

Inv. Pesq.	51 (2)	págs. 167-182	Junio 1987
------------	--------	---------------	------------

Estructura espacial del horizonte del *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. en la costa central de Asturias (N de España)*

E. FERNÁNDEZ, C. FERNÁNDEZ y R. ANADÓN

Dpto. de Biología de Organismos y Sistemas. Facultad de Biología
Universidad de Oviedo 33005 Oviedo. España

Palabras clave. Distribución espacial, fitobentos, zoobentos, horizonte intermareal, Asturias, N de España.

Key words: Spatial distribution, phytobenthos, zoobenthos, intertidal community, Asturias, N of Spain

RESUMEN. Se distinguen tres subsistemas diferenciados en el horizonte. Mediante técnicas de asociación basadas en el cálculo de las distancias euclídeas entre muestras, se revela la existencia de una estructura espacial resultante de la superposición de tres modelos de distribución diferentes: una distribución homogénea de fitobentos; un marcado gradiente altitudinal del zoobentos asociado a la fracción algal y una distribución en mosaico en cuanto se refiere al zoobentos asociado al sustrato rocoso.

Se discute la interrelación entre horizontes adyacentes y las características espaciales de cada subsistema.

SUMMARY. SPATIAL STRUCTURE OF THE *Gelidium latifolium* COMMUNITY IN THE CENTRAL COAST OF ASTURIAS (N SPAIN) — Three subsystems are described in the *Gelidium latifolium* belt. Clustering techniques based on chord distance estimation show a spatial structure that appears to result from three overlapping spatial distribution patterns: an homogeneous distribution in the phytobenthos; an altitude gradient in the zoobenthos inhabiting seaweeds, and a patchy distribution in the zoobenthos associated with rocky substrates.

The relationship between adjacent communities and the characteristics of each subsystem are discussed.

INTRODUCCIÓN

Gelidium latifolium es un macrófito perenne que ordena el espacio entre 0,4 y 0,8 metros sobre el nivel cero de marea (FERNÁNDEZ y NIELL, 1981). Varios autores (ANADÓN, 1983; JUANES, 1983; ANADÓN y FERNÁNDEZ, 1986), además de los ya citados, han estudiado el fitobentos de este horizonte.

Este trabajo, primero de una serie sobre el mismo tema, pretende determinar cómo se distribuyen en el espacio las distintas especies que constitu-

* Recibido el día 2 de diciembre de 1986. Aceptado el día 10 de marzo de 1987.

yen la fauna asociada al horizonte. Si, como afirma WIESER (1952), la distribución espacial de la microfauna que habita las comunidades de macrófitos marinos está más intensamente influenciada por la naturaleza del sustrato que por los propios macrófitos, sería de esperar una distribución diferente tanto de la fauna respecto de la flora del horizonte, como del zoobentos asociado a la fracción algal respecto al zoobentos asociado al sustrato rocoso.

MATERIAL Y MÉTODOS

Como zona de estudio se eligió la ensenada de Bañugues, de coordenadas UTM 30 T TP 7334, sita en el margen oriental del Cabo Peñas.

Se diferenciaron cuatro niveles altitudinales en el horizonte, denominados A, B, C y D, en orden de altitud decreciente sobre el cero de marea. En cada uno de ellos se tomaron ocho muestras contiguas de 100 cm² cada una, que se agruparon de la siguiente forma. de la 1 a la 8, nivel A; de la 9 a la 16, nivel B; de la 17 a la 24, nivel C y de la 25 a la 32, nivel D.

En cada muestra se separaron dos estratos de muestreo: fracción algal, obtenida al arrancar a mano los macrófitos de mayor talla, y fracción subestrato, constituida por el raspado de la superficie muestreada; las muestras fueron tomadas en el mes de febrero de 1985.

Como expresión de abundancia se utilizó la biomasa en el caso de los macrófitos y el número de individuos en el del zoobentos.

La biomasa vegetal fue calculada tras pesar los ejemplares, una vez mantenidos a 110° C durante 24 horas (ROUND y HICKMAN, 1971)

La heterogeneidad espacial ha sido calculada sometiendo los datos obtenidos a un tratamiento de asociación de muestras descrito por ORLOCI (1975) que calcula, primeramente, la «chord distance» (ORLOCI, 1967), según la expresión:

$$E(j,k) = [2(1 - Q_{jk}/\sqrt{Q_{jj} Q_{kk}})]^{1/2}$$

Donde $Q_{jk} = \sum_h X_{hj} X_{hk}$; $Q_{jj} = \sum_h X_{hj}^2$; $Q_{kk} = \sum_h X_{hk}^2$, $h = 1, 2, \dots, p$.

siendo p = número de especies, X_{hj} la frecuencia de la especie h en la muestra j .

Posteriormente se agrupan las muestras por el método de suma de cuadrados, construyendo así un dendrograma de afinidades para cada uno de los grupos estudiados.

En el caso de fitobentos, debido a la elevada contribución de *Gelidium latifolium* a la biomasa total, fue aplicado el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1956) para las diferencias de localización de datos, sobre las biomásas del macrófito dominante.

RESULTADOS

MICRODISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE FITOBENTOS

En el cuadro I se muestra la relación de especies encontradas en la totalidad de las muestras. La escasa importancia de la mayoría de estas especies, en relación con el macrófito dominante, nos ha llevado a considerar únicamente aquellas especies cuya biomasa es significativa al menos en un nivel.

Gelidium latifolium presenta una biomasa elevada en los cuatro niveles estudiados, alcanzándose el valor máximo en el nivel C. Las restantes especies analizadas se distribuyen de forma diferente en cada nivel.

El nivel A está ocupado, además de por *Gelidium latifolium*, por *Gigartina acicularis* y *Bifurcaria bifurcata*, siendo estas especies prácticamente inexistentes en los restantes niveles.

El nivel B se caracteriza por la presencia de *Calliblepharis jubata*, epífito de *Gelidium latifolium*. Este epífito, junto a *Gymnogongrus crenulatus*, caracterizan los niveles C y D

MICRODISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL ZOOBENTOS

En los cuadros II y III figura la abundancia de las especies presentes en cada una de las muestras, desglosada en zoobentos asociado a la fracción algal y zoobentos asociado al sustrato rocoso.

Se distinguen 3 grupos de especies (cuadro IV):

Grupo 1 Constituido por *Bittium reticulatum* y *Retusa truncatula*, especies que habitan preferentemente en la fracción sustrato, presentando densidades máximas en ambos extremos del horizonte

Grupo 2. Formado por cuatro especies de moluscos: *Tricolia pullus*, *Musculus discors*, *Rissoa parva* y *Barleeia unifasciata*. Todas ellas habitan preferentemente en la fracción algal, se distribuyen según un gradiente altitudinal muy marcado, descendiendo su densidad hacia el nivel D.

Grupo 3. Constituido por tres especies de anfípodos: *Hyale perieri*, *Apherusa jurinei* y *Metopa borealis*, las cuales habitan, normalmente, en la fracción algal y presentan densidades máximas en los niveles B y D, excepto la última que únicamente presenta un máximo en el primero de ellos.

HETEROGENEIDAD ESPACIAL DEL HORIZONTE

Fitobentos

En la figura 1 se representa el dendrograma de afinidades obtenido para la comunidad vegetal, en el cual se aprecian valores de *Qab* sumamente bajos, siendo 1,4 entre las muestras más distantes. No se ha detectado ningún tipo

CUADRO I

Biomasa de las especies vegetales más importantes y del conjunto de las especies restantes, así como relación de éstas

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Gelidium latifolium</i>	1,94	2,77	2,23	1,19	1,52	1,43	1,99	1,49	1,10	2,42	2,40	1,40	0,79	2,07	2,69	2,29
<i>Calliblepharis jubata</i>	0,01	—	—	—	0,13	0,01	0,01	0,01	0,01	0,14	0,01	0,01	0,14	0,01	0,10	0,01
<i>Gigartina acicularis</i>	0,01	0,22	0,18	0,49	0,13	0,04	0,01	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	—	—	—	0,01	0,01	—	—	0,01	—	0,01	—	—	—	—	—	—
<i>Bifurcaria bifurcata</i>	—	—	1,05	0,78	0,46	0,23	0,41	0,01	1,02	0,01	0,01	—	0,01	0,96	0,01	—
Resto de especies	0,13	0,10	0,13	0,15	0,13	0,16	0,12	0,14	0,12	0,08	0,14	0,11	0,39	0,10	0,10	0,32
17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
<i>Gelidium latifolium</i>	2,94	2,15	3,46	3,88	2,91	2,15	1,34	1,49	0,93	1,80	1,72	1,33	2,52	0,50	1,12	2,47
<i>Calliblepharis jubata</i>	0,25	0,01	0,01	0,04	0,01	0,01	0,01	0,18	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,33	0,01	0,01
<i>Gigartina acicularis</i>	—	0,01	0,01	0,01	0,01	—	0,01	—	—	0,01	0,01	0,01	0,01	—	—	0,01
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	0,01	—	—	—	—	—	0,29	0,17	0,01	0,01	0,49	0,13	0,01	0,01	0,01	0,12
<i>Bifurcaria bifurcata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Resto de especies	0,08	0,11	0,11	0,16	0,07	0,24	0,11	0,10	0,13	0,11	0,13	0,14	0,12	0,10	0,13	0,28

<i>Gelidium sesquipedale</i>	<i>Gastroclonium ovatum</i>
<i>Plocamium cartilagineum</i>	<i>Lomentaria articulata</i>
<i>Corallina elongata</i>	<i>Rhodymenia pseudopalmeta</i>
<i>Jania rubens</i>	<i>Callithamnion</i> sp.
<i>Lithophyllum incrustans</i>	<i>Ceramium ciliatum</i>
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	<i>Ceramium diaphanum</i>
<i>Pyrosomella atropurpurea</i>	<i>Ceramium-flabelligerum</i>
	<i>Ceramium rubrum</i>
	<i>Hypoglossum woodwardii</i>
	<i>Chondria coerulea</i>
	<i>Laurencia obtusa</i>
	<i>Laurencia pinnatifida</i>
	<i>Polysiphonia</i> sp.
	<i>Pterosiphonia complanata</i>
	<i>Pterosiphonia pennata</i>
	<i>Sphaecelaria</i> sp.
	<i>Halopteris scoparia</i>
	<i>Dictyota dichotoma</i>
	<i>Ulva rigida</i>
	<i>Cladophora prolifera</i>
	<i>Bryopsis hypnoides</i>

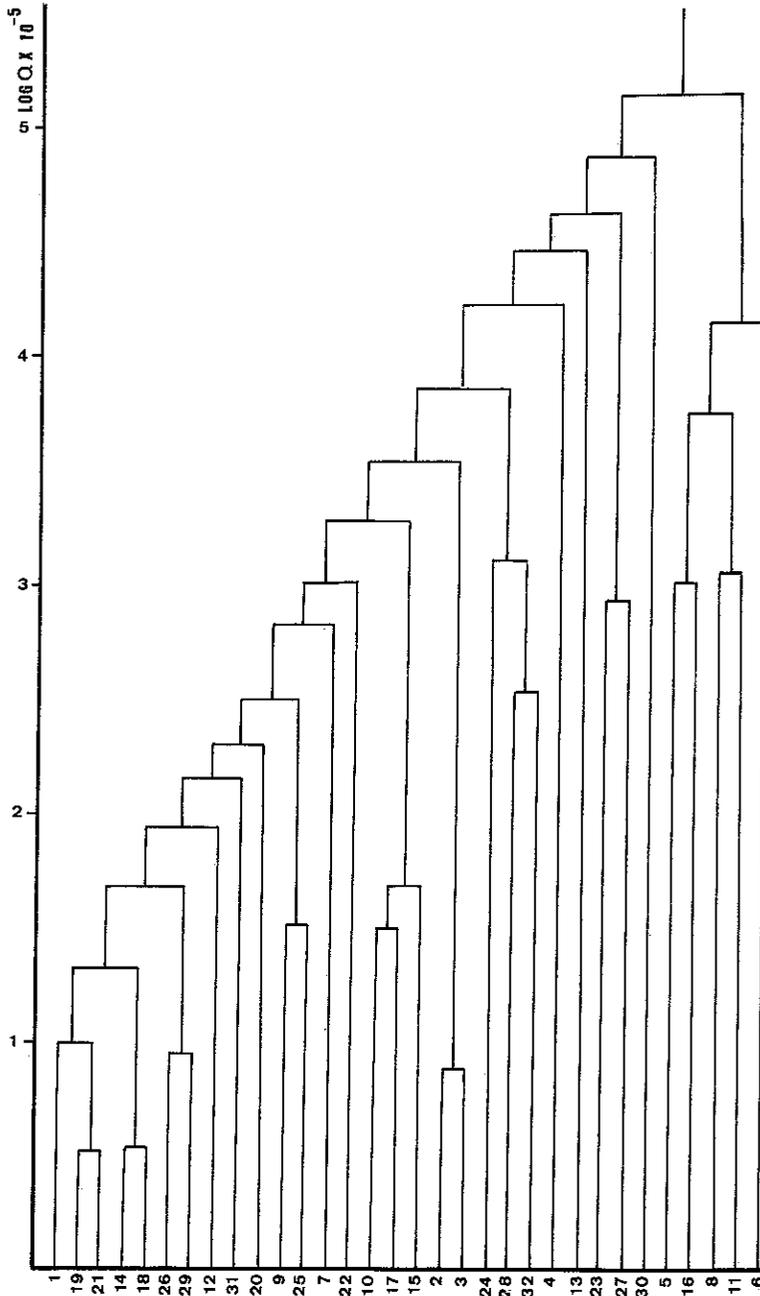


FIG 1 — Dendrograma de afinidades del fitobentos (*Phytobenthos cluster*)

de agrupación, debido a la fuerte dominancia ejercida por *Gelidium latifolium*, cuya biomasa está distribuida, homogéneamente, en los distintos niveles estudiados. Este hecho se puso de manifiesto mediante la aplicación del test de Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1956). Una vez obtenido el estadístico H , no se rechaza la hipótesis nula (los cuatro niveles no difieren en la «localización» de las biomásas de *Gelidium latifolium*), con una probabilidad del 95 %.

Zoobentos

El dendograma de afinidades obtenido para el zoobentos asociado a la fracción algal (fig. 2) determina cinco grupos en el nivel $Q = 2$.

Grupo 1. Corresponde a las muestras del nivel A, caracterizado por una

CUADRO IV

Abundancia de las especies animales más representativas en cada fracción y nivel de muestreo.

Especie	Fracción algal							
	Nivel A		Nivel B		Nivel C		Nivel D	
	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
<i>Buttium reticulatum</i>	14,2	8,5	3,2	2,4	2,7	2,6	2,7	2,5
<i>Retusa truncatula</i>	0,9	0,6	0,6	0,5	0,3	0,5	0,3	0,5
<i>Tricolia pullus</i>	2,3	1,7	0,9	0,8	0,6	0,7	0,6	1,1
<i>Musculus discors</i>	21,1	9,3	6,0	2,7	7,4	3,3	3,9	2,4
<i>Rissoa parva</i>	13,5	11,2	1,9	1,5	0,4	0,7	0,1	0,3
<i>Barleeta unifasciata</i>	21,6	8,7	8,7	4,0	2,5	1,7	1,0	1,3
<i>Hyale perieri</i>	0,7	1,2	6,9	3,0	4,1	2,0	7,2	5,3
<i>Apherusa jurinei</i>	1,1	1,5	10,5	7,8	4,6	3,2	10,0	7,4
<i>Metopa borealis</i>	1,6	2,0	6,2	6,0	2,0	1,2	0,5	0,5

Especie	Fracción substrato							
	Nivel A		Nivel B		Nivel C		Nivel D	
	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
<i>Buttium reticulatum</i>	29,6	12,8	8,0	7,6	4,5	5,1	14,0	11,5
<i>Retusa truncatula</i>	4,9	3,5	1,2	1,0	0,5	1,1	2,0	3,0
<i>Tricolia pullus</i>	1,5	1,6	1,4	2,0	0,2	0,5	1,0	1,2
<i>Musculus discors</i>	12,0	5,8	3,2	1,7	3,4	2,7	4,7	3,1
<i>Rissoa parva</i>	7,4	4,8	2,2	1,8	0,6	0,9	0,2	0,5
<i>Barleeta unifasciata</i>	7,7	4,7	2,2	1,8	0,6	0,9	0,2	0,5
<i>Hyale perieri</i>	0,2	0,5	0,4	0,5	0,1	0,3	0,0	0,0
<i>Apherusa jurinei</i>	0,5	1,1	0,9	1,0	0,5	1,1	1,7	2,6
<i>Metopa borealis</i>	0,4	0,7	0,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0

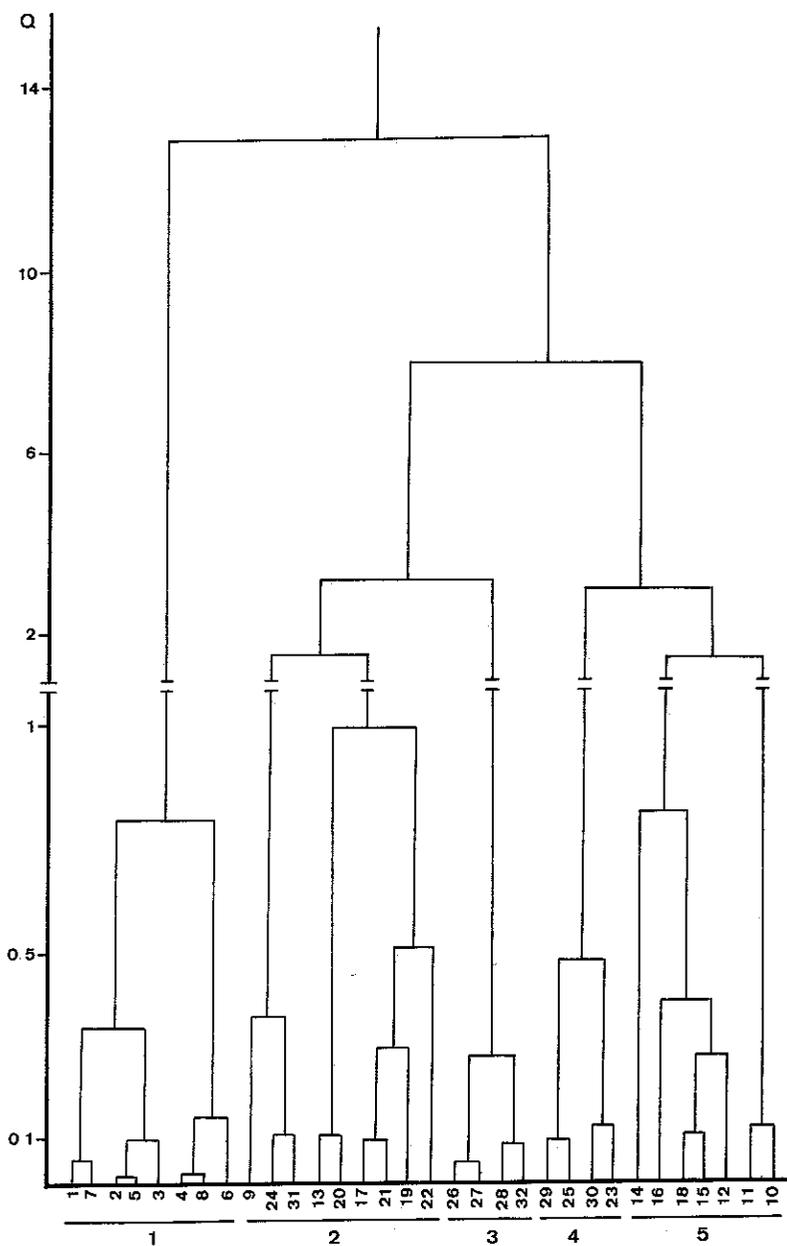


FIG 2 — Dendrograma de afinidades del zoobentos asociado a la fracción algal
(Cluster of the zoobenthos inhabiting seaweeds)

fuerte dominancia de *Bittium reticulatum*, *Rissoa parva* y *Barleeia unifasciata*, siendo asimismo importante *Dynamene bidentata*.

Grupo 2. Se corresponde prácticamente con las muestras del nivel C, en las que codominan *Hyale perieri* y *Apherusa jurinei*, con una moderada presencia de *Musculus discors* en todas ellas.

Grupo 3. Constituido por las muestras 26, 27, 28 y 32, todas ellas pertenecen al nivel D, en las que *Hyale perieri* domina sobre el resto de las especies, que están muy poco representadas.

Grupo 4. Formado, casi en su totalidad, por las muestras del nivel B, el cual presenta una elevada diversidad de especies y participan en su definición tanto los anfípodos: *Hyale perieri*, *Apherusa jurinei* y *Metopa borealis*, como los moluscos: *Musculus discors* y *Barleeia unifasciata*.

Grupo 5. Se corresponde con aquellas muestras del nivel D en las cuales *Apherusa jurinei* es la especie dominante.

La situación de cada una de las agrupaciones en el espacio (fig. 3), denota una clara distribución de las mismas a lo largo de un gradiente altitudinal.

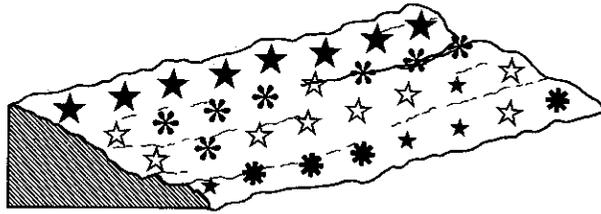


FIG. 3. — Situación espacial de los grupos obtenidos en el dendrograma de la figura 2 (*Spatial situation of the groups obtained by the cluster of the fig. 2.*) ★ Grupo 1 ☆ Grupo 2. * Grupo 3. ★ Grupo 4. * Grupo 5

El dendrograma resultante de la asociación de las muestras de la fracción sedimento (fig. 4) separa seis grupos al nivel $Q = 2$:

Grupo 1. Asocia una amplia serie de muestras en las que aparecen varias especies con abundancias importantes: *Bittium reticulatum*, *Musculus discors*, *Retusa truncatula*, *Rissoa parva* y *Barleeia unifasciata*, siendo la primera de ellas la dominante.

Grupo 2. Corresponde a las muestras 25, 27 y 28, caracterizadas por presentar muy pocas especies de las cuales sólo destacan *Bittium reticulatum* y *Platynereis dumerilii*.

Grupo 3. Se trata de un amplio grupo de muestras en las que codominan *Bittium reticulatum* y *Musculus discors*.

Grupo 4. Constituido únicamente por las muestras 29 y 30, caracterizadas por una codominancia de *Bittium reticulatum* y el serpúlido *Pomatocecos sp.*

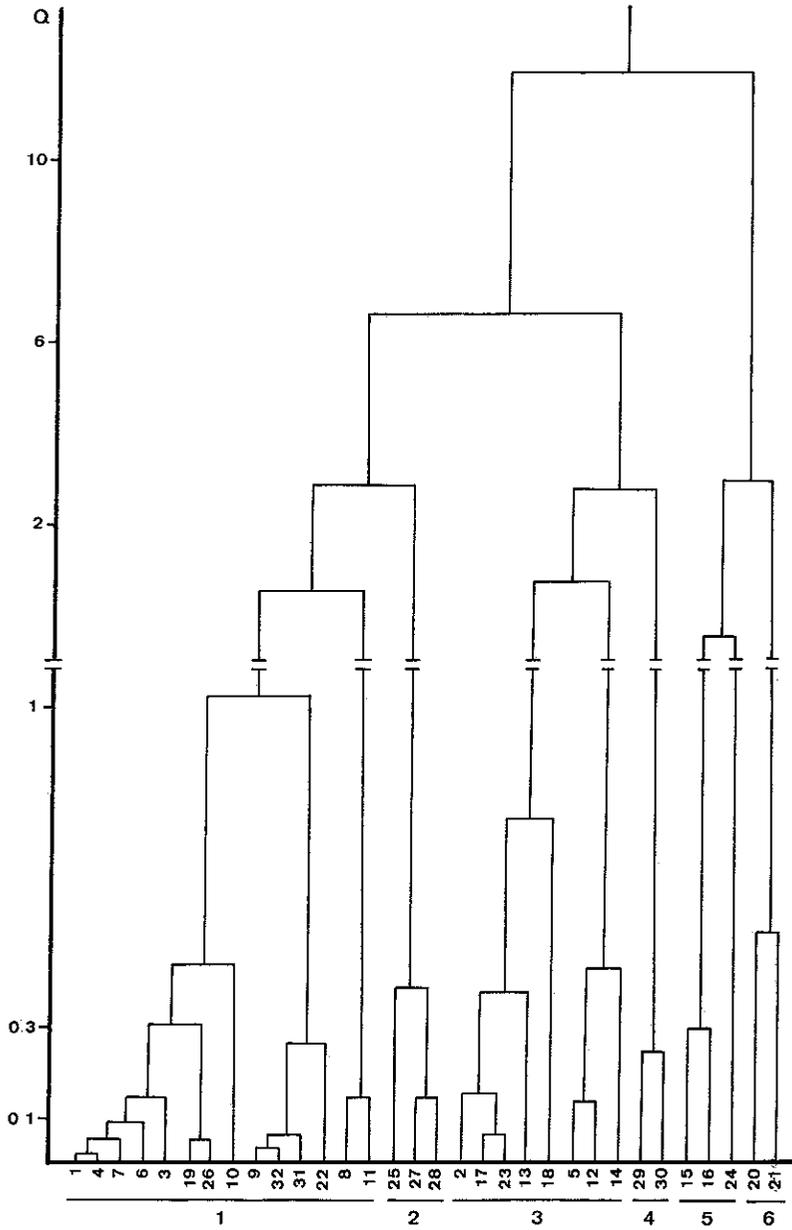


FIG 4 — Dendrograma de afinidades del zoobentos asociado al substrato
(Cluster of the zoobenthos associated to rockweed substratum.)

Grupos 5 y 6. Agrupan varias muestras que poseen muy pocas especies, representadas, a su vez, por un número bajo de individuos.

En la disposición espacial de los grupos encontrados (fig 5) no se aprecia ningún gradiente altitudinal, pero sí una amplia dispersión y heterogeneidad de las manchas.

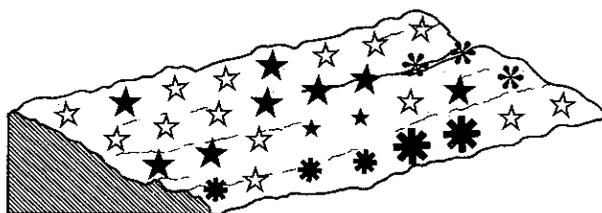


FIG 5 — Situación espacial de los grupos obtenidos en el dendrograma de la figura 4 (*Spatial situation of the groups obtained by the cluster of the fig 4.*) ☆ Grupo 1 ★ Grupo 2 * Grupo 3 * Grupo 4 * Grupo 5 ★ Grupo 6

DISCUSIÓN

El horizonte de *Gelidium latifolium* es, aparentemente, un sistema estructuralmente sencillo, en el cual la uniformidad es la tónica predominante. Sin embargo, un análisis fino del mismo permite asegurar que se trata de un sistema complejo, perfectamente estructurado en compartimentos diferenciados tanto espacial como tróficamente, de manera que las especies tienden a ubicarse en ellos mediante la adopción de estrategias que les permitan adaptarse a las características de los distintos medios.

Subsistema I: Comunidad vegetal

El fitobentos de este horizonte no muestra ningún tipo de faceteado, tanto por la distribución aleatoria de la biomasa de la especie dominante como por la escasa densidad de las especies acompañantes. Hay, sin embargo, un gradiente altitudinal de éstas que se asocia con el cuarto tipo de los propuestos por WHITAKER (1971), en el cual los solapamientos entre especies son habituales.

Subsistema II: Zoobentos asociado a la fracción algal

En este subsistema, la distribución de los moluscos está determinada por la interacción entre horizontes adyacentes, especialmente con el de *Bifurcaria bifurcata*. Así lo revelan los máximos de densidad que presentan numerosas especies en las zonas de transición entre ambos horizontes (nivel A), como consecuencia de las elevadas densidades que presentan estas especies en el

horizonte de *Bifurcaria bifurcata* (ANADÓN, 1980). La interrelación entre ambos horizontes se pone asimismo de manifiesto en otros aspectos de la dinámica del horizonte de *Gelidium latifolium* (FERNÁNDEZ, 1985).

Los anfípodos, sin embargo, ocupan las zonas centrales del horizonte, quizá sean fenómenos de competencia con los moluscos los responsables de esta segregación, siendo necesarios estudios más detallados en este sentido.

Para las especies asociadas a este subsistema, herbívoros en su mayoría (FRETTER y GRAHAM, 1962; LINCOLN, 1979; MUÑOZ COBO, 1981; STENECK y WATLING, 1982), el recurso se presenta distribuido de manera homogénea, lo que teóricamente les llevaría a percibir un ambiente de «grano fino» (*sensu* LEVINS, 1968), desde el punto de vista espacial y, posiblemente, trófico. Esto les permitiría ocupar todo el espectro del espacio, que, en este caso, correspondería a niveles estudiados. Sin embargo, los resultados obtenidos indican lo contrario, las especies se localizan en determinados niveles altitudinales del horizonte, y son capaces de explotar un ambiente de grano fino como si fuera grueso, fenómeno descrito por PIANKA (1982) en otros grupos animales. No parece ser la emersión, sino fenómenos de interacción interespecifica, la responsable de la reducción del hiperespacio (HUTCHINSON, 1981) de cada especie.

Subsistema III: Zoobentos asociado al sustrato rocoso

En la fracción sustrato, los individuos se agregan de acuerdo con las características del medio físico que les sean favorables, siendo posible la persistencia de individuos en los microhábitats que genera dicho medio. El hecho de que el sustrato sea heterogéneo da lugar a una distribución espacial en mosaico, mediante la ocupación de estos microhábitats por diferentes especies.

BIBLIOGRAFÍA

- ANADÓN, R. — 1980. *Estructura y dinámica del sistema litoral rocoso de las costas de Asturias*. Mem. policopiada Fundación J. March, Madrid. 251 pp.
- 1983. Zonación de la costa asturiana. variación longitudinal de las comunidades de macrofitos en diferentes niveles de marea. *Inv. Pesq.*, 47 (1): 125-141.
- ANADÓN, R. y C. FERNÁNDEZ — 1986. Comparación de tres comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. en la costa de Asturias (N de España). *Inv. Pesq.*, 50 (3): 353-366.
- FERNÁNDEZ, C. y F. X. NIELL. — 1981. Distribución espacial del fitobentos en los horizontes inferiores del sistema intermareal rocoso de Cabo Peñas (Asturias). *Inv. Pesq.*, 46 (1): 121-141.
- FERNÁNDEZ, E. — 1985. *Ecología del zoobentos del horizonte de Gelidium latifolium en la costa oriental del Cabo Peñas (Asturias)*. *Biología de las especies más importantes*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oviedo. 195 pp. Inédita.
- FRETTER, V. y A. GRAHAM — 1962. *British Prosobranch Molluscs*. Ray Society, London. 775 pp.
- HUTCHINSON, G. E. — 1981. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Blume Ecología. Barcelona. 462 pp.
- JUANES, J. — 1983. *Contribución al conocimiento de la biología de Gelidium latifolium*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Oviedo. 101 pp. Inédita.
- LEVINS, R. — 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press. Princeton. 120 pp.
- LINCOLN, R. J. — 1979. *British marine amphipoda. Gammaridea*. British Mus. (Nat. Hist.) 658 pp.
- MUNOZ-COBO, A. — 1981. *Estudio biológico y ecológico de las comunidades de anfipodos (Crustacea: peracarida) del macrofitobentos intermareal del sustrato rocoso de la orilla sur de la ría de Vigo (Pontevedra)*. Tesis Doctoral. Univ. Compl. de Madrid. 400 pp.
- ORLOCI, L. — 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *J. Ecol.*, 55. 193-205.
- 1975. *Multivariate method in vegetation research*. DR. W. Junk B. V. Publish. The Hague. 276 pp.
- PIANKA, E. R. — 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 365 pp.
- ROUND, F. E. y M. HICKMAN — 1971. Phytobenthos sampling and stimulation of primary production. En: *Methods for the study of marine benthos*. I.B.P. Handbook n.º 16, Ed. Holme & McIntire. London. 323 pp.
- SIEGEL, S. — 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill. New York, Toronto & London. 312 pp.
- STENECK, R. S. y L. WATLING. — 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Mar. Biol.*, 68, 299-319.
- WHITAKER, R. H. — 1971. *Communities and ecosystems*. The McMillan Company. London. 158 pp.
- WIESER, W. — 1952. Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution on the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31. 145-174.