

ORGANIZACIÓN DE MICROCOMUNIDADES DE POLIQUETOS EPIBIONTES: LA ESTRUCTURA DEL ALGA COMO DETERMINANTE

J. D. Delgado y J. Núñez

Departamento de Biología Animal (Zoología), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna,
38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.

ABSTRACT

An approach to the relationship between the structure of the algae and its epibiotic polychaete feeding guilds is performed with three intertidal phycophytes in Tenerife (Canary Islands): *Jania adhaerens* (Rhodophyta), *Galaxaura rugosa* (Rhodophyta) and *Cystoseira foeniculacea* (Phaeophyta). The biotypes of these algae (complexity of branching decreased from the first to the last species) could explain the differential composition of taxa and trophic guilds in polychaete microcommunities in terms of abundance and diversity. The three species as a whole support 13 polychaete families, distributed in 6 feeding guilds. Abundance and diversity were clearly higher in *J. adhaerens*, smaller in *G. rugosa* and minimal in *C. foeniculacea*. Abundance and diversity of the polychaete taxa and feeding guilds decreased clearly from *J. adhaerens* to *C. foeniculacea*. Sessile, filter-feeding forms dominated the algal space in *C. foeniculacea*, whereas detritivore or predatory (herbivore-carnivore), motile taxa dominated in *G. rugosa* and *J. adhaerens*. We suggest that the tridimensional architecture of the algae is a major determinant of the organization of bottom polychaete communities, and presumably many other benthic invertebrates, at the smaller scales.

Key words: Algal morphology, benthos, community organization, diversity, feeding guilds, Polychaeta.

RESUMEN

La estructura espacial de las algas (grado de compacidad dado por la densidad de ramificación decreciendo de la primera a la última especie) puede explicar, al menos en parte, la distribución diferencial de grupos taxonómicos y tróficos en términos de abundancia, riqueza y diversidad. En este trabajo se estudia la estructura de las microcomunidades de anélidos poliquetos asociados a tres especies de algas mesolitorales de Tenerife (*Jania adhaerens*, *Galaxaura rugosa* y *Cystoseira foeniculacea*). Para las tres especies de algas en conjunto se encontró un total de 13 familias de poliquetos (3 860 individuos). Las abundancias, riquezas y diversidades de taxones y pautas tróficas decrecieron claramente desde el talo más denso (*J. adhaerens*) al más laxo (*C. foeniculacea*). Las formas sésiles filtradoras dominaron el espacio algal en *C. foeniculacea*, mientras que los taxones detritívoros o depredadores móviles dominaron en *G. rugosa* y *J. adhaerens*. La estructura tridimensional de las algas es un determinante importante de la organización de las comunidades bentónicas de poliquetos y posiblemente otros grupos de invertebrados y sus larvas considerando escalas pequeñas.

Palabras clave: Bentos, diversidad, gremios alimentarios, morfología algal, organización de la comunidad, Polychaeta.

1. INTRODUCCIÓN

Los anélidos poliquetos están presentes en la mayoría de los ecosistemas marinos bentónicos y a menudo son el componente dominante de la macrofauna [14] (Jumars 1975), [7] (Fauchald & Jumars 1979), [6] (Fauchald 1989). Su elevada diversidad y amplitud ecológica los hacen eficientes descriptores de las comunidades bentónicas [4] (Bilyard & Carey 1979), [5] (Cardell-Corral 1985), [10] (Gambi & Giangrande 1986), [1] (Abbiati *et al.* 1987), [11] (Giangrande 1988), [15] (Junoy & Viéitez 1990). Además, dado el amplio espectro de estrategias alimentarias mostrado por los poliquetos, juegan un importante papel en las cadenas tróficas marinas [7] (Fauchald & Jumars 1979), [2] (Bianchi 1985), [3] (Bianchi & Morri 1985), [10] (Gambi & Giangrande 1985), [6] (Fauchald 1989). La diversidad de “gremios tróficos” (grupos adaptados a explotar tipos de alimento similares) en poliquetos se ha descrito con base en el tipo de sustrato alimentario, la movilidad y las adaptaciones anatómicas para la alimentación [7].

Uno de los aspectos menos conocidos de la ecología de las comunidades de poliquetos es la influencia de la configuración tridimensional del sustrato en la capacidad de asentamiento y accesibilidad al alimento, lo que puede condicionar la microdistribución espacial de los anélidos. Uno de los condicionantes de la distribución y zonación de los poliquetos en medios bentónicos de sustratos duros es el recubrimiento algal [11]. Sin embargo, a escalas pequeñas, no se conocen trabajos que investiguen la relación entre la morfología algal y las adaptaciones tróficas de los poliquetos que forman estas comunidades. La arquitectura vegetal puede afectar el suministro de alimento, la captación de detritos y la permisividad al crecimiento de epífitos, y las estructuras de mayor complejidad tienden a soportar mayores densidades de organismos [13] (ver Jeffries 1993). En este trabajo se analiza la organización de las comunidades de poliquetos epibiontes en algas bentónicas intermareales, en función de las adaptaciones alimentarias. Se discuten las posibles restricciones que impone la forma del sustrato algal a la estructuración de las comunidades anelidianas en términos de abundancia y diversidad taxonómica y trófica.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El material se recolectó entre 0 y 50 cm de profundidad sobre sustrato rocoso (coladas basálticas) en la plataforma mesolitoral de Punta del Hidalgo, en el noreste de Tenerife (U.T.M.: 28RCS711619; fecha de recolección: 8 de diciembre de 1993). Se seleccionaron tres especies de algas

con distinto grado de compacidad o densidad de ramificación y porte: *Jania adhaerens* (Rhodophyta), *Galaxaura rugosa* (Rhodophyta) y *Cystoseira foeniculacea* (Phaeophyta) (véase el apartado Resultados). Las especies de algas se seleccionaron de forma no arbitraria, de manera que simularan un gradiente de compacidad del talo, con diferencias muy marcadas en densidad de ramificación. Para cada especie de alga se tomaron tres muestras de 300 cc, estandarizándose el volumen comprimiendo las algas en recipientes de dicha capacidad. Las muestras se fijaron en formalina al 10% con agua de mar y se conservaron en etanol al 70%. La fauna asociada fue separada mediante lavados exhaustivos y tamizando con malla de 0,5 mm de luz. Se separaron entre 1150 y 1381 ejemplares de poliquetos de las tres especies de algas después del mismo número de tamizados por muestra (con lo que se equiparó el esfuerzo de muestreo).

Se asignó una categoría trófica a cada familia, asumiendo la presencia homogénea de dicha pauta en este nivel taxonómico. Esta generalización fue posible porque en muchos casos las familias estaban representadas por una o escasas especies de las que se posee información alimentaria. Algunos datos sobre tipos de alimento o substrato de actividad trófica explotado por los grandes grupos de poliquetos se tomaron de [8] Fauvel (1927), [7] Fauchald & Jumars (1979), [9] Gambi & Giangrande (1985) y [18] Núñez (1990), entre otros, o bien de observaciones personales. La diversidad de taxones (según el índice H' de Shannon), se estimó con base en el número de familias, cada una asimilada a una pauta trófica. La codificación de las modalidades tróficas ha seguido, con algunas modificaciones, a [7] Fauchald & Jumars (1979), con simplificación de los gremios tróficos originales.

Los códigos alimentarios asignados en el presente estudio fueron:

MM: Carnívoros o herbívoros, Móviles, Mandibulados; poliquetos con capacidad errante y probóscide evaginable con piezas quitinosas raptoras y trituradoras; incluye las familias Aphroditidae, Polynoidae, Syllidae, Nereididae y Eunicidae.

MA: Carnívoros o herbívoros, Móviles, Amandibulados; capacidad errante y probóscide inerme; Phyllococidae y Amphinomidae.

EMA: Excavador, Móvil, Amandibulado; organismos limívoros de sustratos de arena y limo con alto contenido en materia orgánica. Capitellidae y Orbinidae, principalmente. También Ctenodrilidae y Opheliidae.

DST: Detritívoro superficial, Sésil o de escasa motilidad, Tentaculado. Anélidos que forman un tubo de mucus con partículas minerales agregadas, principalmente sedentarios. Captan materia en depósito

mediante tentáculos ciliados cefálicos. Trichobranchidae, Ferebellidae y algunos Sabellidae (Fabriciinae).

FST: Filtrador. Sésil. Tentaculado. Anélidos estrictamente sedentarios que habitan en tubos calcáreos (Serpulidae, Spirorbidae) o bien blandos (la mayoría de los Sabellidae) y filtran selectivamente partículas en suspensión con un penacho tentacular radilar.

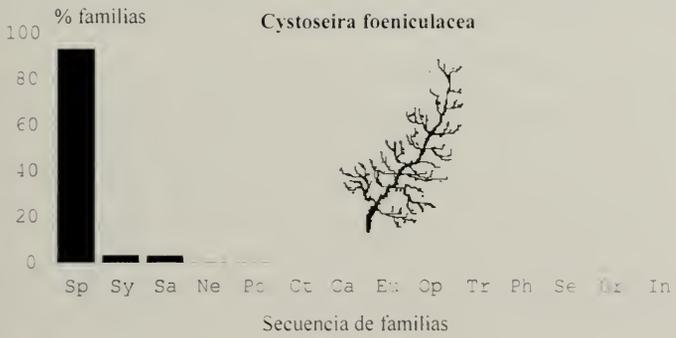
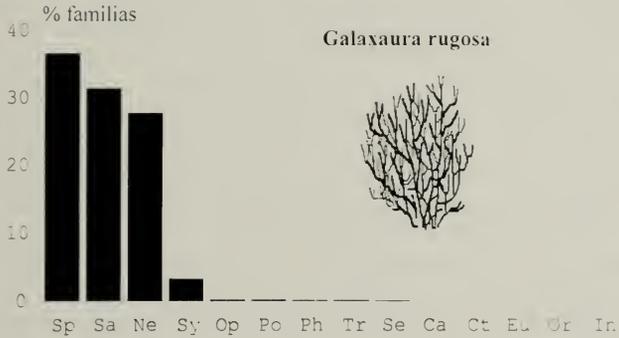
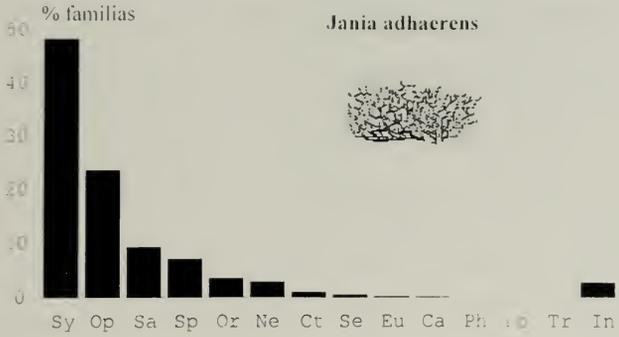
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estructura de las algas: *J. adhaerens* es un alga cespitosa rampante de ramificación densa, dicotómica regular y fuertemente impregnada en carbonato cálcico. *G. rugosa* es de porte erguido, con ramificación dicotómica irregular y de compacidad intermedia, siendo su nivel de carbonato inferior al de la especie anterior. Por último, *C. foeniculacea* muestra la ramificación más laxa de las tres, que se distribuye de forma alterna e irregular (Fig. 1). Debido a la diferente densidad de ramificación, cada especie retiene sedimentos en suspensión en distinto grado. Esta capacidad es máxima en la primera especie y mínima en la tercera. Paralelamente a la retención de detritos, se da un poblamiento diferencial de algas filamentosas epibióticas en cada alga, más denso cuanto más compacto es el talo. Por todo ello, es de esperar que cada especie ofrezca distintas superficies de resistencia al flujo del agua, lo que condicionará en gran medida la productividad del talo [19] (Taylor & Hay 1984), y el asentamiento de larvas de anélidos poliquetos y otros invertebrados bentónicos [13].

Organización de las microcomunidades de poliquetos: En la figura 1 se muestran los taxones de poliquetos representados en las algas estudiadas y su distribución de abundancias. Para el conjunto de las muestras estudiadas se identificó un total de 3.856 individuos pertenecientes a 13 familias de poliquetos. En *J. adhaerens* dominaron los sílidos y ofélidos, mientras que sabélidos y espirórbidos prevalecieron en *G. rugosa*. Los espirórbidos fueron, con mucho, el grupo dominante en *C. foeniculacea*. *J. adhaerens* y *G. rugosa* presentaron respectivamente el 76,9 y 69,2 % de las familias observadas, mientras que *C. foeniculacea* sólo abarcó un 38,5 %. La riqueza en familias disminuyó por tanto desde el talo más denso al más laxo.

Los grupos sésiles incrementaron sus efectivos desde *J. adhaerens* (21,9 %) hasta *C. foeniculacea* (96,4 %), pasando por *G. rugosa* (68,3 %). Por el contrario, las formas errantes dominaron en la estructura algal más densa (75,2%), quedando infrarrepresentadas en la más laxa (3,6%), y mostrando unos valores apreciables en la intermedia (31,7%).

Figura 1. Distribución de abundancias de taxones de poliquetos en tres especies de algas. Códigos de la secuencia de familias: Sy: Syllidae, Op: Opheliidae, Sa: Sabellidae, Sp: Spirorbidae, Or: Orbinidae, Ne: Nereidae, Ct: Ctenodrilidae, Se: Serpulidae, Eu: Eunicidae, Ca: Capitellidae, Ph: Phyllodoceidae, Po: Polynoidea, Tr: Trichobranchidae, In: indeterminados.



La diversidad basada en las abundancias relativas por familia decreció claramente desde la estructura más compacta (*J. adhaerens*, $H' = 2,05$) hasta la más laxa (*C. foeniculacea*, $H' = 0,42$), encontrándose un valor intermedio ($H' = 1,79$) para *G. rugosa*.

De la figura 2 se desprende que la diversidad de pautas tróficas resultó máxima para *J. adhaerens* ($H' = 1,16$), intermedia para *G. rugosa* ($H' = 0,67$) y mínima en *C. foeniculacea* ($H' = 0,16$). La composición de táxones con régimen macro o microfágico varió asimismo en función de la especie de alga tratada (Fig. 3). Los poliquetos que explotan el régimen filtrador y los detritívoros (aquí considerados micrófagos) aumentaron claramente sus abundancias relativas de las algas más compactas a las más laxas, dándose la tendencia opuesta en los macrófagos

En el caso de los poliquetos, [7] Fauchald & Jumais (1979) y [6] Fauchald (1989), señalan una amplia variedad y eclecticismo en la dieta, acompañada de gran variabilidad en el grado de especialización anatómica en el grupo. La dieta efectiva o real varía mucho entre poblaciones de la misma especie, aunque las adaptaciones alimentarias sean constantes dentro del grupo [7]. Para otros invertebrados, como los crustáceos eufausídeos, se ha encontrado que las adaptaciones anatómicas determinan la dieta en parte, siendo importante también la variación explicada por el comportamiento [16] (Kinsey & Hopkins 1994). Junto con estos factores anatómicos, la estructura tridimensional del sustrato de alimentación de los poliquetos puede influir en la diversidad de gremios tróficos que se pueden encontrar en una comunidad algal dada.

Se ha sugerido que la abundancia de individuos de cada grupo trófico refleja la disponibilidad del recurso que lo sostiene, mientras que la riqueza (número de gremios) sugiere en qué medida es repartido dicho recurso [20] (Wong 1986). Las algas más densamente ramificadas (aquí *J. adhaerens*) pueden permitir una retención mayor de detritos [19], dificultando el flujo del agua y la proliferación

de organismos filtradores. En el otro extremo, la baja densidad de ramificación de *C. foeniculacea* explicaría la permisividad alta al flujo de agua y así el favorecimiento de los filtradores sésiles, que competirían con ventaja por la superficie de asentamiento disponible. Esta determinación de la organización trófica de la comunidad por la complejidad de la arquitectura vegetal parece darse también en otros ecosistemas y grupos zoológicos a escalas mayores [12] (Holmes & Recher 1986). De modo similar, una heterogeneidad ambiental mayor promueve una mayor diversidad taxonómica [17] (MacArthur & MacArthur 1961), [14] (Jumars 1975). Por ejemplo, el grado de complejidad ambiental (dependiente de la escala de observación) en sustratos blandos de fondos profundos, influye sobre la apreciación de la diversidad [14].

Para las especies de algas estudiadas, se apreció una correspondencia en los patrones de variación de la riqueza y diversidad entre las modalidades taxonómica y trófica de los poliquetos. Según estos datos, la diversidad y la abundancia anelidiana oscilan siguiendo un gradiente de biotipos en la complejidad de ramificación. Una hipótesis susceptible de ser probada o matizada con mayor rigor emerge de los presentes resultados: los taxones de mayor movilidad y de régimen macrofágico disminuyen de las algas de estructura más compleja a las de estructura más simple, ocurriendo lo contrario para los poliquetos sésiles o poco móviles y de regímenes micrófagos.

Las algas bentónicas muestran un gradiente de heterogeneidad que responde en parte al microhábitat, y que promueve una diversificación taxonómica y trófica. Se ha observado por ejemplo que, en una misma especie de alga, el talo puede mostrar un gradiente de complejidad como resultado de situaciones de estrés ambiental [19] (Taylor & Hay 1984). Del mismo modo, cabría esperar que situaciones de estrés ambiental, como la contaminación marina, actuaran sobre las comunidades de algas alterando las distribuciones de abundancias de las especies, o bien modificando la estructura de los talos. Todos estos factores pueden ser determinantes de la estructura de las comunidades

cuenta la interacción de los parámetros que caracterizan las comunidades con la complejidad estructural del medio, probándose como herramientas útiles para determinar situaciones de impacto ecológico.

Figura 2. Distribución de abundancias de gremios tróficos de poliquetos en tres especies de algas. Véase explicación de los códigos tróficos en Material y métodos.

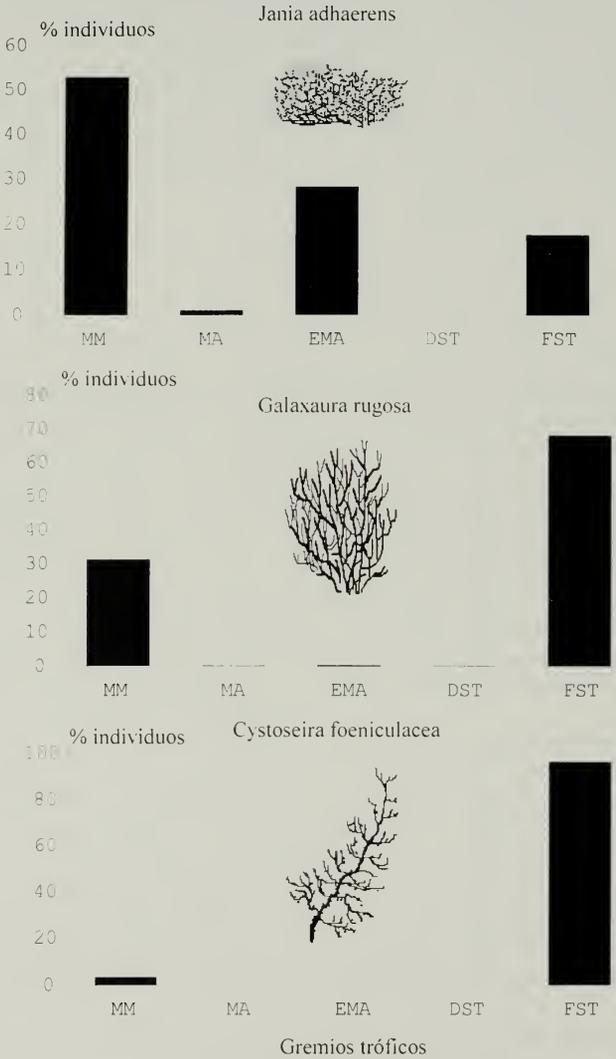
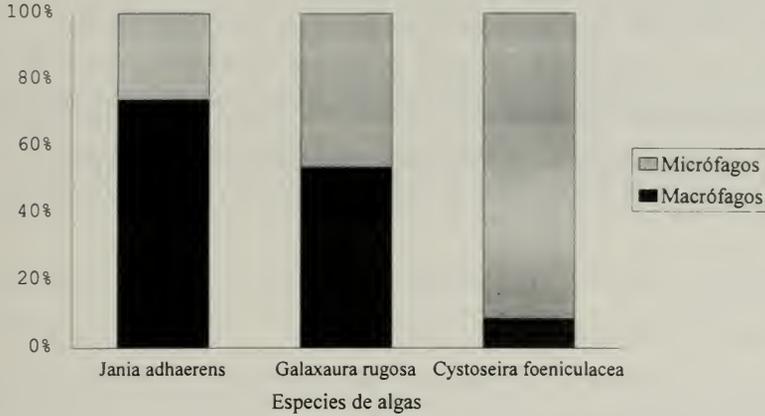


Figura 3. Variación en la composición de poliquetos con régimen micrófago y macrófago entre las tres especies de algas.



4. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la ayuda bibliográfica prestada por los Drs. Maria Cristina Gambi, Kristian Fauchald y Linda Ward, así como la lectura crítica del manuscrito por el Dr. José María Fernández-Palacios y dos revisores anónimos.

5. BIBLIOGRAFÍA

- [1] Abbiati, M., Bianchi, C. N. & Castelli, A. 1987. Polychaete Vertical Zonation along a Littoral Cliff in the Western Mediterranean. *Marine Ecology*, 8: 33-48.
- [2] Bianchi, C. N. 1985. Structure trophique du peuplement annélien dans quelques grottes sousmarines méditerranéennes. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29: 147- 148.
- [3] Bianchi, C. N. & Morri, C. 1985. I Policheti come descrittori della struttura trofica degli ecosistemi marini. *Oebalia*, 11: 203-214.
- [4] Bilyard, G. R. & Carey Jr, A. G. 1979. Distribution of Western Beaufort Sea Polychaetous Annelids. *Marine Biology*, 54: 329-339.
- [5] Cardell-Corral, M. J. 1985. Anélidos poliquetos asociados a las cornisas de *Lithophyllum tortuosum* (Rhodophyta. Corallinaceae). *Misc. Zool.*, 9: 79-89.
- [6] Fauchald, K. 1989. The second annual riser lecture: eclecticism and the study of the polychaetes. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 102: 742-752.

- [7] Fauchald, K. & Jumars, P. A. 1979. The diets of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17: 193-284.
- [8] Fauvel, P. 1927. *Faune de France: Polychètes Sedentaires*. Le Chevalier. Paris.
- [9] Gambi, M. C. & Giangrande, A. 1985. Distribution of feeding guilds of the soft-bottom polychaetes in the Gulf of Salerno (Tyrrhenian Sea). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29: 237-240.
- [10] Gambi, M. C. & Giangrande, A. 1986. Distribution of Soft-bottom Polychaetes in Two Coastal Areas of the Tyrrhenian Sea (Italy): Structural Analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 23: 847-862.
- [11] Giangrande, A. 1988. Polychaete zonation and its relation to algal distribution down a vertical cliff in the western Mediterranean (Italy): a structural analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 120: 263-276.
- [12] Holmes, R.T. & Recher, H. F. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: intercontinental comparison. *The Condor*, 88: 427-439.
- [13] Jeffries, M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimensions. *Oikos*, 67: 142-148.
- [14] Jumars, P. J. 1975. Environmental grain and polychaete species' diversity in a bathyal benthic community. *Marine Biology*, 30: 253-266.
- [15] Junoy, J. & Viéitez, J. M. 1990. Macrozoobenthic community structure in the Ría de Foz, an intertidal estuary (Galicia, Northwest Spain). *Marine Biology*, 107: 329-339.
- [16] Kinsey, S. T. & Hopkirk, T. L. 1994. Trophic strategies of euphausiids in a low-latitude ecosystem. *Marine Biology* 118: 651-661.
- [17] MacArthur, R. H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- [18] Núñez, J. 1990. *Anclido. poliquetos de Canarias: Estudio sistemático de los órdenes Phyllocladida, Amphinomida y Eunicida*. Tesis Doctoral no publicada.
- [19] Taylor, P. R. & Hay, M. E. 1984. Functional morphology of intertidal seaweeds: adaptive significance of aggregate vs. solitary forms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 18: 295-302.
- [20] Wong, M. 1986. Trophic organization of understory birds in a Malaysian dipterocarp forest. *The Auk*, 103: 100-116.