente después de la muda (Campodonico & Guzmán 1973). Una situación similar permitiría explicar el bajo porcentaje de captura de hembras ovígeras de *A. gayi* y *A. hassleri* durante el verano, y su posterior aparición e incremento a partir de mayo, puesto que la muda implica la pérdida total de la masa de huevos, la población de hembras ovígeras de ambas especies sería mínima o inexistente durante el período de premuda.

Otro aspecto de interés, es la presencia de juveniles (<10 mm) de ambas especies a lo largo de todo el año en el intermareal rocoso. Esto último, no concuerda con un estudio realizado por Jara & Moreno (1983) en la misma localidad geográfica, quienes no registraron la presencia de juveniles de *A. gayi* durante el invierno; sin embargo, esta discrepancia puede ser sólo aparente, puesto que estos autores recolectaron muestras únicamente en el nivel medio del intermareal, en tanto que la abundancia de juveniles de esta especie incrementa hacia el sector medio-superior (Sotomayor & Zamorano 1985, Castilla *et al.* 1989).

En estudios realizados sobre *A. gayi* (Fagetti & Campodonico 1970) y en *A. albatrossis* (Campodonico & Guzmán 1973), se menciona que el desarrollo larvario se completaría en aproximadamente 47 días. Por otra parte, Campodonico & Guzmán (1973) señalan que la incubación de los huevos de *A. albatrossis* tomaría alrededor de 46 días, en tanto que Sepúlveda (1996) estima que en *A. hassleri* el estado de megalopa se alcanzaría en alrededor de 51 días. De esta forma, si se acepta que estos procesos ocurren de manera semejante en *A. gayi* y *A. hassleri*, se podría inferir que desde el momento en que las hembras extruyen sus huevos hasta que el juvenil se asienta, transcurrirían cerca de 3 meses, lo que sumado a la presencia de hembras ovígeras durante el período otoño-primavera, explicaría la presencia de juveniles durante todo el año. Lo anterior concuerda con Fagetti & Campodonico (1970), quienes postulan que en el caso de *A. gayi* las

hembras ovígeras presentarían un desove prolongado o probablemente continuado durante todo el año, lo que al parecer también ocurre en *A. hassleri*.

Este continuo aporte de juveniles a la población de ambas especies, explicaría el predominio de las clases de tallas comprendidas a partir de 10 mm. Estos últimos corresponderían a la población adulta, en la que se encontrarían los individuos próximos a la primera madurez sexual y/o sexualmente activos. Por otra parte, la amplia heterogeneidad en la distribución de las clases de tallas de *A. hassleri* sería el resultado de la mayor abundancia que presentan los juveniles de esta especie, lo que determina que no exista una clase modal bien definida, a diferencia de lo que ocurre en *A. gayi*, donde los individuos claramente predominantes se encuentran entre los 10 y 20 mm.

A. hassleri presenta hembras ovígeras de un rango de tamaño corporal mayor (20,1-29,8 mm), al igual que una fecundidad más alta (10.317 - 41.014 huevos), en comparación con *A. gayi* (15,0-21,7 mm y 3.847-21.156 huevos). Si se comparan estos resultados con los obtenidos para *A. albatrossis* por Campodonico & Guzmán (1973), se encuentra que esta especie ocupa una posición intermedia, con rangos de tamaños que fluctúan entre 13,8 y 24,7 mm y una fecundidad de 3.600 a 28.000 huevos; sin embargo, esto no ocurre con el tamaño de los huevos, ya que *A. gayi*, que es la especie más pequeña, presenta huevos de mayor diámetro que los de *A. albatrossis*, en tanto que *A. hassleri* posee los de mayor tamaño.

En *A. gayi* y *A. hassleri* la fecundidad se relaciona directamente con el tamaño corporal, lo que concuerda con la generalización formulada para otros braquiuros, puesto que se ha encontrado que mientras mayor es el tamaño de las hembras, mayor es el número de huevos que portan (Hartnoll 1985). Por otra parte, en ambas especies, no existe relación entre el tamaño de las hembras y el tamaño de los huevos, lo que también ocurre en *A. albatrossis* (Campodonico & Guzmán 1973).

De acuerdo a los antecedentes obtenidos, la época reproductiva de ambas especies se sobrepone ampliamente, puesto que se encuentran hembras ovígeras en períodos similares (otoño a primavera), al igual que juveniles durante todo el año. De esta forma, *A. gayi* y *A. hassleri* no sólo coexisten en el mismo habitat (Navarrete & Castilla 1988, Jara 1978) y sobrepone ampliamente su dieta (Sotomayor & Zamorano 1985), sino que además exhiben un patrón reproductivo similar. En relación con este último aspecto cabe destacar la fecundidad más elevada y el mayor tamaño de los huevos de *A. hassleri*, lo que podría traducirse en ciertas ventajas para esta especie, como por ejemplo, mayor éxito en las primeras etapas

del desarrollo en comparación con *A. gayi*, puesto que según Sarda (1987) huevos más grandes dan origen a larvas de mayor tamaño, mejor adaptadas y con mayor capacidad competitiva. Sin embargo, la existencia de cualquier ventaja adaptativa debe evaluarse considerando varios otros aspectos de la estrategia reproductiva de cada una de estas especies de crustáceos, tales como el desarrollo de las gónadas, la extensión del período de desarrollo larval, la capacidad de dispersión de las larvas y la sobrevivencia de éstas en el plancton.

Agradecimientos

Expresamos nuestro especial agradecimiento a los colegas Carlos Jara y William Duarte, por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito. A Juan Matus le agradecemos la confección de las Figuras 1 y 2.

Literatura Citada

- Añazo CM. 1987. Características morfofuncionales de los quelipodos maestros en *Acanthocyclus hassleri* y *A. gayi* (Crustacea: Decapoda: Atelecyclidae), en relación con la conducta alimentaria. Tesis, Escuela de Pedagogía en Biología, Química y Ciencias Naturales, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Austral de Chile, 49 p.
- Caballero W. 1975. Introducción a la Estadística, 289 p. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, San José, Costa Rica.
- Campodonico I & L Guzmán. 1973. Contribución a la biología de *Acanthocyclus albatrossis* Rathbun 1898 (Crustacea Decapoda, Brachyura, Atelecyclidae). Anales del Instituto de la Patagonia 4: 373-416.
- Castilla JC. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile Central. II. Depredadores de alto nivel trófico. Medio Ambiente 5: 190-215.
- Castilla JC, C Luxoro & SA Navarrete. 1989. Galleries of the crabs *Acanthocyclus* under intertidal mussel beds: their effects on the use of primary substrate. Revista Chilena de Historia Natural 62: 199-204.
- Fagetti E & I Campodonico. 1970. Desarrollo larval en el laboratorio de *Acanthocyclus gayi* Milne Edwards et Lukas (Crustacea Brachyura; Atelecyclidae, Acanthocyclusinae). Revista de Biología Marina 14: 63-78.
- Garth JS. 1957. The crustacea decapoda brachyura of Chile. En: Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 53:1-130.
- Jara F & C Moreno. 1983. Calendario de reclutamiento de organismos móviles de la zona mesomareal de Mehufn, Chile. Medio Ambiente 6: 72-79.

- Lassiter R, R Harkins & L Tebo. 1973.** Biometrics. En: Weber, C (ed), Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents, 27 p. Environmental Protection Agency, USA.
- Navarrete S & JC Castilla. 1988.** Foraging activities of Chilean intertidal crabs *Acanthocyclus gayi* Milne-Edwards *et* Lucas and *A. hassleri* Rathbun. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 118: 115-136.
- Navarrete S & JC Castilla. 1990.** Resource partitioning between intertidal predatory crabs: Interference and refuge utilization. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 143: 101-129.
- Sarda F. 1987.** La reproducción de los crustáceos. Fisiología: factores de regulación de la reproducción. Potencial reproductivo. En: Espinoza, J & U Labarta (eds), Reproducción en Acuicultura: 251-285. Caycit, Madrid.
- Sepúlveda MA. 1996.** Descripción del desarrollo larval de *Acanthocyclus hassleri* Rathbun, 1898 (Crustacea, Decapoda, Ateleyclidae) en condiciones de laboratorio. Tesis, Escuela de Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 54 p.
- Sotomayor JF & JH Zamorano. 1985.** Hábitos alimentarios de *Acanthocyclus gayi* Milne Edwards & Lucas, 1844 y *A. hassleri* Rathbun, 1898 (Decapoda: Ateleyclidae), en el intermareal rocoso de Mehuín, Chile. Medio Ambiente 7: 135-142.
- Tresierra A & P Arana. 1988.** Observaciones biológicas sobre *Mursia gaudichaudi* (H. Milne Edwards, 1837) en Valparaíso, Chile (Decapoda, Brachyura, Calappidae). Ciencia y Tecnología del Mar, CONA 12: 22-59.
- Vera CE. 1986.** Relaciones de tamaño depredador-presa y repartición de recursos entre *Acanthocyclus gayi* y *A. hassleri* (Crustacea: Acetelyclidae). Tesis, Escuela de Pedagogía en Biología, Química y Ciencias Naturales, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Austral de Chile, 37 p.
- Zamorano JH. 1995.** Efecto de la depredación sobre la distribución y abundancia de *Phragmatopoma virgini* Kinberg 1867 (Polychaeta : Sabellariidae), en el intermareal rocoso de Mehuín, sur de Chile. Tesis, Escuela de Graduados, Universidad Austral de Chile, 121 p.