

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**

FACULTAD DE CC. BIOLÓGICAS  
Departamento de Biología Animal I (Zoología)



**MEIOFAUNA ASOCIADA AL ALGA “LAMINARIA  
OCHROLEUCA” DE LA PYLAIE EN LA ISLA DE  
MOURO (SANTANDER, CANTABRIA)**

**MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE  
DOCTOR POR Nina Larissa Arroyo Hailuoto**

Bajo la dirección de los Doctores:  
Jesús Benito Salido  
Manuel Maldonado Barahona

**Madrid, 2002**

**ISBN: 84-669-1678-4**

# ÍNDICE

## AGRADECIMIENTOS

<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. IMPORTANCIA DE LA MEIOFAUNA EN EL CONTEXTO DE LOS ESTUDIOS FITALES.....</b>	<b>2</b>
1.1.1. Importancia numérica.....	2
1.1.2. Importancia taxonómica.....	3
1.1.3. Importancia ecológica.....	4
<b>1.2. ANTECEDENTES DEL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES FITALES.....</b>	<b>6</b>
1.2.1. Reseña histórica.....	6
1.2.2. Antecedentes del estudio de las comunidades meiobentónicas fitales en España.....	8
<b>1.3. MEIOFAUNA ASOCIADA AL ALGA <i>Laminaria ochroleuca</i> EN LA ISLA DE MOURO.....</b>	<b>10</b>
1.3.1. Antecedentes del proyecto.....	10
1.3.2. La comunidad de Laminariales de la Isla de Mouro.....	12
1.3.2.1. Macrófitos.....	14
1.3.2.2. Macrofauna.....	15
<b>1.4. OBJETIVOS.....</b>	<b>16</b>
<b>1.5. REFERENCIAS.....</b>	<b>19</b>
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>31</b>
2.1. Zona de estudio.....	32
2.2. Recolección y procesado de las muestras.....	33

<b>3. CAPÍTULO I: Estructura Taxonómica y patrones de distribución espacial de la meiofauna asociada a una comunidad submareal de <i>Laminaria ochroleuca</i> de la Pylaie, en el Cantábrico (Santander, España)</b> .....	<b>38</b>
3.1. INTRODUCCIÓN.....	38
3.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	40
3.3. RESULTADOS.....	45
3.4. DISCUSIÓN.....	57
3.5. REFERENCIAS.....	65
<b>4. CAPÍTULO II: Evaluación de los cambios producidos en la meiofauna como consecuencia del declive de la comunidad de <i>Laminaria ochroleuca</i> de la Pylaie en la Isla de Mouro</b> .....	<b>77</b>
4.1. INTRODUCCIÓN.....	77
4.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	79
4.3. RESULTADOS.....	82
4.4. DISCUSIÓN.....	90
4.5. REFERENCIAS.....	98
<b>5. CAPÍTULO III. Variación temporal y espacial de la abundancia y la riqueza específica de copépodos harpacticoides asociados a <i>Laminaria ochroleuca</i> en la Isla de Mouro</b> .....	<b>107</b>
5.1. INTRODUCCIÓN.....	107
5.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	109
5.3. RESULTADOS.....	115
5.4. DISCUSIÓN.....	127
5.5. REFERENCIAS.....	139
5.6. APÉNDICE I.....	149

<b>6. CAPÍTULO IV. Una nueva especie de Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) de la costa norte española: <i>Laophontodes mourois</i> sp. n.....</b>	<b>155</b>
<b>6.1. RESUMEN.....</b>	<b>155</b>
<b>6.2. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the Northern coast of Spain: <i>Laophontodes mourois</i> sp. n.....</b>	<b>156</b>
<b>6.2.1. ABSTRACT.....</b>	<b>156</b>
<b>6.2.2. INTRODUCTION.....</b>	<b>156</b>
<b>6.2.3. MATERIAL AND METHODS.....</b>	<b>157</b>
<b>6.2.4. DESCRIPTION.....</b>	<b>158</b>
<b>6.2.5. DISCUSSION.....</b>	<b>168</b>
<b>6.2.6. ACKNOWLEDGEMENTS.....</b>	<b>170</b>
<b>6.2.7. REFERENCES.....</b>	<b>171</b>
<b>7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES DE LA TESIS.....</b>	<b>175</b>
<b>7.1. Discusión.....</b>	<b>175</b>
<b>7.2. Conclusiones.....</b>	<b>177</b>

## **1. INTRODUCCIÓN**

Las comunidades de macrófitos caracterizan gran parte de los paisajes rocosos inter- y submareales del planeta, proporcionando un importante hábitat para las agrupaciones de pequeños invertebrados, en particular los animales bentónicos, para los que suelen constituir el principal sustrato. Muchos de estos organismos, especialmente los pertenecientes a la macrofauna, han sido estudiados de forma exhaustiva debido a su abundancia y a lo apropiado de su tamaño para la recolección y determinación taxonómica. Sin embargo, existe un componente mucho más abundante en términos numéricos y de diversidad cuya relevancia en este y otros sistemas es de sobra conocida: la meiofauna.

### **1.1. IMPORTANCIA DE LA MEIOFAUNA EN EL CONTEXTO DE LOS ESTUDIOS FITALES.**

#### **1.1.1. Importancia numérica.**

La meiofauna constituye un elemento numéricamente importante dentro de los sistemas marinos bentónicos. En las costas rocosas, los animales meio-bentónicos aparecen sobre todo en asociaciones de algas, aunque también son miembros abundantes de otro tipo de microambientes donde puede acumularse sedimento, como son las agrupaciones de mejillones, las grietas, debajo de bloques de piedra o dentro de los caparzones vacíos de los cirrípedos. A veces se les encuentra en asociación facultativa con algunos organismos macrofaunales como los briozoos o los hidrozoo tapizantes, en arrecifes de poliquetos, o en la cavidad del manto de ciertos gasterópodos (Branch, 1974c).

Los cinturones de algas de los sustratos rocosos ofrecen un rango de hábitat complejos muy explotados por la meiofauna. Incluso las fanerógamas marinas, de estructura más simple que éstos, dan abrigo al doble de las especies de meiofauna que aparecen en los sedimentos adyacentes (Hicks, 1986). Un valor de meiofauna fital de unos 10 millones de individuos por metro cuadrado no es raro y suele corresponder al 10% de la biomasa macrobentónica en estos biotopos (Giere, 1993).

La meiofauna siempre es más abundante que la macrofauna, si bien, ésta domina generalmente en términos de biomasa. Sin embargo, debido a la rapidez de sus tasas de reproducción (Gerlach, 1978), los organismos meio-bentónicos pueden ser tan importantes

en términos de producción secundaria como la macrofauna (Koop & Griffiths, 1982; McLachlan, 1983). Gerlach (1971) sugirió que para una biomasa equivalente, la meiofauna es responsable de 5 veces el metabolismo total de la macrofauna bentónica, aproximadamente. Por lo que es necesaria una relación de biomasa de 5:1 para que los requerimientos energéticos de la macrofauna excedan a los de la meiofauna. La biomasa de la macrofauna en la mayoría de los sistemas es por lo general mucho mayor de la necesaria para alcanzar la relación 5:1, pero en aguas muy someras, donde con frecuencia se encuentran las comunidades macrofíticas, la relación macro/meiofauna se acerca a 1 (Gerlach, 1971; Thiel, 1975), por lo que la meiofauna juega aquí un papel energético importante (Coull & Bell, 1979). En un estudio comparativo entre la distribución y cantidad de la macrofauna y la meiofauna a lo largo de una costa rocosa, Gibbons y Griffiths (1986) estimaron que la macrofauna suponía el 75% de la producción secundaria global, mientras que la meiofauna aportaba el 25%. En términos numéricos, la meiofauna tendía a ser aproximadamente tres órdenes de magnitud más abundante que la macrofauna. Gibbons y Griffiths (1986), hallaron que las densidades de la meiofauna estaban estrechamente ligadas a la biomasa del alga, por lo que la relación meio/macro variaban con ésta, siendo la meiofauna más abundante en áreas de gran cobertura algal. En general, la meiofauna formaba entre el 1.4 y el 61% de la macrofauna, con abundancias más altas en el nivel superior de los balánidos.

La meiofauna representa, por tanto, el grupo más abundante de metazoos en el sistema bentónico marino, extendiéndose desde el intermareal hasta profundidades abisales, con una densidad media del orden de diez millones de individuos por metro cuadrado y alcanzando valores de hasta 25 millones, en sedimentos fangosos (Vernberg y Coull, 1981).

### **1.1.2. Importancia taxonómica**

La meiofauna es filéticamente más diversa que cualquier otro componente de los biomas marinos (Kennedy y Jacoby, 1999). En ella aparecen representados un total de 23 filos, que incluyen tanto a taxones que permanecen dentro del rango de tamaño meio bentónico durante toda su vida (la "meiofauna permanente", como los nematodos, copépodos, turbelarios, gastrotricos y tardígrados), así como otros miembros inmaduros de

filos que en el estado adulto son de mayor tamaño (la "meiofauna temporal", que incluye a gasterópodos, bivalvos, anfípodos, holoturoideos, nemertinos y sipuncúlidos, entre otros).

Los numerosos estudios descriptivos realizados en ambientes fitales han permitido conocer los niveles de abundancia y riqueza específica que pueden ser alcanzados por las poblaciones meiobentónicas, pudiéndose reconocer una serie de géneros y especies típicos de determinados tipos de plantas o de los intersticios de las raíces o rizomas de las mismas, cuya incidencia se repite a nivel mundial. Sin embargo, queda aun por esclarecer cuáles son los mecanismos por los que se logra mantener esta reiteración taxo-ecológica, si bien factores como la especialización alimentaria y la adaptación morfológica al substrato parecen ser los principales responsables.

### **1.1.3. Importancia ecológica.**

La posición de la meiofauna en la cadena trófica es controvertida, y mientras algunos autores consideran que las poblaciones de meiofauna actúan como concentradoras de energía para niveles tróficos superiores y están reguladas por depredadores (Elmgren, 1976; Coull & Wells, 1983), otros justifican que la meiofauna ocupa los últimos eslabones de una cadena alimentaria en la que sólo están implicados otros organismos de la meiofauna (McIntyre & Murison, 1973; Choat & Kingett, 1982).

En sedimentos finos del intermareal, la meiofauna juega un papel importante en el reciclaje de nutrientes (McIntyre, 1969) y supone una fuente considerable de alimento para niveles tróficos más elevados (sobre todo para los ramoneadores nadadores) (Coull y Bell, 1979), mientras que en los sustratos arenosos, los miembros de la meiofauna sirven como unos regeneradores relativamente rápidos de nutrientes para los metazoos (Coull y Bell, 1979). Además, la meiofauna juega un papel importante haciendo que el detritus pueda ser utilizado por los macro-consumidores (Tenore et al., 1977). Por ejemplo, según estos autores, el ritmo de incorporación neto del detrito de fanerógamas marinas por parte del poliqueto *Nephtys*, fue cinco veces mayor en los cultivos con meiofauna.

A diferencia de playas y otros sistemas de fondos baldos, los sistemas rocosos se caracterizan por una elevada producción primaria "autóctona" (Gibbons y Griffiths, 1986). La transferencia de energía de la meiofauna a la macrofauna en los sistemas fitales ocurre de forma indirecta (ramoneo de algas por peces: Beckley & McLachlan, 1980), o

depredación directa (por peces: Choat & Kingett, 1982; Coull & Wells, 1983, u organismos macrobentónicos: Bell y Coull, 1978), y puede resultar en pérdidas de energía del intermareal.

Los factores físicos y biológicos que determinan la distribución tanto de la macrofauna como de las comunidades algales en las costas rocosas, por lo general, están bien documentados (Gibbons y Griffiths, 1986 y referencias incluidas en este estudio), pero el conocimiento acerca de la funcionalidad de estos sistemas rocosos es inadecuado, ya que siguen faltando datos acerca de la meiofauna y el componente bacteriano. La alta productividad de la meiofauna, sugiere que ha de prestarse mayor atención a su papel funcional, es decir, a su habilidad para influir en la distribución y la abundancia de otros organismos. Numerosos estudios prueban que la epifauna es capaz de reducir significativamente la abundancia de determinadas algas (Coull, 1973; Kennelly, 1983; Tegner & Dayton, 1987), de algas epifíticas (Brawley & Fei, 1987; Duffy, 1990), de animales sésiles recién instalados (Osman et al., 1992), o de metazoos más pequeños (Watzin, 1985; Kennedy, 1994). Como alimento, constituyen un recurso alimenticio importante para una amplia gama de macrofauna endo- y epibionte, y parecen regular las poblaciones de muchos peces litorales (Coull y Wells, 1983; Gibbons, 1988; Holbrook & Schmitt, 1996; Holbrook et al., 1997; De Troch et al., 1998), algunos de gran relevancia comercial (Gee, 1989). Así, la epifauna algal y la meiofauna en particular, proporcionan un nexo de unión trófico importante entre los peces y los productores primarios como son el alga hospedadora y el perifiton asociado, así como con el fitoplancton del agua circundante (Taylor y Cole, 1994), y han sido identificadas como los mayores consumidores y recicladores de nutrientes de las faunas que habitan los ambientes litorales (Mukai, 1971; Sarma, 1981; Taylor, 1998). Además, la meiofauna es responsable del mantenimiento de la capa bacteriana en un continuo estado de crecimiento mediante el ramoneo y el reciclaje de nutrientes (McIntyre, 1969), y es típicamente diversa, densa y relativamente estable (Swedmark, 1964; McLachlan, 1983), por lo que constituye un componente fundamental en estos biotopos. Kennedy y Jacoby (1999), haciendo una revisión del papel de la meiofauna en los sistemas bentónicos marinos, concluyeron que los cambios en las poblaciones de meiofauna tienen la capacidad de afectar a diferentes niveles tróficos, ocasionando un fuerte impacto en otros componentes del sistema, de reconocido valor ecológico, y que por

tanto, el estado de las comunidades meiobentónicas puede ser un reflejo de la salud global del mismo.

De hecho, la meiofauna ha despertado un considerable interés como indicadora potencial de las perturbaciones antropogénicas en los sistemas acuáticos (Coull y Chandler, 1992), ya que tiene una serie de ventajas potenciales frente a la macrofauna, que es el componente del bentos que tradicionalmente se ha examinado en estudios de evaluación del impacto de procesos contaminantes. Entre otras, se encuentran su pequeño tamaño y elevadas densidades (de modo que pueden recolectarse muestras más pequeñas), los tiempos de generación más cortos y la falta de una fase planctónica en sus ciclos vitales, lo que sugiere una respuesta potencialmente más corta y una sensibilidad más acusada frente a los agentes contaminantes, al verse todos los estados vitales afectados por ellos (Heip et al., 1988; Warwick, 1993). Coull y Bell (1979) destacaron el hecho de que la meiofauna es un conjunto de animales muy apropiado para el análisis de procesos de recolonización tras un proceso contaminante, dada la rapidez de sus tasas de reproducción y el carácter oportunista de gran parte de sus miembros.

De los dos taxones más comunes de la meiofauna, nematodos y copépodos harpacticoides, éstos últimos son considerados los más sensibles a la contaminación (Sandulli y Giudicci, 1989; Coull y Chandler, 1992), y han sido propuestos como los más útiles para la evaluación de procesos contaminantes en los ambientes fitales (Jarvis, 1994). No en vano, son el taxón predominante en estos hábitat (Hicks y Coull, 1983), siempre y cuando la cantidad de fango o la carga de detritos no sean muy elevadas (Mukai, 1971; Hicks, 1977b).

## **1.2. ANTECEDENTES DEL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES FITALES.**

### **1.2.1. Reseña histórica.**

Al margen de algunas observaciones hechas por Darwin (1860) hace ya más de dos siglos cuando navegara por aguas patagónicas, al describir los organismos asociados a los bosques gigantes de *Macrocystis* a la altura de la Tierra del Fuego, el estudio de la meiofauna fital tuvo sus orígenes en los trabajos taxonómicos realizados en la bahía de Kiel por el pionero de los estudios meiobentónicos, Adolf Remane (Remane, 1933, 1940) y sus colaboradores (e.g. Schulz, Gerlach, Klie, Schäfer, Noodt, etc). Remane (1940), sugirió que

este hábitat algal, al que denominó 'fital', debería equipararse en rango al pelágico y al bentónico. Dos de los trabajos independientes más antiguos fueron los de Fraser (1936), sobre los copépodos habitantes de las algas de las charcas de marea y los de Manx, y Otto (1936) cuyo análisis cualitativo de la meiofauna asociada a *Enteromorpha* en la bahía de Kiel, sentó la base para toda una serie de trabajos (eminentemente descriptivos), que fueron ganando un ímpetu periódico a lo largo de las dos décadas posteriores (e.g. Colman, 1940; Dahl, 1948; Wieser, 1952; Chapman, 1955). Sin embargo, debido a los problemas asociados a la recolección, identificación y taxonomía de los grupos pertenecientes a la meiofauna, las especies móviles o crípticas más pequeñas fueron con frecuencia ignoradas en estos trabajos. En las siguientes décadas, y con el incremento de los estudios de meiobentos psámmico, se promovieron trabajos similares en las poblaciones habitantes de algas con un grado creciente de sofisticación teórica, experimental y analítica (e.g. Ohm, 1964; Hagerman, 1966; Jansson, 1966, 1969, 1967, 1970, 1974, 1977; Kikuchi, 1967; Ganning, 1971 a; Hicks, 1977 a,b,c; Moore, 1971, 1973b, 1974; Mukai, 1971; Pallares y Hall, 1974 a,b; Bartsch, 1979).

En la década de los 80, la meiofauna fital se empezó a utilizar en una serie de hipótesis ecológicas de cierta relevancia, utilizando tanto técnicas correlativas como de manipulación *in situ* (Beckley & McLachlan, 1980; Hicks, 1980, 1982; Choat y Kingett, 1982; Gunnill, 1982 a,b; Coull y Wells, 1983). Estudios más recientes han incorporado un análisis de la dinámica de tanto la macrofauna como la meiofauna fital (Gibbons & Griffiths, 1986; Gibbons, 1988 a, b, c, 1989; Johnson y Scheibling, 1987; Jarvis y Seed, 1996) y algunos grupos han sido estudiados con detalle, como por ejemplo los copépodos (Hicks, 1977 a,b,c; 1980; Pallares y Hall, 1974 a,b; De Troch, 2001), los nematodos (Moore, 1971; Warwick, 1977; Trotter y Webster, 1983, 1984; Norton, 1982), los ostrácodos (Hagerman, 1978; Uiblein et al., 1996; Hull, 1997), los anfípodos (Fenwick, 1976; Moore, 1978; Stoner, 1983; Brooks y Bell, 2001), los ácaros (Pugh y King, 1985 a,b; Somerfield, 1996), etc, lo que ha permitido ahondar algo más en los factores que determinan la distribución, tanto espacial como temporal, de estos organismos sobre las plantas y alcanzar niveles mucho más precisos de predicción teórica en estos sistemas.

Particularmente, en las asociaciones de fanerógamas marinas, se han abordado problemas ecológicos más específicos, como los ritmos diarios de migración a la columna

de agua (Walters y Bell, 1986; Walters, 1988; Bell et al., 1988, 1989; Kurdziel y Bell, 1992), la microdistribución dentro de la planta (Webb, 1990; De Troch, 2001), o los efectos de la carga epifítica (Hall y Bell, 1988, 1993) y de detritos (Meyer y Bell, 1989), sobre la fauna asociada a las plantas.

### **1.2.2. Antecedentes del estudio de las comunidades fitales en España.**

En España, el estudio de la meiofauna fital propiamente dicha se circunscribe a los trabajos realizados por Gadea (1960 a,b) sobre nematodos alguícolas de las costas mediterráneas y atlánticas (incluyendo el Cantábrico). Este autor, observó la presencia de muchas especies comunes entre ambas costas, pero destacó la diferencia en cuanto a la dominancia de las distintas especies en las dos localidades, así como las diferencias en el conjunto de la comunidad tanto a nivel cuantitativo (muestras más abundantes en el atlántico), como cualitativo. Gadea (1967) también realizó una revisión de la fauna de las praderas de fanerógamas marinas, aunque sin aportar datos propios, en los que también incluyó a la meiofauna.

Además, existen algunos estudios puntuales sobre grupos concretos, como los de De Haro (1966), que estudió la fauna de picnogónidos asociados al alga parda *Halopteris scoparia* (L.) en las Islas Medas y las relaciones entre estos organismos y los hidroideos en el medio posidonícola (De Haro, 1967), o los de Bello (1967), sobre nematodos marinos asociados a algas en el Cantábrico.

En España, incluso el estudio de la meiofauna de ambientes sedimentarios se haya aún, comparativamente, muy poco avanzado. Son escasos los estudios que abordan este grupo animal desde una perspectiva ecológica, y los trabajos taxonómicos se han realizado de forma muy puntual y siempre sobre grupos particulares, como resultado de proyectos a gran escala que incluían a la meiofauna de forma indirecta.

Al margen de los trabajos realizados por Schurmans-Stekhover (1942) sobre nematodos de las Islas Baleares, Delamare-Deboutville (1954) fue el primero en ocuparse del meiofauna en la Península Ibérica, concentrándose en aguas del litoral catalán. En esta zona le siguieron, mucho después, los trabajos de Palacín (1990) y Palacín et al. (1991, 1992), realizados en el Delta del Ebro y orientados fundamentalmente al estudio sistemático y ecológico de los nematodos, y trabajos de carácter sistemático en playas de

arena, como los de Rodríguez-Babio et al. (1987) y Villora-Moreno (1991a), sobre poliquetos, Villora-Moreno (1991b) sobre gastrotricos, y Villora y Grimaldi Dezio (1993) y Villora-Moreno (1996), sobre tardígrados. En las playas de arena del Golfo de Valencia, Villora-Moreno (1989) realizó un estudio ecológico centrado en la zonación de la meiofauna y su distribución espacial en el sedimento.

En las Islas Baleares se estudió por primera vez la meiofauna de una cueva submarina en el litoral mallorquín (Palacín y Masallés, 1986), donde Pretus (1992), señaló también la presencia de mistacocáridos. Recientemente, Castellote (2001), estudió la zonación espacial, tanto vertical como horizontal, en una cueva del litoral levantino, hallando diferencias notables en la distribución de los diferentes taxones en función de la profundidad dentro de la cueva y en el sedimento.

Villora-Moreno (1993) centró su tesis en el meiobentos de las Islas Chafarinas, analizando la heterogeneidad del ambiente intersticial y la biodiversidad de la meiofauna. Resultado de este estudio fueron también trabajos concretos acerca de determinados grupos como los nematodos (Villora y Palacín, 1992) o los poliquetos (Villora y Capaccioni, 1992; Villora-Moreno, 1997).

Ya en el litoral Atlántico, y en costas de Portugal, Galhano (1966, 1968), realizó un estudio de los crustáceos de la desembocadura del río Duero, concentrándose después en la meiofauna y en particular, en los crustáceos intersticiales (Galhano, 1970). Son suyas las primeras descripciones de copépodos harpacticoides en aguas de la península. En 1989, Austen et al. (1989), realizaron un estudio comparativo entre la meiofauna y la macrofauna de la ría de Formosa, a lo largo de un gradiente de contaminación. En la última década, en costas de Portugal se han realizado más estudios en ambientes de marisma que incluyen a la meiofauna (Lillebo et al., 1999).

A consecuencia del hundimiento del petrolero Urquiola, se llevaron a cabo numerosos estudios del bentos en la ría de La Coruña, entre los que Giere (1979), evaluó el impacto ocasionado por la marea negra sobre la meiofauna intermareal de la ría. Producto de este trabajo fueron los primeros listados a nivel específico de ciliados, turbelarios, nematodos, harpacticoides, ostrácodos y otros grupos de la meiofauna en el litoral atlántico español.

También en costas gallegas, en el estuario de La Foz, Anadón (1982) estudió aspectos ecológicos, tales como la distribución y la variación anual de los distintos grupos de la meiofauna. Tenore et al. (1984), en el contexto del estudio del "upwelling" de las Rías Bajas, hicieron referencia a la meiofauna de la zona, centrándose en datos de densidad y biomasa. Posteriormente, Besteiro (1986), elaboró un estudio de carácter sistemático sobre la variación estacional de la fauna intersticial en una comunidad de Gravas de "Amphioxus" de la ría de Ferrol.

En el Cantábrico, los únicos estudios publicados hasta la fecha acerca de la meiofauna han sido aquellos centrados en grupos concretos, como los kinorricos (Pardos et al., 1998), o aquellos que la incluyen de forma indirecta, en análisis de comunidades zooplanctónicas emergentes (Villate, 1997).

### **1.3. MEIOFAUNA ASOCIADA AL ALGA *Laminaria ochroleuca* EN LA ISLA DE MOURO.**

#### **1.3.1. Antecedentes del proyecto.**

La Isla de Mouro (Figura 1) es una formación rocosa caliza situada al norte de la entrada de la Bahía de Santander (43°28'24" N, 3°45'22" W), limitando las dos barras que cruzan los rumbos de aproximación a dicho puerto, a una media milla de la Península de la Magdalena. Por ello, ocupa una situación intermedia entre el ambiente estuárico y la franja costera, lo que genera, a pesar de las alteraciones sufridas por la zona estuárica próxima (dragados, tráfico portuario, vertidos, rellenos) una gran diversidad de ambientes en un espacio reducido, permitiendo, a su vez, el establecimiento de una elevada variedad y riqueza de comunidades.

Entre éstas están representadas gran parte de las formaciones características de la costa de Cantabria y del mar Cantábrico en general, como son la comunidad de *Corallina*, dominante en la zona intermareal, y la de laminariales (*Laminaria ochroleuca*, *Sacchoriza polyschides*). Éstas, junto a *Gelidium sesquipedale*, *Cystoseira baccata* y las comunidades esciáfilas que se desarrollan sobre los numerosos extra plomos, cuevas y paredes existentes, caracterizan el paisaje de los fondos sumergidos.

A pesar de la singularidad del entorno y de su proximidad a la bahía de Santander, hasta hace muy poco no existían estudios específicos sobre sus comunidades biológicas,

carencia que se acentúa si se considera la escasez de trabajos efectuados acerca del medio bentónico en la franja costera de Cantabria.



**Figura 1.** La isla de Mouro.

En 1996, considerando el escaso conocimiento que existía sobre las comunidades marinas de la isla de Mouro e intuyendo la potencial singularidad del enclave, la Asociación Científica de Estudios Marinos, el Museo Marítimo del Cantábrico y el Laboratorio Oceanográfico de Santander llevaron a cabo el proyecto “Biodiversidad y estructuración de los fondos marinos en la isla de Mouro” (García-Castrillo et al., 1998), financiado por la “I Convocatoria de Proyectos de Investigación Aplicada. Medio Ambiente y Desarrollo Sostenido en Cantabria” (Fundación Marcelino Botín. Sección Eduardo Fernández Miguel). El objetivo prioritario de dicho proyecto era la adquisición de los conocimientos básicos sobre el estado de conservación de los recursos bentónicos presentes en el radio de 300 m incluidos en la zona de veda, de forma que éstos pudieran servir de base para la elaboración de un Plan de Ordenación de los Recursos Naturales, así como para el planteamiento de una figura de gestión de dicho espacio acorde a su importancia. Estos estudios resultaron en un cartografiado, catalogación y caracterización de las

agrupaciones de organismos macro y megabentónicos de mayor interés. Los resultados obtenidos se han plasmado en diferentes publicaciones (García-Castrillo et al., 1998; 2000 a y b).

Posteriormente, dicho trabajo tuvo continuidad en el proyecto denominado “El entorno marino de la isla de Mouro: biodiversidad y propuestas para su gestión como espacio protegido” que ampliaba el ámbito de estudio en un radio de 100 m e incluía la zona adyacente de la península de la Magdalena. Este proyecto fue financiado en la “II Convocatoria de Proyectos de Investigación Aplicada. Medio Ambiente y Desarrollo Sostenido en Cantabria” (Fundación Marcelino Botín. Sección Eduardo Fernández Miguel).

La presente Tesis Doctoral se enmarca en ambos proyectos, y está centrada de manera específica en la meiofauna asociada a la especie *Laminaria ochroleuca*, que, por su gran porte y densidad, forma una de las comunidades de macroalgas más emblemática del entorno marino de la isla.

### **1.3.2. La Comunidad de Laminariales de la Isla de Mouro.**

Tanto la distribución de esta comunidad como sus componentes macrofíticos y macrobentónicos han sido descritos dentro del informe del primer proyecto antes mencionado y en publicaciones y tesis posteriores (García-Castrillo, 2000b, Puente, 2000), quedando sus características más relevantes en los años 1996 y 1997, resumidas a continuación. A partir de 1998, no obstante, se hizo patente un declive substancial de la población de *Laminaria ochroleuca* en los fondos de la isla. Este declive afectó primero sólo a la vitalidad de los frondes, pero finalmente culminó en una mortalidad acusada de las plantas, siendo los rizomas en 1999 muy pequeños y los frondes prácticamente inexistentes. Las razones del declive no han sido analizadas, ni cómo afectó éste a la comunidad de laminariales o a las adyacentes, tanto a nivel de macrófitos como a la macrofauna asociada. Es por ello que la descripción de la comunidad de Laminariales detallada a continuación está basada en los dos años de estudio en que la *Laminaria ochroleuca* dominaba los fondos de la isla, presentando sus poblaciones un aspecto exuberante y saludable.

En Mouro, la comunidad de laminariales quedaba relegada a las zonas permanentemente sumergidas, al contrario de lo que ocurre en otras zonas del Cantábrico,

donde aparecen horizontes dominados por *Laminaria ochroleuca* o *Sacchoriza polyschides* y *Cystoseira baccata* en los niveles más bajos del intermareal (Fernández y Niell, 1982; Anadón, 1983).



**Figura 2.** Aspecto de la comunidad de Laminariales en los dos primeros años de estudio, cuando era la dominante en los fondos de la isla de Mouro.

En la zona de estudio las "Laminariales" presentaban un amplio rango de distribución en profundidad y estaban presentes prácticamente en todas las zonas donde la arena no impide el desarrollo de macroalgas, aunque se observaba un incremento de su abundancia en cotas comprendidas entre los 10 y 15 m de profundidad. Este hecho se correspondía con la disminución de "*Gelidium*" en esas cotas y concuerda con los rangos de profundidad en los que se ha observado su distribución preferente en otras zonas (Aztí, 1995, 1998; Labeín, 1993). En cuanto a su localización, Gili et al. (1979), señalan que en las costas de Lugo, en determinadas zonas caracterizadas por presentar un sustrato rocoso con grandes desniveles, esta agrupación coloniza de forma exclusiva las rocas horizontales de menor profundidad. Esta preferencia se observaba asimismo en la isla de Mouro, donde este tipo de ambiente es el predominante en gran parte de la superficie estudiada. Por otra parte, la presencia moderada de sedimentos arenosos, no parece ser un factor determinante para el desarrollo de esta especie en la zona de estudio, aunque hay que tener en cuenta que

su preferencia por la parte superior de los bloques, la aísla, en parte, de los efectos negativos generados por los movimientos de las arenas sedimentadas en la base de los mismos (Puente, 2000). Durante los dos primeros años de estudio, la comunidad que estructura el alga parda *L. ochroleuca*, se hallaba ampliamente distribuida en torno a la isla hasta los 20 metros de profundidad, siendo la comunidad más abundante de las que rodeaban a la isla. El norte de la isla se caracterizaba por una comunidad de Laminariales bien representada, adaptándose a las estructuras topográficas de bloques, piedras sueltas y cañones. Las praderas de *Laminaria* quedaban sustituidas, a menor escala en las franjas inferiores con cierta iluminación de las paredes de bloques y cañones, por algas rojas y pardas de poco porte; mientras que las paredes y franjas esciáfilas, mucho menos iluminadas, estaban ocupadas por agrupaciones de invertebrados. De manera puntual, aparecían rodales de algas de porte medio como *Cystoseira* spp., *Dictyota* spp., *Dictyopteris* spp. y *Gelidium* spp., sobre todo en la zona más cercana a la isla.

La topografía abrupta de los fondos de la zona noroeste de la isla, la más expuesta, genera diferencias muy marcadas en la dispersión espacial de los organismos presentes, tanto por la generación de turbulencias hidrodinámicas como por los gradientes de iluminación. En general la estructura bionómica se caracterizaba por la presencia de *Laminaria* o *Gelidium* en la parte superior de los bloques y algas pardas como *Dyctiota* o *Dictyopteris* en las paredes verticales iluminadas, así como en las zonas bajas entre bloques donde aparecen piedras sueltas y arena sedimentada.

Hacia el sur, se diferenciaban claramente las agrupaciones y organismos presentes sobre el sustrato rocoso de aquellas zonas donde se desarrollan fondos de arena. Las algas pardas como *Laminaria* o *Cystoseira*, predominaban hacia el exterior de la isla, mientras que hacia la costa, donde se hacía más abundante esta última, y *L. ochroleuca* se veía sustituida por *Gelidium*.

#### 1.3.2.1. Macrófitos

Las especies acompañantes (epifíticas o formadoras del sotobosque) de la comunidad de *Laminaria ochroleuca* eran *Saccorhiza polyschides* (en cotas bajas de profundidad, siempre por encima de los 10 metros), *Plocamium cartilagineum*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Pterosiphonia complanata*, *Acrosorium venulosum* y

*Cryptopleura ramosa*, todas presentes en la mayoría de las comunidades del submareal. De forma más particular, aparecían *Antithamnionella spirographidis*, *Apoglossum ruscifolium* y *Callophyllis laciniata* (también comunes a las comunidades de "paredes", la primera y de "Gelidium", las otras dos). Con carácter exclusivo, destacar la presencia de *Haraldiophylum bonnemaisonii* en gran parte de las muestras de la comunidad de laminariales (Puente, 2000).

Todas estas algas son especies típicas del Atlántico norte y muchas del Mediterráneo. A excepción de *Saccorhiza polyschides*, que junto con *Laminaria ochroleuca* forma el estrato "arbóreo" de la comunidad, todas son especies infralitorales, esciáfilas, típicas de costas batidas o semi-expuestas. Muchas han sido recogidas como epífitas de otras especies laminariales o formando parte del sustrato de las mismas.

*Mesophyllum lichenoides*, el alga que recubre la mayor parte del sustrato rocoso sobre el que se asienta la comunidad, y que "trepa" sobre la mayoría de los rizomas de *Laminaria*, recubriéndolos a veces por entero, es también típica de ambientes batidos. Forma pequeñas láminas de 1 a 3 cm de envergadura, pero poco adherentes, de modo que parecen estar casi libres y son fáciles de despegar.

#### 1.3.2.2. Macrofauna

El análisis de la comunidad macrobentónica en los dos primeros años, reflejó diferencias claras en su estructura en función de parámetros de distribución a mesoescala como eran las características topográficas de cada zona, su exposición al hidrodinamismo, y la profundidad a la que eran recogidas las muestras (García-Castrillo et al., 2000b). Los mayores valores de riqueza específica correspondieron a las muestras recogidas a profundidades no superiores a los 12 metros y que ocupaban el radio más cercano a la isla, donde la gran heterogeneidad topográfica de los fondos y por tanto, de las comunidades macrofíticas, generaba una mezcla acusada de los distintos ambientes, incluido el de las laminariales.

Asimismo, la complejidad ecológica de la comunidad de laminariales, presentó también diferencias a nivel de microhábitat, entre los tres estratos (fronde, rizoma y sustrato) analizados para la misma (García-Castrillo et al., 2000b). El fronde, formado por la lámina y el estipe de *Laminaria ochroleuca* o *Saccorhiza polyschides* en algunos casos,

presentaba un número bajo de especies epibiontes, principalmente sésiles y muy adaptadas a ambientes batidos. Eran característicos el briozoo *Membranipora membranacea*, el hidrozoo *Obelia geniculata* y el gasterópodo *Helcion pellucidum*, que se alimenta de la propia lámina. El efecto de sombreado producido por la lámina sobre los estratos inferiores, creaba un ambiente con un marcado carácter esciáfilo en los mismos, lo que se tradujo en una buena representación de poríferos y briozoos y una escasa presencia de clorofíceas (García-Castrillo et al., 2000b), lo que distinguía a esta comunidad de la mayoría de las otras presentes en la isla.

En el rizoma, aparte de las especies ubiquistas presentes en prácticamente todos los ambientes de la isla como eran *Hiatella arctica*, *Spirobranchus polytrema*, *Serpula concharum*, *Verruca stroemia* o *Balanus perforatus*, apareció un grupo de especies típicas de estas estructuras entre las que predominaban *Ophiotrix fragilis*, *Anomia ephippium*, *Pomatoceros triqueter*, *Corophium lacustre* o *Celleporina hassallii*, cuya asociación a las mismas se vería probablemente favorecida por la compleja estructura de los rizomas y la protección ofrecida por los mismos frente a la depredación y el hidrodinamismo.

El estrato basal, formado por el substrato rocoso, el recubrimiento de *M. lichenoides* y las especies formadoras del sotobosque es el que presentaba la mayor riqueza de los tres. Junto con las especies ubiquistas citadas anteriormente, aparecieron en este estrato a otras muy frecuentes en toda la isla, como eran *Lysidice ninetta*, *Bittium reticulatum*, *Hinia incrassata* o *Crisia denticulata* (García-Castrillo et al., 2000b).

#### **1.4. OBJETIVOS**

A pesar de la larga tradición de estudios relativos a la fauna fital, nuestro conocimiento de la biología y ecología de este grupo de organismos y nuestra comprensión de su posición funcional en las costas y el infralitoral rocoso queda muy por detrás del de las costas arenosas (Preston y Moore, 1988; Gibbons, 1991). La mayoría de los estudios se han confinado a la zona litoral dada su mayor accesibilidad y facilidad de muestreo (Colman, 1940; Wieser, 1952; Jansson, 1966;1967; 1970; Zavodnik, 1967b, Nagle, 1968 y von Oertzen, 1969; Sarma, 1981; Gunnill, 1982 a,b; Coull et al., 1983; Gibbons y Griffiths, 1986; Gibbons, 1988 a,b,c; Crisp y Mwiseje, 1989; Gee y Warwick, 1994 a,b), mientras que las zonas submareales han recibido una atención más leve ( Dahl, 1948; Ohm, 1964;

Hagerman, 1966; Haage y Jansson, 1970; Mukai, 1971; Kautsky, 1974; Kangas, 1978; Moore, 1972, 1973, 1974) y nunca más allá de los 10 metros de profundidad. Así, queda aún simplemente por caracterizar gran parte de la epifauna asociada a las comunidades macrofíticas de estos niveles. Wieser (1952) destacó la importancia de establecer un nexo de unión entre la fauna litoral (intermareal) y la puramente infralitoral, así como el hecho de que los problemas relativos a la sinecología de los sistemas marinos no podrían ser abordados hasta tener una idea de la autoecología de los animales que componen la criptofauna (los que viven al abrigo de las algas) y los factores causales que determinan su presencia y distribución dentro de un área dada y bajo unas condiciones determinadas. Desde que él caracterizara la fauna de varias formaciones de algas en la costa sur inglesa, centrándose en la distribución vertical de la misma, poco se ha avanzado en este campo, y los estudios de fauna alguícola submareal siguen siendo escasos.

Dentro del campo de la meiofauna fital, quedan aun numerosas cuestiones por dilucidar (ver revisión de Hicks, 1985), que pueden ayudar a entender la dinámica no sólo de estos sistemas, sino procesos más generales dentro del medio marino.

Entre ellas, muchas aluden a la distribución espacial de los organismos dentro de las comunidades fitales y a escalas más pequeñas, dentro de cada planta concreta. La complejidad estructural de la superficie algal se ha identificado como el factor ecológico más significativo a la hora de explicar la composición específica, su riqueza y la abundancia de la meiofauna residente, ya que influye sobre el número de recursos explotables, entre los que destacan las superficies de las que alimentarse o en las que refugiarse de los depredadores. Sin embargo, queda todavía por definir qué contribuye más a incrementar la abundancia de la meiofauna y su diversidad, la provisión de más refugios o simplemente de un mayor espacio que pueda ser compartimentado permitiendo que coexistan más especies e individuos. Además, se desconoce cuáles son las razones que promueven la selección por parte de los distintos taxones de la variedad de sub-hábitat ofrecidos por las plantas y cuán específica es la meiofauna particular a las distintas secciones del talo.

Por otro lado, la caracterización de la comunidad de laminariales, y más concretamente, la estructurada por *L. ochroleuca*, quedaría incompleta si se obviase a la meiofauna asociada a la misma. Las razones para su inclusión en cualquier estudio que

pretenda la caracterización de una comunidad bentónica van desde las puramente taxonómicas o descriptivas (en este caso con el fin de ampliar nuestro conocimiento de la fauna ibérica), hasta las de carácter ecológico más amplio, para una correcta comprensión de su estructura y la dinámica de sus relaciones (Gibbons y Griffiths, 1986; Kennedy y Jacoby, 1999).

En este amplio contexto, y con la idea de contribuir al menos a responder a algunas de las cuestiones antes expuestas, se planteó esta tesis doctoral, con una serie de objetivos concretos que se detallan a continuación.

### **Objetivos:**

1. Determinar la estructura taxonómica a nivel grosero de la meiofauna asociada a *Laminaria ochroleuca*.
2. Caracterizar la distribución espacial a nivel de meso y microhábitat de dicha meiofauna.
3. Identificar potenciales patrones en la distribución temporal de la meiofauna total.
4. Evaluación del papel de los copépodos harpacticoides como grupo indicador estándar de patrones y procesos espacio-temporales que afecten al conjunto de la meiofauna.
5. Contribución al conocimiento taxonómico de los copépodos harpacticoides Ibéricos, con la descripción de especies nuevas para la ciencia.

La tesis se estructura en cuatro capítulos que cubren los objetivos reseñados anteriormente. El primero de ellos aborda tanto la caracterización taxonómica grosera de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca*, como los aspectos de distribución espacial a los que alude el objetivo número 2. Por su parte, en el capítulo II, se alude a los aspectos de distribución temporal que enuncia el tercer objetivo, analizándose las variaciones producidas en la estructura de la comunidad meio bentónica en los cuatro años de estudio. El capítulo III cubre el cuarto objetivo, haciendo hincapié en los aspectos de distribución espacial y temporal analizados para la meiofauna total pero con un nivel de detalle taxonómico más fino, centrando los análisis en la comunidad de copépodos harpacticoides asociados al alga. Por último, en el capítulo

IV se describe una nueva especie de la comunidad harpacticoide, concretamente una especie de la familia Ancorabolidae que fue encontrada entre los rizomas de *L. ochroleuca*.

A estos capítulos sigue una discusión general de los resultados y las aportaciones hechas por la tesis, y un apartado de conclusiones, en el que quedan de manifiesto las principales que de la misma se extraen.

## 1.5.REFERENCIAS

1. Allen J.C. y Griffiths, C. L. (1981). The fauna and flora of a kelp bed canopy. *S. Afr. J. Zool.* **16**, 80-84.
2. Anadón, R. (1982). Variación anual y distribución de la meiofauna en el estuario de La Foz (NW de España) (año 1974). *Oecol. Aquat.* **6**, 19-35.
3. Anadón, R. (1983). Zonación en la costa asturiana: variación longitudinal de las comunidades de macrófitos en diferentes niveles de marea. *Inv. Pesq.* **47**, 125-141.
4. Austen M.C., Warwick, R.M. y Rosado, M.C. (1989). Meiobenthic and macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in Southern Portugal. *Mar. Poll. Bull.* **20**, 398-405.
5. AZTI. (1995). Establecimiento de las bases técnicas de conocimiento del área de San Juan de Gaztelugatxe con vistas a su posible declaración como reserva marina. *Gobierno vasco. Departamento de Industria, Agricultura y Pesca.* .
6. AZTI. (1998). Campaña para medición de parámetros biológicos en la zona de las marismas de Santoña. In *Trabajos complementarios al diseño y análisis ambiental del esquema general de saneamiento de las marismas de Santoña (Cantabria).*, vol. Anejo V, pp. 219 pp: Fundación Leonardo Torres Quevedo- Confederación Hidrográfica del Norte.
7. Bartsch, I. (1979). Halacaridae (Acari) von der Atlantikküste Nordamerikas. Beschreibung der Arten. *Mikrofauna Meeresboden* **79**, 1-62.
8. Beckley L.E. y McLachlan, A. (1980). Studies on the littoral seaweed epifauna of St. Croix Island. 2. Composition and summer standing stock. *South Afr. J. Zool.* **15**, 170-176.

9. Bell S. S. y Coull, B. C. (1978). Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia (Berl.)* **35**, 141-147.
10. Bello, A. (1967). Contribución al estudio de los nematodos marinos del Cantábrico. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biología)*. **65**, 305-308.
11. Besteiro Rodríguez, M. C. (1986). Fauna mesopsammica de las "Arenas de Amphioxus" de la Ria de Ferrol (Galicia). Tesis Doctoral., pp. 260 pp: Universidad de Santiago.
12. Branch, G. M. (1974). *Scutellidium patellarum* n.sp. , a harpacticoid copepod associated with *Patella* spp. in South Africa, and a description of its larval development. *Crustaceana* **26**, 179-200.
13. Brawley S.H. y Fei, X. G. (1987). Studies of mesoherbivory in aquaria and in an unbarricaded mariculture farm on the Chinese coast. *Journal of Phycology* **23**, 614-623.
14. Brooks R.A. y Bell, S. S. (2001). Mobile corridors in marine landscapes: enhancement of faunal exchange at seagrass/sand ecotones. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **264**, 67-84.
15. Castellote, M. (2002). Meiofauna de una cueva submarina del Mar Mediterráneo Occidental. In *Tesis de Licenciatura.*, pp. 149 pp. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.
16. Chapman, G. (1955). Aspects of the fauna and flora of the Azores. VI. The density of animal life in the coralline alga zone. *Ann. Mag. nat. Hist. Ser.* **12**, 801-805.
17. Choat J.H. y Kingett, P. D. (1982). The influence of fish predation on the abundance cycles of an algal turf invertebrate fauna. *Oecologia* **54**, 88-95.
18. Colman, J. (1940). On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **24**, 129-183.
19. Coull B. y Bell, S. S. (1979). Perspectives of marine meiofaunal ecology. In *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems* (ed. R. J. Livingston): Plenum Publisher Corporation.
20. Coull B.C. y Chandler, G. T. (1992). Pollution and meiofauna: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30**, 191-271.
21. Coull B.C. y Wells, J. B. J. (1983). Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology* **64**, 1599-1609.

22. Crisp D.J. y Mwiseje, B. (1989). Diversity in intertidal communities with special reference to the *Corallina officinalis* community. *Scien. Mar.* **53**, 365-372.
23. Dahl, E. (1948). On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters off the Swedish west coast. Dissertation, Lund. *Undersökningar över Öresund* **35**, 1-193.
24. Darwin, C. (1860). The voyage of the Beagle., pp. 524: Anchor Books, Doubleday and Co., Garden City, N.Y.
25. de Haro, A. (1966). Picnogónidos del alga parda *Halopteris scoparia* (L.) de las islas Medas (Gerona). (*Biología*) **64**, 5-14.
26. de Haro, A. (1967). Relaciones entre Picnogónidos e Hidroideos en el medio posidonícola. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biología)*. **65**, 301-303.
27. Delamare-Deboutville, C. (1954). Premières recherches sur la faune souterraine littorale en Espagne. *Publ. Inst. Biol. Appl.* **17**, 119-129.
28. De Troch, M., Mees, J. y Wakwabi, E. (1998). Diets of abundant fishes from beach seine catches in seagrass beds of a tropical bay (Gazi Bay, Kenya). *Belg. J. Zool.* **128**, 135-154.
29. Duffy, J. E. (1990). Amphipods on seaweeds: partners or pests? *Oecologia* **83**, 267-276.
30. Edgar, G. J. (1983). The ecology of south east Tasmanian phytal animal communities. 3. Patterns of species diversity. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **70**, 181-2203.
31. Edgar, G. J. (1991). Artificial algae as habitats for mobile epifauna: factors affecting colonization in a Japanese *Sargassum* bed. *Hydrobiologia* **226**, 111-118.
32. Elmgren, R. (1976). Balthic benthos communities and the role of the meiofauna. *Contr. Asko. Lab. (Univ. Stockholm)* **14**, 1-31.
33. Fenwick, G. D. (1976). The effect of wave exposure on the amphipod fauna of the alga *Caulerpa Brownii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **25**, 1-18.
34. Fernández C. y Niell, F. X. (1982). Zonación del fitobentos intermareal de la región de Cabo Peñas (Asturias). *Inv. Pesq.* **46**, 121-141.
35. Fletcher W.J. y Day, R. W. (1983). The distribution of epifauna on *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh and the effect of disturbance. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **71**, 205-220.
36. Gadea, E. (1960). Contribución al estudio de los Nemátodos marinos. Nemátodos algúcolas de las costas mediterráneas de España. *P. Inst. Biol. Apl.* **31**, 33-91.

37. Gadea, E. (1960). Estudio comparativo de la nematofauna de las algas litorales de las costas mediterráneas y atlánticas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* **58**, 275-282.
38. Gadea, E. (1967). La fauna de las praderas de fanerógamas marinas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* **65**, 283-289.
39. Galhano, M. A. (1970). Contribuição para o conhecimento da fauna intersticial em Portugal. *Publ. Inst. Zool. A. Nobre* , 110-206.
40. Galhano, M. H. (1966). Primieiras pesquisas sobre crustáceos intersticiais dos sedimentos marinhos de Portugal. *Publ. Inst. Zool. A. Nobre* **96**.
41. Galhano, M. H. (1968). Two new interstitial Ameiridae (Copepoda Harpacticoidea) from Portugal. *Publ. Inst. Zool. A. Nobre* **96**.
42. García-Castrillo, G. (1998). Biodiversidad y Estructuración de los fondos marinos de la isla de Mouro.: Asociación Científica de Estudios Marinos-Fundación Marcelino Botín.
43. García-Castrillo Riesgo, G., Serrano, A., Preciado, I., Rodríguez, C., Puente, A. y Juanes, J. (2000). Estructuración biocenótica de la comunidad de laminariales de la Isla de Mouro (Mar Cantábrico, Santander). *Ozeanografika* **3**, 85-99.
44. García-Castrillo Riesgo G., Rodríguez, C., Puente, A., Preciado, I., Serrano, A. y Juanes, J. (2000). Cartografiado bentónico sublitoral de la Isla de Mouro (Cantabria). *Ozeanografika* **3**, 69-83.
45. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994a). Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103**, 141-150.
46. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994b). Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 247-259.
47. Gerlach, S. A. (1971). On the importance of Marine Meiofauna for Benthos Communities. *Oecologia (Berl.)* **6**, 179-190.
48. Gerlach, S. A. (1978). Food-chain relationships in subtidal silty and marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* **33**, 55-69.
49. Ghelardi, R. J. (1971). Species structure of the animal communities that live in *Macrocystis pyrifera* holdfasts. *Nova Hedwigia* **32**, 381-420.
50. Gibbons M.J. y Griffiths, C. L. (1986). A comparison of macrofaunal and meiofaunal distribution and standing stock across a rocky shore, with an estimate of their productivities. *Mar. Biol.* **93**, 181-188.

51. Gibbons, M. J. (1988a). The Impact of Wave Exposure on the Meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales: Rhodophyta). *Est. Coast. Shelf Sci.* **27**, 581-593.
52. Gibbons, M. J. (1988b). The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122**, 225-241.
53. Gibbons, M. J. (1988c). Impact of predation by juvenile *Clinus superciliosus* on phytal meiofauna: are fish important as predators? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **45**, 13-22.
54. Gibbons, M. J. (1991). Rocky shore meiofauna: a brief overview. *Tr. R. Soc. S. Afr.* **47**, 595-603.
55. Giere, O. (1979). The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field studies after the la Coruña-spill, May, 1976. *Cah. Biol. Mar.* **20**, 231-251.
56. Giere, O. (1993). Meiobenthology. The microscopic fauna in Aquatic Sediments., pp. 328. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
57. Gili C.R., Anadón, R., Carbonell, J. , Olivella, I. y Ros, J. (1979). Comunidades bentónicas submarinas del litoral de Lugo. I. Resultados preliminares. In *Actas I Simp. Iber. Es. Bentos Mar.*, vol. 2, pp. 711-750.
58. Gunnill, F. C. (1982a). Macroalgae as habitat patch island for *Scutellidium lamellipes* (Copepoda: Harpacticoida) and *Amphitoë tea* (Amphipoda: Gammaridae). *Mar. Biol.* **69**, 103-116.
59. Gunnill, F. C. (1982b). Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. *Mar. Biol.* **69**, 263-280.
60. Haage P. y Jansson, B.-O. (1970). Quantitative investigations of the Baltic *Fucus* belt macrofauna. I. Quantitative methods. *Ophelia* **8**, 187-195.
61. Hacker S.D. y Steneck, R.S. (1990). Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* **71**, 2269-2285.
62. Hagerman, L. (1966). The macro- and microfauna associated with *Fucus serratus* L., with some ecological remarks. *Ophelia* **3**, 1-43.
63. Hagerman, L. (1978). The life-cycle of three species of algal-living ostracods from brackish water. *Ophelia* **17**, 231-237.

- 
64. Heip, C. (1976). The spatial pattern of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) (Crustacea: Ostracoda). *Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **56**, 179-189.
65. Hicks G.R.F. y Coull, B. C. (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21**, 67-175.
66. Hicks, G. R. F. (1977a). Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution to total phytal meiofauna. *N.Z. Mar. Freshwater Res.* **11**, 441-469.
67. Hicks, G. R. F. (1977b). Species associations and seasonal population densities of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, **11**, 621-643.
68. Hicks, G. R. F. (1977c). Breeding activity of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Zl. Jl mar. Freshwat. Res* **11**, 645-666.
69. Hicks, G. R. F. (1980). Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *Jour.Exp. Mar. Biol.Ecol.* **44**, 157-192.
70. Hicks, G. R. F. (1985). Meiofauna Associated with rocky shore algae. In *The Ecology of Rocky Coasts* (ed. P. G. M. R. Seed). London: Hodder yStoughton.
71. Holbrook S.J. y Schmitt, R. J. (1996). On the structure and dynamics of temperate reef fish assemblages: are resources tracked? In *Long-term studies of vertebrate communities*. (ed. J. Cody M.L. y Smallwood), pp. 19-48. San Diego: Academic Press.
72. Holbrook S.J., Schmitt, R.J. y Stephens, J.R. jr. (1997). Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecol. Appl.* **7**, 1299-1310.
73. Hull, S. L. (1997). Seasonal changes in diversity and abundance of ostracods on four species of intertidal algae with differing structural complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **161**, 71-82.
74. Jansson, A. M. (1966). Diatoms and microfauna-producers and consumers in the *Cladophora* belt. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderdb.* , 281-288.
75. Jansson, A. M. (1969). Competition within an algal community. *Limnologica* **7**, 113-117.
76. Jansson, A. M. (1970). Production studies in the *Cladophora*-belt. *Thal. Jugosl.*, 143-155.

- 
77. Jansson, A. M. (1974). Community structure, modelling and simulation of the *Cladophora* ecosystem in the Baltic sea. *Contrib. Asko Lab., Univ. Stockholm* **5**, 1-30.
78. Jansson, A. M. (1977). The food web of the *Cladophora* belt fauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters* **15**, 574-588.
79. Jarvis S.C. y Seed, R. (1996). The meiofauna of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis: characterization of the assemblages associated with two common epiphytes. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **199**, 249-267.
80. Jarvis, S. C. (1994). Phytal meiofauna as biomonitors of environmental water quality. PhD Thesis, University of Wales, Bangor.
81. Jaume, D. (1997). First record of Superornatiremidae (Copepoda: Harpacticoida) from Mediterranean waters, with description of three new species from Balearic anchihaline caves. *Scien. Mar.* **61**, 131-152.
82. Johnson S.C. y Scheibling, R. E. (1987). Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **37**, 209-227.
83. Könnecker G.F. y Keegan, B. F. (1983). Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland- XVII. The epibenthic animal associations of Kilkieran Bay. *Proc. R. Ir. Acad.* **83**, 309-324.
84. Kangas, P. (1978). On the quality of meiofauna among the epiphytes of *Fucus vesiculosus* in the Asko area, Northern Baltic Sea. *Contrib. Asko Lab. , Univ. Stockholm* **24**, 1-32.
85. Kautsky, N. (1974). Quantitative investigations of the red algal belt in the Askö area, Northern Baltic proper. *Contributions of the Askö laboratory, University of Stockholm.* **3**, 1-31.
86. Kennedy A.D. y Jacoby, C. A. (1999). Biological indicators of marine environmental health: Meiofauna- a neglected benthic component? *Env. Mon. Ass.*, **54**, 47-68.
87. Kennedy, A. D. (1994). Predation within meiofaunal Communities: description and results of a rapid-freezing method of investigation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **114**, 71-79.
88. L'Hardy, J.-P. (1962). Observations sur le peuplement epiphyte des lames de *Laminaria saccharina* (Linne) Lamouroux, en baie de Morlaix (Finistere). *Cah. Biol. Mar.* **3**, 115-127.

- 
89. LABEÍN, S. A. (1993). Campaña 1992 de medición de variables biológicas para los estudios de implantación y seguimiento medioambiental de los emisarios submarinos de Avilés y Gijón (Asturias)., pp. 98 pp + apéndices: Dirección general de Calidad de Aguas. Ministerio de Obras Públicas, Transporte y Medio Ambiente. Madrid. España.
  90. Lillebo A.I., Flindt, M.R., Pardal, M.A. y Marques, J.C. (1999). The effect of macrofauna, meiofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. *Acta Oecologica* **20**, 249-258.
  91. McEnzie J.D. y Moore, P. G. (1981). The microdistribution of animals associated with the bulbous holdfasts of *Saccorhiza polyschides* (Phaeophyta). *Ophelia* **20**, 201-213.
  92. McIntyre A.D. y Murison, D. J. (1973). The meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **53**, 93-118.
  93. McIntyre, A. D. (1969). Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.* **44**, 245-290.
  94. McLachlan, A. (1983). Sandy beach ecology; a review. In *Sandy beaches as ecosystems*. (ed. T. McLachlan A. y Erasmus), pp. 321-380. The Hague.
  95. Moore, P. G. (1971). The nematode fauna associated with holdfasts of kelp (*Laminaria hyperborea*) in N.E. Britain. *J.exp. mar. biol. Ass. U.K.* **51**, 589-604.
  96. Moore, P. G. (1973). The kelp fauna of northeast Britain. II Multivariate Classification: turbidity as an ecological factor. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 127-163.
  97. Moore, P. G. (1974). The kelp fauna of northeast Britain. III. Qualitative and Quantitative ordinations, and the utility of a multivariate approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **16**, 257-300.
  98. Moore, P. G. (1978). Turbidity and kelp holdfasts. amphipoda. 1. Wales and S.W. England. *J. exp. mar. biol. Ecol.* **32**, 53-96.
  99. Mukai, H. (1971). The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Biol.* **8**, 170-82.
  100. Norton T. A., Hiscock, K. y Kitching, J.A. (1977). The ecology of Lough Ine. XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. *J. Ecol.* **65**, 919-941.
  101. Norton, T. A. (1971). An ecological study of the fauna inhabiting the sublittoral marine alga *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *Hydrobiologia* **37**, 215-231.
  102. Novak, R. (1989). Ecology of nematodes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol.* **10**, 335-363.

103. Osman R.W., Whitlach, R.B. y Malatesta, R.J. (1992). Potential role of micro-predators in determining recruitment into a marine community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **83**, 35-43.
104. Ott, J. (1967). Vertikalverteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassaceen. *Helg. wiss. Meeres.* **15**, 412-428.
105. Palacín, C. (1990). Estudio ecológico de la meiofauna bentónica de la Bahía de Els Alfacs (Delta del Ebre). Ecología y sistemática de las poblaciones de nematodos. Tesis Doctoral., pp. 406pp: Universidad de Barcelona.
106. Palacín C. y Masallés, D. (1986). Algunos datos sobre la meiofauna de una cueva submarina de la Isla de Mallorca. *Publ. Dept. Zool. Barcelona* **12**, 15-26.
107. Palacín C., Gili, J.M. y Martin, D. (1992). Evidence for coincidence of meiofauna spatial heterogeneity with eutrophication processes in a shallow-water Mediterranean Bay. *Est., Coast. Shelf Sci.* **35**, 1-16.
108. Palacín C., Martín, D. y Gili, J.M. (1991). Features of spatial distribution of benthic infauna in a Mediterranean shallow-water bay. *Mar. Biol.* **110**, 315-321.
109. Pallares R.E. y Hall, M. A. (1974a). Analisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera*. *Physis (Buenos Aires)* **33**, 275-319.
110. Pallares R.E. y Hall, M. A. (1974b). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Conclusion). *Physis (Buenos Aires)* **33**, 409-432.
111. Pardos F., Higgins, R.P. y Benito, J. (1998). Two new Echinoderes (Kinorhyncha, Cyclorhagida) from Spain, including a reevaluation of kinorhynch taxonomic characters. *Zool.-Anzeiger* **237**, 195-208.
112. Preston A. y Moore, P. G. (1988). The flora and fauna associated with *Cladophora albida* (Huds.) Kütz. from rockpools on Great Cumbrae Island, Scotland. *Ophelia* **29**, 169-186.
113. Pretus, J. L. (1992). Contribució al coneixement de la fauna intersticial litoral. Presència de Mistacocàrides (Crustacea) a l'illa de Mallorca. *Butlletí de la Institució catalana d'Historia Natural, Secc. Zoologi* **9**, 113-119.

- 
114. Pugh P.J.A. y King, P. E. (1985a). Vertical distribution and substrate association of the British Halacaridae. *J. Nat. Hist.* **19**, 961-968.
115. Pugh P.J.A. y King, P. E. (1985b). Feeding in intertidal Acari. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **94**, 269-280.
116. Remane, A. (1933). Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. *Wiss Meeresunters, Abt Kiel NF* **21**, 161-221.
117. Remane, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.*, vol. Ia (ed. E. Grimpe G. y Wagler), pp. 238p. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest y Portig.
118. Rodríguez-Babio C., Villora-Moreno, S. y García-Carrascosa, A.M. (1987). Sobre la presencia de *Saccocirrus* sp. (Annelida: Archiannelida, Saccocirridae) en las costas del Levante Ibérico. *VIII Bienal R. Soc. Esp. Hist. Nat.* **56**.
119. Sandulli R. y Giudici, N. (1989). Effects of organic enrichment on meiofauna: a laboratory study. *Mar. Poll. Bull.* **20**, 223-227.
120. Sarma, A. L. N., Satapathy, S. y Rao, D.G. (1981). Phytal macro and meiofauna of Chilka Lake. *I. J. Mar. Sci.* **10**, 61-65.
121. Schültze, K., Janke, K., Krüb, A. y Weidemann, W. (1990). The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *L. hyperborea* at the island of Helgoland (German Bight, North Sea). *Helg. Wiss. Meeresunters* **44**, 39-51.
122. Seoane-Camba, J. (1966). Las laminariáceas de España y su distribución. *Publ. Técn. J. Est. Pesca* **5**, 425-436.
123. Sheppard C.R.C., Bellamy, D.J. y Sheppard, A.L.S. (1977). The fauna associated with the *Laminaria ochroleuca* Pyl. in the Straits of Messina. *Mem. Biol. Mar. Ocean.* **7**, 1-9.
124. Shuurmans-Stekhoven, J. H. (1942). The free-living nematodes of the Mediterranean. III. The Balearic Islands. *Zool. Medd.* **23**, 219-262.
125. Somerfield P.J. y Jeal, F. (1996). The distribution of Halacaridae (Acari: Prostigmata) among macroalgae on sheltered rocky shores. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **76**, 251-254.
126. Stoner, A. W. (1983). Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. *J. Crust. Biol.* **3**, 505-518.

127. Swedmark, B. (1964). The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.* **39**, 1-42.
128. Taylor R.B. y Cole, R. G. (1994). Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **115**, 271-282.
129. Taylor, R. B. (1998b). Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **171**, 37-51.
130. Tegner M.J. y Dayton, P. K. (1987). El Niño effects on southern California kelp forest communities. *Adv. Ecol. Res.* **17**, 243-279.
131. Tenore K.R., Cal, M.R., Hanson, R.B., López-Jamar, E., Santiago, G. y Tietjen, J.H. (1984). Coastal upwelling off the Rias Bajas, Galicia, Northwest Spain II. Benthic studies. *Rapp. P. v. Réunn. Const. int. Explor. Mer* **183**, 91-100.
132. Tenore K.R., Tietjen, J.H. y Lee, J.J. (1977). Effect of meiofauna on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa*. *J. Fish. Res. Bd Can.* **34**, 563-567.
133. Thiel, H. (1975). The size structure of the deep sea benthos. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **60**, 575-606.
134. Trotter D.B. y Webster, J.M. (1983). Distribution and abundance of marine nematodes on the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Biol.* **78**, 57-64.
135. Trotter D.B. y Webster, J.M. (1984). Feeding preferences and seasonality of free-living marine nematodes inhabiting the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **14**, 151-157.
136. Tzetlin A.B., Mokievsky, V.O., Melnikov, A.N., Saphonov, M.V., Simdyanov, T.G. y Ivanov, I.E. (1997). Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea. *Hydrobiologia* **355**, 91-100.
137. Uiblein F, Roca, J.R., Baltanás, A. y Danielopol, D.L. (1996). Tradeoff between foraging and antipredator behaviour in a macrophyte dwelling ostracod. *Arch. Hydrobiol.* **137**, 119-133.
138. Velmirov B., Field, J.G., Griffiths, C.L. y Zoutendyk, P. (1977). The ecology of kelp bed communities in the Benguela upwelling system. *Helg. wiss. Meeres.* **30**, 495-518.

139. Vernberg W.B. y Coull, B. C. (1981). Meiofauna. In *Functional Adaptations of Marine Organisms* (ed. F. J. V. W. B. Vernberg), pp. 147-177. New York: Academic Press.
140. Villate, F. (1997). Tidal influence on zonation and occurrence of resident and temporary zooplankton in a shallow system (Estuary of Mundaka, Bay of Biscay). *Scien. Mar.* **61**, 173-188.
141. Villora-Moreno, S. (1989). El Meiobentos de las playas de arena del sector central del golfo de Valencia: estudio ecológico. Tesis de Licenciatura, pp. 108 pp.: Universidad de Valencia.
142. Villora-Moreno, S. (1991). Gastrotricos de las playas de arena próximas a Tarragona (Mediterráneo occidental): nuevas aportaciones para la fauna ibérica. In *VII Simposio Ibérico de Estudio del Bentos Marino*, pp. pp. 197.
143. Villora-Moreno, S. (1993). Heterogeneidad del Ambiente Intersticial y Biodiversidad de la Meiofauna: El meiobentos de las islas Chafarinas. In *Facultad de Ciencias Biológicas*, pp. 325. Valencia: Universitat de València.
144. Villora-Moreno, S. (1996). New genus and species of the deep-sea family Coronarctidae (Tardigrada) from a submarine cave with a deep-sea like condition. *Sarsia* **1981**, 275-283.
145. Villora-Moreno, S. (1997). Environmental heterogeneity and the biodiversity of interstitial polychaeta. *Bull. Mar. Sci.* **60**, 494-501.
146. Villora-Moreno S. y Grimaldi-Dezio, S. (1993). Redescription and ecology of *Batillipes phreaticus* Renaud-Debyser, 1959 (Arthrotardigrada, Batillipedidae) in the Gulf of Valencia (Western Mediterranean). *Cah. Biol. Mar.* **34**, 1-13.
147. Villora-Moreno S., Cappazoni-Azzati, R., García-Carrascosa, A.M. (1991). Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): Ecology interstitial polychaetes. *Bull. mar. Sci.* **48**, 376-385.
148. Warwick, R. M. (1977). The structure and seasonal fluctuations of phytal marine nematode associations on the Isles of Scilly. In *Biology of Benthic Organisms* (ed. B. F. Keegan, O'Ceidigh, P. y Boaden, P.J.S.), pp. 577-585. New York: Pergamon Press.
149. Warwick, R. M. (1993). Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. *Aust. J. Ecol.* **18**, 63-80.

150. Watzin, M. C. (1985). Interaction among temporary and permanent meiofauna: observations on the feeding and behaviour of selected taxa. *Biol. Bull.* **169**, 397-416.
151. Wieser, W. (1952). Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **31**, 145-174.
152. Zavodnik, D. (1967). The community of *Fucus virsoides* (Don). J. Ag. on a rocky shore near Rovinj (Northern Adriatic). *Thal. Jugos.* **3**, 105-113.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

En este apartado se detallan las técnicas de muestreo, procesado y tratamiento de las muestras que son generales para todos los capítulos de la tesis. Adicionalmente, en cada uno de los capítulos, se hace referencia a las técnicas concretas empleadas, así como las consideraciones estadísticas pertinentes.

### 2.1. Zona de estudio

El muestreo se realizó durante cuatro años (1996-1999), en la Isla de Mouro (43°28'24"N, 3°45'22"W). La isla se encuentra a la entrada de la Bahía de Santander, en el norte peninsular, aproximadamente a una milla de la costa (Figura 1).

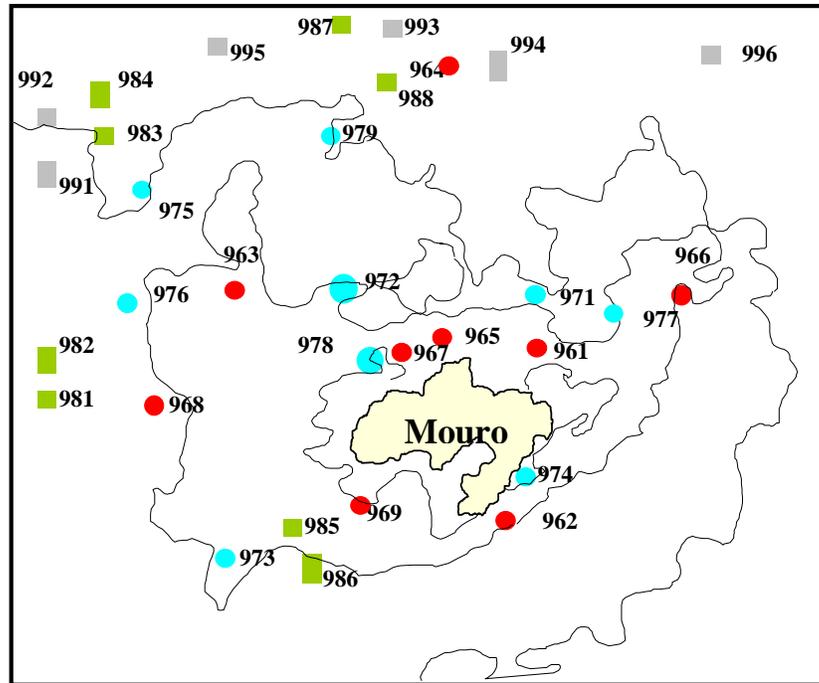


Figura 1. Localización del área de estudio.

La isla de Mouro es una formación calcárea de pequeño tamaño, cuyo eje mayor mide 200 metros y que se eleva 27 metros sobre el nivel del mar. Se caracteriza por tener una topografía sublitoral muy irregular y la profundidad de sus fondos nunca excede los 25 metros. En el dominio submarino, el substrato rocoso predomina sobre el blando e incluye una gran variedad de formas, entre las que se encuentran grandes bloques rocosos, pequeños cañones,

lastras y cuevas. La presencia de un substrato blando queda por lo general confinada a las grietas formadas entre los bloques y al fondo de los cañones (García-Castrillo y col., 2000 a). Las comunidades de macrófitos están dispuestas en un mosaico de parches, por lo general dominados por *L. ochroleuca* y *Cystoseira baccata* en las zonas más alejadas de la isla y por *Gelidium sesquipedale* en las más cercanas (García-Castrillo et al., 2000b). *Laminaria ochroleuca* aparece creciendo sobre bloques sueltos, superficies horizontales rocosas y, sobre una o varias capas de *Mesophyllum lichenoides* (Puente, 2000). Entre las sucesivas capas de crecimiento de *M. lichenoides*, y especialmente entre éstas y los rizomas

de *L. ochroleuca*, quedan retenidas cantidades variables de sedimento que proporcionana un microhábitat de tipo psámmico en un entorno básicamente de substrato rocoso.



**Figura 2.** Posición de los puntos de muestreo en los cuatro años de estudio. Las dos primeras cifras indican el año de estudio (96=1996, 97=1997, 98=1998, 99=1999). La tercera cifra indica el número de muestra.

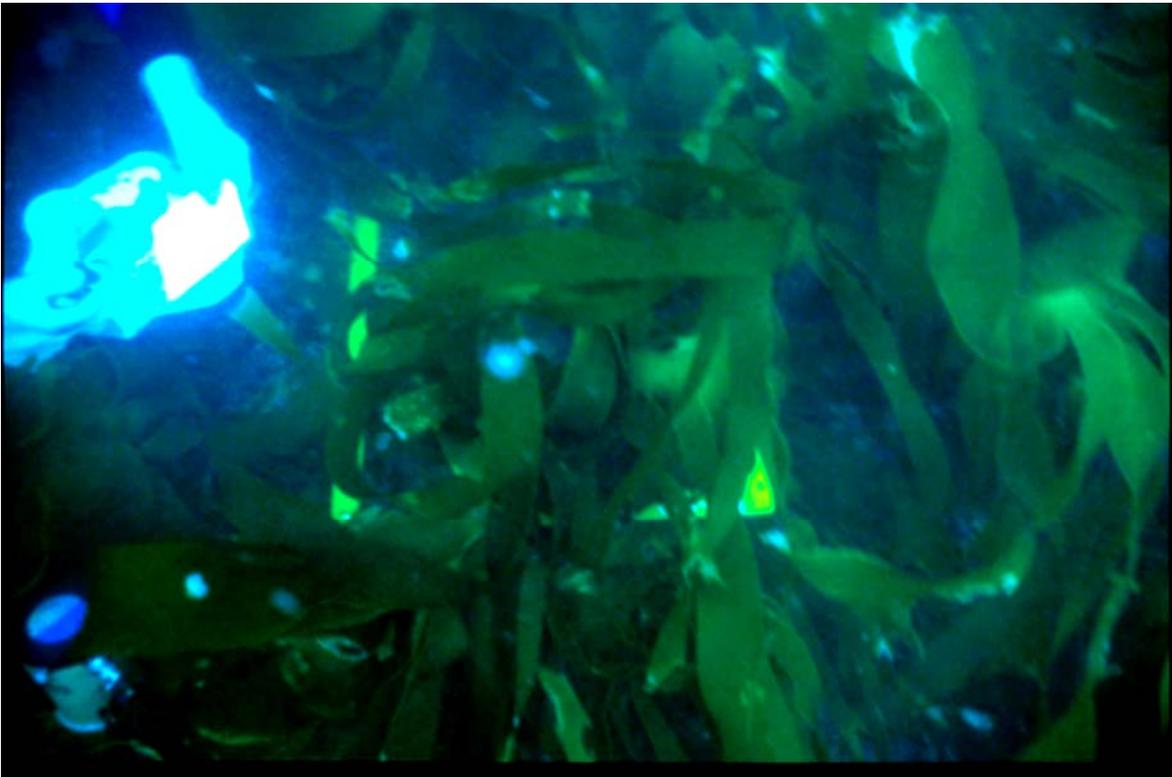
## 2.2. Recolección y procesado de las muestras

Las muestras se recogieron mediante inmersión con escafandra autónoma. La climatología de la zona y el elevado grado de exposición al oleaje de la Isla de Mouro posibilitan el muestreo submarino sólo en determinadas épocas, típicamente, en Primavera y Verano. Inclemencias climatológicas severas ocasionaron un pequeño desajuste en la repetibilidad temporal de los muestreos en años sucesivos, obligando a que el muestreo se realizara entre Julio y Agosto en 1996, en Mayo en 1997, entre Julio y Agosto en 1998 y entre Mayo y Junio en 1999.

El posicionamiento de los diferentes puntos de muestreo se realizó con un GPS portátil (Magellan) y utilizando referencias topográficas de la isla. Su posición aparece indicada en la Figura 2.

En cada punto, se tomaron datos del tipo de sustrato (rocoso vs. sedimentario), el porcentaje de recubrimiento de las especies estructurantes, la profundidad y la hora a la que fueron recogidas las muestras.

La profundidad se registró con una computadora de buceo ALADIN PRO y fue ajustada posteriormente utilizando datos proporcionados por la Autoridad Portuaria de Santander, según la altura de marea en cada momento, para referirlos al "0" del puerto de Santander.



**Figura 3.** Buceador tomando datos acerca del punto de muestreo.

Cada muestra consistió en la recolección de todos los pies de *Laminaria ochroleuca* contenidos en un área de  $0.5 \text{ m}^2$ . Los frondes y los estipes se introdujeron en una bolsa de plástico y se separaron de los rizomas, que a su vez fueron cubiertos por otra bolsa y separados del sustrato duro subyacente. Con el fin de comparar la composición cualitativa de la fauna asociada a la *L. ochroleuca* con las de las pequeñas algas formadoras del “sotobosque” y la del sustrato duro subyacente, se raspó una sub-muestra de sustrato de  $625 \text{ cm}^2$  dentro del cuadrado de muestreo del que fueron tomadas las plantas (Figura 4). Dicha submuestra fue depositada en otra bolsa de plástico.

En 1996 y 1997, se recogieron un total de nueve muestras cada año. Sin embargo, los dos años siguientes, debido a que la comunidad de *L. ochroleuca* sufrió un serio declive, que comenzó en 1998, con un deterioro y reducción ostensible de los frondes y culminó en 1999, con una gran mortalidad de plantas, sólo se pudieron tomar ocho (1998) y seis (1999), respectivamente.

Una vez en el laboratorio, las muestras (incluyendo las fracciones macrofíticas, su fauna asociada y el sedimento retenido por los rizomas), fueron pesadas y congeladas para su posterior procesado.



**Figura 4.** Cuadrícula de 25cm x 25 cm que enmarca una de las sub-muestras de sotobosque y substrato tomadas bajo la comunidad de *L. ochroleuca*.

La macrofauna fue extraída *de visu* y bajo la lupa binocular, utilizando pinzas. Con el fin de extraer la fracción meiobentónica, la muestra restante, tras la eliminación de la macrofauna, fue cribada en mallas de 1 mm y

62  $\mu\text{m}$  de luz, y los animales retenidos en la última malla, conservados en formol tamponado al 4% y teñidos con Rosa de Bengala para su posterior análisis. Las muestras que contenían gran cantidad de sedimento fueron lavadas en Ludox (polímero coloidal de sílice de densidad 1.15 que hace que el sedimento se resuspenda), y tras dejarlas reposar durante al menos 40 minutos, el sobrenadante se filtró por una malla de 62  $\mu\text{m}$ . Este proceso fue repetido 3 veces por muestra. Una porción del sedimento sobrante se guardó siempre para verificar si la mayoría de la meiofauna se había extraído correctamente. Se observó que este método de extracción no era lo suficientemente eficaz para los ostrácodos, bivalvos y gasterópodos, de modo que cuando éstos fueron abundantes en las muestras, el sedimento fue re-inspeccionado y dichos grupos extraídos manualmente del mismo. Toda la meiofauna recolectada fue preservada en alcohol al 70%.

La metodología aplicada es apropiada para la extracción de la denominada “meiofauna dura” (los organismos dotados de estructuras tegumentarias rígidas o gruesas, que les protegen frente a la acción de las sustancias fijadoras). Por tanto, nuestro estudio excluye grupos como turbelarios o gastrotricos (dentro de la meiofauna “blanda”), cuya contracción y desmembramiento tras el procesado de las muestras impide su identificación y cuantificación.

Todos los taxones meiobentónicos “duros”, excluyendo a los protozoos, fueron contados y recolectados utilizando una lupa binocular. La identificación se realizó a nivel taxonómico alto, salvo para los copépodos harpacticoides, que se identificaron a nivel de familia y especie.

El peso seco de las distintas fracciones de alga (fronde, rizoma, algas formadoras del sotobosque y substrato), así como de las algas epífitas sobre el rizomas, se obtuvo una vez eliminada toda la fauna asociada a ellas. Para ello, se mantuvieron las algas a 65°C durante 48 horas en una estufa SELECTA, pesándose luego la fracción resultante en una balanza SARTORIUS L-420P, de precisión 0.001 gramos. Los dos primeros años de estudio, con el fin de evaluar la influencia de la carga epifítica sobre las abundancias de la meiofauna, se obtuvieron además, los pesos secos de las algas epifíticas sobre los rizomas.

Los datos obtenidos se procesaron por métodos estadísticos descritos en cada uno de los apartados para sus fines concretos.

### 3. CAPÍTULO I.

#### **Estructura Taxonómica y patrones de distribución espacial de la meiofauna asociada a una comunidad submareal de *Laminaria ochroleuca* de la Pylaie, en el Cantábrico (Santander, España).**

##### 3.1. INTRODUCCIÓN

La profundidad, el hidrodinamismo y la exposición al oleaje generalmente regulan los patrones de distribución a gran escala de las comunidades macrofíticas marinas (Lewis, 1968; John, 1969; Kain, 1977; Könnecker, 1977) y de su fauna asociada (Hagerman, 1966; Fenwick, 1976; Norton et al., 1977; Kangas, 1978; Kautsky et al., 1981; Edgar, 1983 a,c, 1991; Könnecker y Keegan, 1983; Taylor y Cole, 1994, pero ver Lippert et al., 2001). Las especies de laminariales, son muy abundantes en las costas rocosas intermareales y submareales de muchos mares templados. Los estudios acerca de su distribución a lo largo de gradientes de profundidad y exposición las sitúan en costas moderadamente expuestas, preferentemente en substratos libres de sedimento y con una tolerancia relativamente baja a las temperaturas elevadas (John, 1969; Kain, 1977, 1979; Lüning y Neuschull, 1978; Schaffelke et al., 1996). Son numerosos los trabajos relativos a su fauna asociada y concluyen que la exposición al oleaje influye sobre la distribución, la abundancia y la diversidad de los organismos sésiles (L'Hardy et al., 1962; Norton et al., 1977; Fletcher y Day, 1983; Könecker y Keegan, 1983) y móviles (Norton, 1971; McEnzie y Moore, 1981; Schültze et al., 1990) que habitan las diferentes fracciones de las algas. Sin embargo, la mayoría de estos estudios no consideran la fracción meio bentónica (entre 1 mm y 62  $\mu$ m), y la literatura concerniente a su distribución en las especies de algas laminariales es todavía muy escasa e incompleta. Colman (1940), en su amplio estudio sobre comunidades fitales, sólo examinó seis hapterios, un estipe y un fronde de *Laminaria digitata*, separando e identificando a la meiofauna. Moore (1972a,b, 1973) realizó el estudio ecológico más amplio sobre meiofauna asociada a los rizomas de *Laminaria* hasta la fecha, pero obvió los frondes, mientras que Hicks (1980), analizó la fauna de copépodos asociados a los frondes de *L. digitata*, pero no consideró los rizomas. Aunque otros autores incluyeron a algunos taxones meio bentónicos en sus estudios (Velmirov et al., 1977; Allen y Griffiths, 1981;

Tzetlin et al., 1997), se centraron en la macrofauna y siempre omitieron el análisis de los patrones de distribución de estos organismos sobre el alga.

Una variedad de estudios realizados sobre la meiofauna de diferentes especies de algas concluyen que, en general, las densidades de la meiofauna fital disminuyen significativamente a medida que aumenta la profundidad, alcanzando los valores más altos en algas con frondes de estructura compleja y en las costas más protegidas. Por el contrario, las densidades más bajas se producen en las costas más expuestas, y en algas de morfologías simples, que proporcionan muy poca protección frente a la desecación y la acción del oleaje y tienen una menor capacidad de retención de sedimento (Wieser, 1952; Dommasness, 1969; Whatley y Wall, 1975; Hicks, 1977 a, 1980; Jensen, 1981; Gibbons, 1988 a,b; Gee y Warwick, 1994 a,b; Hull, 1997).

Las algas de estructuras complejas también proporcionan una mayor superficie de colonización (Connor y McCoy, 1979; Gunnill, 1982 a,b, 1983), protección frente a los depredadores (Woodin, 1981; Stoner, 1983; Coull y Wells, 1983) y frente al impacto de perturbaciones físicas (Woodin, 1978, Gibbons, 1988b, 1991), una mayor superficie de ramoneo y un substrato potencial de alimento mayor para la meiofauna (Abele y Walters, 1979; Hicks, 1980; Edgar, 1990; Gee y Warwick, 1994 a). Una superficie más grande también permitirá niveles más altos de colonización por parte de la macroepifauna y de Otras algas epifitas, lo que contribuirá a añadir una mayor complejidad a la estructura del hábitat fital (Moore, 1971; Kangas, 1978; Gunnill, 1982 b), y puede, en el caso de las algas epifitas, contribuir a regular la dinámica de las comunidades fitales (Sarma y Ganapati, 1972; Edgar, 1983 a,b; Johnson y Scheibling, 1987a; Hall y Bell, 1988).

Bajo estas premisas, cuando en una misma especie de alga se alcanzan diferentes niveles de complejidad en las diferentes fracciones de la planta y en la misma aparecen distintos microhábitat, cabría esperar que la mayoría de los animales se concentrasen en las partes que ofrecen una mayor protección y una gama más amplia de nichos. Algunos estudios realizados sobre comunidades de fanerógamas marinas han tratado este aspecto de la distribución espacial de la meiofauna, y los resultados son en general concluyentes respecto a la preferencia por fracciones más complejas o que ofrecen una mayor variedad de microh, como son las partes inferiores de los estipes o los tallos y las raíces o hapterios de las plantas (Novak, 1982; Sánchez-Jerez et al., 1999; Webb, 1990; De Troch et al.,

2001). Sin embargo, en las macroalgas, muy pocos estudios que versan sobre los patrones de distribución de la meiofauna se han centrado en las preferencias de determinados animales por los diferentes sub-hábitat ofrecidos por la planta, y la mayoría de los autores se han limitado a establecer comparaciones entre la fauna asociada a algas de diferente complejidad existentes en un mismo enclave (Hicks, 1977 a, 1980; Coull et al., 1983; Gee y Warwick, 1994 a,b, entre otros).

Además, no son frecuentes las comparaciones entre la fauna asociada a los macrófitos y la que coloniza las algas formadoras del sotobosque o el substrato subyacente, si bien su importancia a la hora de proporcionar nuevas superficies habitables y como posible fuente de colonizadores fiales u otro tipo de animales bentónicos a las comunidades macrofíticas, ha sido resaltada por numerosos autores (Edgar, 1983 b; Gibbons y Griffiths, 1988; Somerfield y Jeal, 1996; Atila y Fleeger, 2000).

En este capítulo, se describe y cuantifica la comunidad meiobentónica asociada a una formación submareal de *Laminaria ochroleuca*, analizándose los efectos de la profundidad y la exposición al oleaje y a las corrientes en los patrones de distribución a mesoescala. Además, se evalúa la micro-distribución de los grupos dominantes dentro del alga, se valora la importancia de la carga epifítica para las abundancias de la meiofauna y se realiza una comparación cualitativa con la meiofauna del sotobosque y el substrato subyacente.

### **3.2. MATERIAL Y MÉTODOS**

#### Efecto de la profundidad sobre la meiofauna

Con el fin de analizar el efecto de la profundidad en las abundancias de la meiofauna global y la de los taxones permanentes y temporales predominantes, se realizaron correlaciones del tipo Producto Momento de Pearson entre la profundidad de cada cuadrado de muestra y el número de individuos contenido en él, realizándose los análisis de forma independiente para cada taxón.

#### Influencia de la exposición al oleaje y a las corrientes sobre la meiofauna

La exposición dominante en la Isla de Mouro es la de componente N-NW, con una frecuencia y magnitud que es notablemente superior a la del resto de orientaciones (Figura

1). Sin embargo, el pequeño tamaño de la isla, hace que el efecto del oleaje se propague por gran parte de sus fondos, por lo que el único área que puede ser considerada relativamente protegida, o semi-expuesta, es la zona comprendida entre el E y el SW, especialmente hacia éste último, donde se encuentra el pequeño entrante conocido como Ensenada de la Raposa (Figura 1). Por otro lado, la reflexión de las olas y las características topográficas y batimétricas de los fondos de la isla, generan variaciones locales que modifican las condiciones hidrodinámicas en cada punto (García-Castrillo et al., 2000 a).

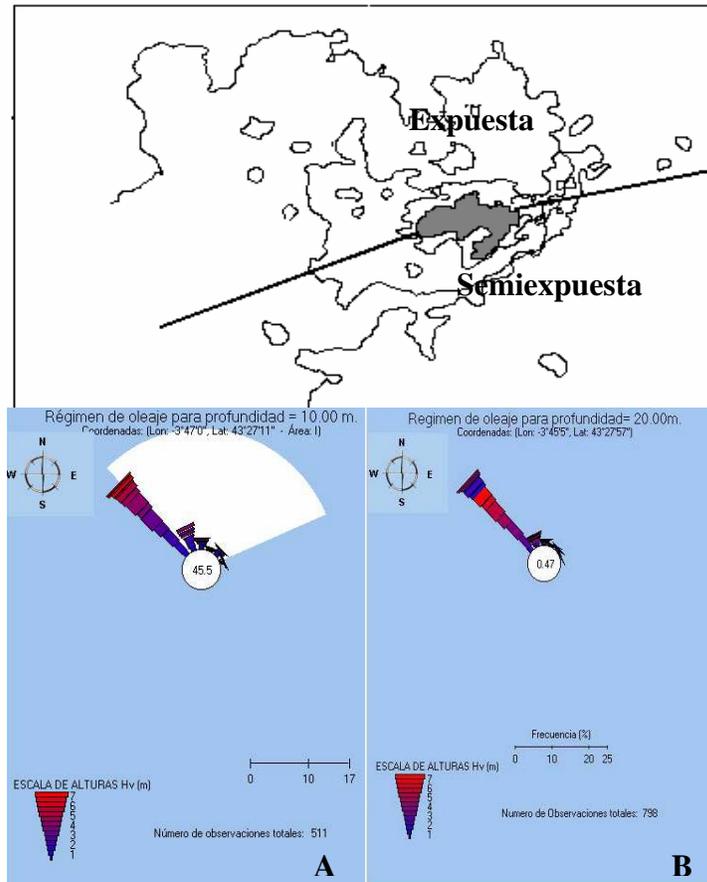
En nuestro estudio, se definieron dos áreas de exposición de acuerdo con los datos sobre régimen de olas (altura y frecuencia de las mismas), proporcionados por el Centro Nacional de Datos Climáticos estadounidense, sito en Asheville (Carolina del Norte), y utilizando la información topográfica compilada para la isla por García-Castrillo et al. (2000 a) (Figura 1). La exposición se consideró por tanto una combinación del efecto de la acción del oleaje y del conjunto de corrientes producido a niveles submareales, por lo que el término hará referencia a lo largo del capítulo a estos dos factores.

El declive de la comunidad de *L. ochroleuca*, al que se hizo referencia en la introducción, fue más severo en el área semi-expuesta de la isla, y el último año de estudio, sólo se pudieron realizar muestreos en la zona expuesta. Esto motivó que para el análisis del efecto de la exposición, sólo se utilizaran muestras de los dos primeros años de estudio.

Las diferencias en la biomasa (peso seco) de *L. ochroleuca* por cuadrado de muestra entre las dos zonas fueron estimadas mediante un análisis de la T de Student, tras comprobar que los datos cumplían los requerimientos de normalidad y homocedasticidad (test de Levene) necesarios para el uso de técnicas univariantes paramétricas.

Con el fin de desvelar las diferencias en la estructura de la comunidad meiobentónica entre las dos zonas de exposición, se utilizaron técnicas multivariantes no paramétricas. Se construyeron matrices de similitud con los datos de abundancia de todos los cuadrados de muestreo recogidos durante los dos primeros años de estudio en las dos zonas de exposición utilizando el método de transformación de la raíz doble cuadrática y el índice de similitud de Bray-Curtis. Las matrices de distancias fueron procesadas mediante el método de agregación (cluster) de encadenamiento medio (group-average o UPGMA) para producir dendrogramas jerárquicos y aplicando análisis de ordenación multidimensional. Los análisis de significación para las diferencias entre las dos áreas

predeterminadas de exposición fueron realizados mediante el análisis de permutación conocido como ANOSIM (Análisis de Similitud) (Clarke, 1993).



**Figura 1.** Mapa de la isla de Mouro en el que aparecen representadas las dos áreas de exposición definidas de acuerdo con los datos de altura y frecuencia del oleaje registrados durante los 50 últimos años por barcos que navegaban dentro de un radio de 50 Km (datos proporcionados por el Centro Climático Nacional estadounidense de Asheville, Carolina del Norte, Estados Unidos). A. Régimen de oleaje estimado para una profundidad de 10 m. B. Régimen de oleaje estimado para una profundidad de 20 m.

Por otro lado, para evaluar las diferencias en la abundancia media (número de individuos) por cuadrado de muestreo entre las dos áreas de exposición, se realizaron análisis de la T de Student para cada uno de los taxones meiobentónicos permanentes predominantes y para los valores globales de meiofauna (n para la zona expuesta= 14; n para la zona protegida= 4). Cuando no se cumplían los requerimientos para el uso de

análisis paramétricos, se utilizaron análisis de la U de Mann-Whitney. Todos los datos fueron transformados mediante el log (n+1) antes de realizar los análisis.

#### Relación entre la biomasa de *L. ochroleuca* y la meiofauna

La relación entre la biomasa de *L. ochroleuca* y la abundancia de meiofauna en los cuatro años de estudio se estimó mediante correlaciones Producto-Momento de Pearson, utilizando el peso seco de las dos fracciones del alga (fronde y rizoma) y los valores de abundancia (número de individuos) de la meiofauna total, permanente y temporal por cuadrado de muestra como variables (n para los frondes = 32; n para los rizomas = 32). La relación entre el número de plantas contenido en cada cuadrado de muestreo y la abundancia total de la meiofauna (número de individuos en ese cuadrado), también fue evaluada por medio de correlaciones producto-momento.

#### Distribución de la meiofauna en *Laminaria ochroleuca*

Los patrones de abundancia y la distribución taxonómica de la meiofauna asociada a las diferentes fracciones de la planta en los cuatro años de estudio fueron examinados utilizando matrices de similitud de los datos de abundancia de cada una de las fracciones por cuadrado de muestra transformados por medio de la raíz doble cuadrática, y el índice de similitud de Bray-Curtis. La ordenación se realizó por medio del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS).

Las diferencias en el número de individuos entre los frondes y los rizomas de los cuadrados de muestra recogidos en los cuatro años de estudio (n=32), fueron examinadas para los taxones permanentes y temporales utilizando tests de la T de Student o de la U de Mann-Whitney, según se cumpliesen o no los requerimientos de homocedasticidad y normalidad necesarios para el uso de análisis paramétricos. El resultado de estos tests fue comparado con los de los tests de la T no pareados realizados con 16 frondes y rizomas independientes elegidos al azar del conjunto muestral, tanto para los valores de abundancia de la meiofauna permanente global como para los taxones permanentes predominantes.

### Influencia de la carga epifítica en la meiofauna

Para examinar la relación entre la carga epifítica y la abundancia de la meiofauna, utilizamos correlaciones producto-momento de Pearson entre la suma del peso seco de todas las especies epifíticas sobre los rizomas de *L. ochroleuca* en cada cuadrado de muestra y la abundancia de cada taxón predominante por cuadrado de muestra.

Además, realizamos correlaciones producto momento entre las abundancias de los taxones permanentes y el peso seco de las cuatro especies epifíticas más abundantes en cada cuadrado de muestreo. Todos los datos fueron transformados mediante el  $\log(n+1)_{10}$  antes de realizar los análisis.

### Meiofauna asociada a *L. ochroleuca* frente a la del sotobosque y el substrato.

Con el fin de comparar la composición taxonómica grosera de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* y la de la fracción formada por el sotobosque y el substrato subyacente, construimos una matriz de distancias de afinidad faunística por pares de muestras utilizando datos de presencia/ausencia de la meiofauna global de las tres fracciones por cuadrado de muestra y el índice de similitud de Sorensen (Clarke y Warwick, 1994).

El índice de Sorensen se representa mediante la ecuación:  $S_{jk} = 100 \cdot 2a / (2a+b+c)$ , donde “a” es el número de especies que están presentes en las dos muestras; “b” es el número de especies que están presentes en la muestra *j*, pero no en la muestra *k*, y “c” es el número de especies presentes en la muestra *k*, pero no en la *j*.

Los patrones de afinidad faunística fueron examinados por medio de agregación jerárquica y análisis de ordenación multidimensional. Los análisis de significación para las diferencias predichas en la composición taxonómica entre las tres fracciones se realizaron mediante el test de permutación de análisis de similitudes (ANOSIM) (Clarke, 1993).

Las muestras consistieron de la meiofauna hallada en cada fracción por cuadrado de muestreo ( $0.5 \text{ m}^{-2}$  para frondes y rizomas,  $625 \text{ cm}^{-2}$ , para la fracción combinada de sotobosque y substrato),  $n= 28$  para los frondes,  $n=32$  para los rizomas,  $n=21$  para la fracción combinada de sotobosque y substrato.

### 3.3. RESULTADOS

#### Composición taxonómica

El muestreo de *Laminaria ochroleuca* en los cuatro años de estudio, dio un total de 171.341 individuos pertenecientes a 12 filos, que incluían formas adultas de taxones meiobentónicos (meiofauna permanente) y organismos pertenecientes a la llamada meiofauna temporal (*sensu* McIntyre, 1969; es decir, juveniles de moluscos bivalvos y gasterópodos, de anfípodos y larvas nauplio de crustáceos, entre otros) (Tabla 1). La

	FRONDE	RIZOMA	SUBSTRATO
Ácaros	6.64	80.90	29.76
Anfípodos	7.60	53.06	16.65
Bivalvos	10.17	79	59.33
Caprélidos	1.5	13.12	5.84
Cirrípedos		20.43	
Cypris	3.85	33.81	4.5
Copépodos	97.07	1066.12	204.95
Cumáceos		0.31	1
Endoproctos		0.87	
Loxosomátidos		1.21	9.25
Gasterópodos	2.92	50.03	80.57
Insectos		0.15	1
Isópodos	0.21	1.71	5.62
Larvas nauplio	29	731.83	103.70
Nematodos	59.34	1966.71	300.80
Oligoquetos		0.71	1
Ostrácodos	17.53	33.09	19.5
Picnogónidos	0.42	1.37	1.66
Larvas picnogónido		0.18	1.5
Poliplacóforos		0.65	3
Poliquetos	40.32	546.56	280
Larvas poliqueto		123.03	186
Sipuncúlidos	0.28	2.59	2.33
Tanaidáceos	2	42	12.65
Tardígrados		2	2.33
<b>Total</b>	<b>278.91</b>	<b>5089.46</b>	<b>1134.42</b>

**Tabla 1.** Agrupación de tamaño meiobentónico asociada a *L. ochroleuca* en la Isla de Mouro. Los valores representan la densidad media por cuadrado de muestreo (2500 cm<sup>2</sup> para los frondes y los rizomas, 625 cm<sup>2</sup>, para el substrato) en los cuatro años de estudio.

meiofauna permanente fue más abundante, representando el 79% del total, mientras que la meiofauna temporal sólo supuso el 21% del total.

Otros grupos que aparecieron dentro de la fracción meiobentónica, aunque sólo de forma ocasional y en número muy bajo fueron los endoproctos (tanto pedicelí-nidos como loxosomátidos), los sipuncúlidos y los tardígrados.

La densidad media de la meiofauna por cuadrado de muestra fue de 4.895,45 ± 4.774,3 individuos, lo que supone unos 10.000 organismos por metro cuadrado de comunidad de *L. ochroleuca*.

Los nematodos, con un total de 64676 individuos, fueron el taxón más abundante (52%), seguidos de los copépodos (29%) y los poliquetos (15%). Otros grupos típicos fueron los ácaros (2%), los ostrácodos (1%) y los tanaidáceos (1%).

Dentro de las formas temporales, las más abundantes fueron las larvas nauplio de cirrípedo, seguidas de los estados postrocoforianos de poliquetos y de juveniles de bivalvos y gasterópodos.

Los artrópodos (incluyendo tanto a los taxones permanentes como a los temporales), fueron el filo dominante. Supusieron el 43% de la fauna, seguidos de los nematodos (40%), los anélidos (14%) y los moluscos (3%). La composición taxonómica de cada grupo se detalla en la Tabla 1.

Los anélidos estuvieron representados principalmente por los poliquetos. Aunque algunos eran formas juveniles de individuos pertenecientes a la macrofauna, la mayoría consistió de sílidos y microsabélidos pertenecientes a la meiofauna. Con fines prácticos, todos se han incluido bajo el mismo epígrafe y considerados meiofauna *sensu stricto*. Los oligoquetos aparecieron en mucha menor proporción. Las larvas post-trocóforas de poliquetos fueron ocasionalmente muy abundantes, dominando el grueso de la meiofauna temporal junto con las larvas nauplio de crustáceos.

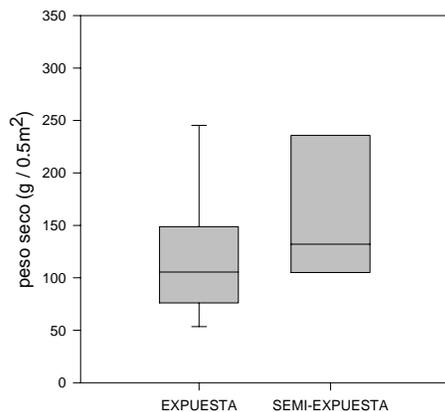
Por lo que respecta a los moluscos, todos pueden ser incluidos dentro de la meiofauna temporal, ya que estaban representados exclusivamente por juveniles de bivalvos, gasterópodos y poliplacóforos.

#### Efecto de la profundidad sobre la meiofauna

No se dio ninguna correlación significativa entre la profundidad y la abundancia de la meiofauna global o de la de ningún taxón permanente o temporal.

#### Influencia de la exposición al oleaje y a las corrientes

No se encontraron diferencias significativas en la biomasa media de *L. ochroleuca* por cuadrado de muestreo entre las zonas expuesta y semi-expuesta (Figura 2).



**Figura 2.** Peso seco de *L. ochroleuca* en las dos zonas de diferente exposición. Se representan los valores medios de la suma de los pesos secos de las plantas contenidas en un área de 2500 cm<sup>2</sup>, las barras de error indican el error estándar de la media.

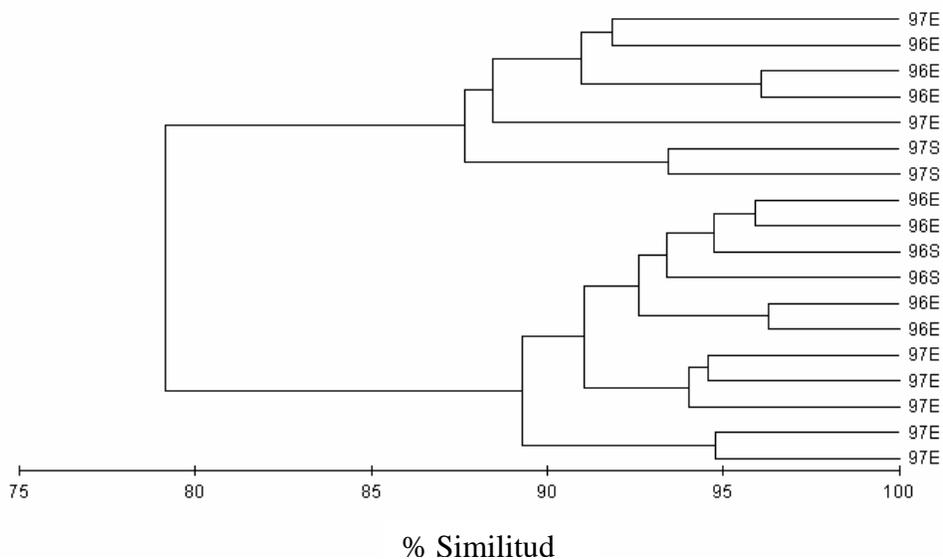
El análisis de similitud no detectó diferencias significativas en la estructura de la comunidad meiobentónica entre las zonas expuesta y semi-expuesta, ni para la meiofauna

permanente ( $R=0.169$ ;  $p=0.092$ ), ni para la temporal ( $R=-0.13$ ;  $p=0.82$ ). El dendrograma de agregación realizado con la meiofauna temporal (Figura 4), agrupa a las muestras en función del año de muestreo, pero no en función de la exposición. Esto puede deberse al elevado número de larvas de cirrípedo y a la explosión de larvas de poliqueto registradas en 1997. El diagrama de ordenación multidimensional (MDS) y el cluster considerando sólo la meiofauna permanente (Figura 3), no muestran ni siquiera esta tendencia, y las muestras se agrupan independientemente del año de muestreo o la zona de exposición en que fueron recogidas.

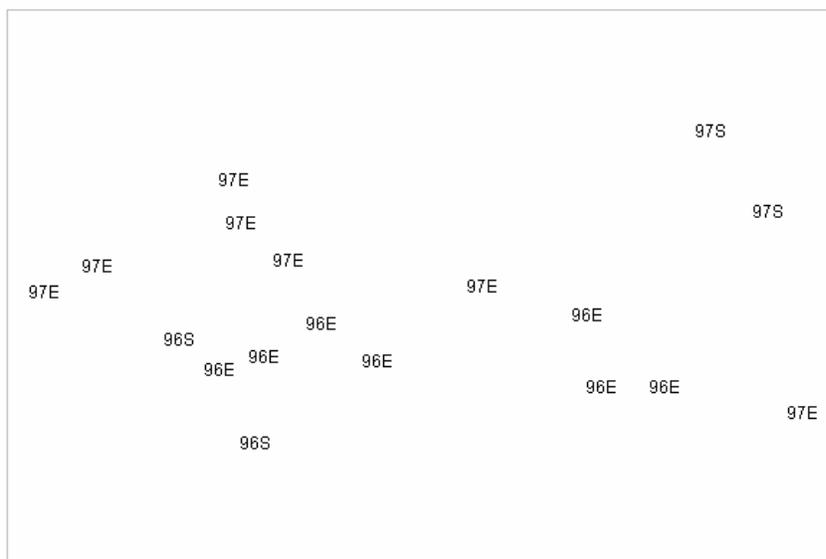
Tampoco se dieron diferencias significativas en la abundancia media por cuadrado de muestra entre las dos zonas de exposición, ni para los taxones predominantes dentro de la meiofauna permanente, ni para los valores globales de abundancia de la meiofauna (Figura 5).

#### Relación entre la biomasa de *L. ochroleuca* y la meiofauna

Se dio una correlación positiva entre la biomasa de los frondes y la abundancia de la meiofauna total, permanente y temporal, si bien ésta última fue muy baja (Figura 6). Sin embargo, no se encontró ninguna relación entre la biomasa de los rizomas y ninguno de estos grupos (Figura 6). Ni la meiofauna total ( $r^2=0.074$ ;  $p>0.05$ ), ni la permanente ( $r^2=0.11$ ;  $p>0.05$ ), ni la temporal ( $r^2=0.001$ ;  $p>0.05$ ) se correlacionaron con el número de plantas contenido en cada cuadrado de muestreo.

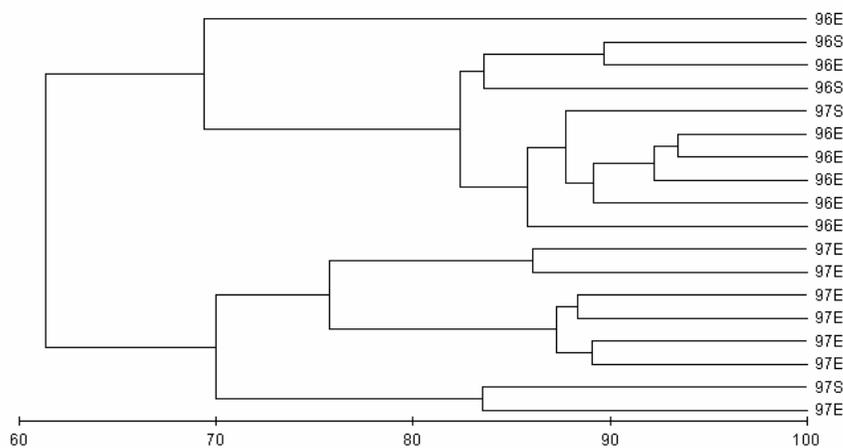


**A**



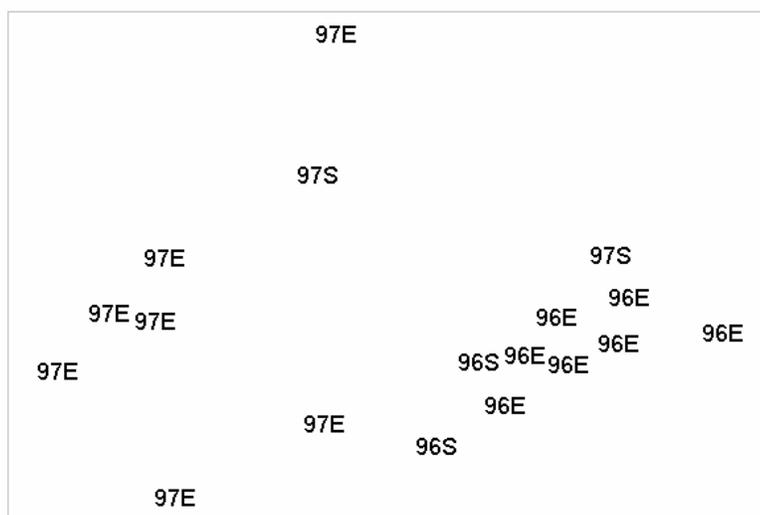
**B**

**Figura 3.** Dendrograma de agregación jerárquica (encadenamiento medio) y representación del análisis de ordenación multidimensional no métrico de las muestras de los dos primeros años de estudio utilizando datos de abundancia de los taxones de meiofauna permanente transformados mediante la raíz doble cuadrática y el índice de Bray-Curtis, para las dos zonas de exposición en los dos primeros años de estudio (E, expuesta; S, semi-expuesta; 96: 1996, 97: 1997) (stress del MDS: 0.05).



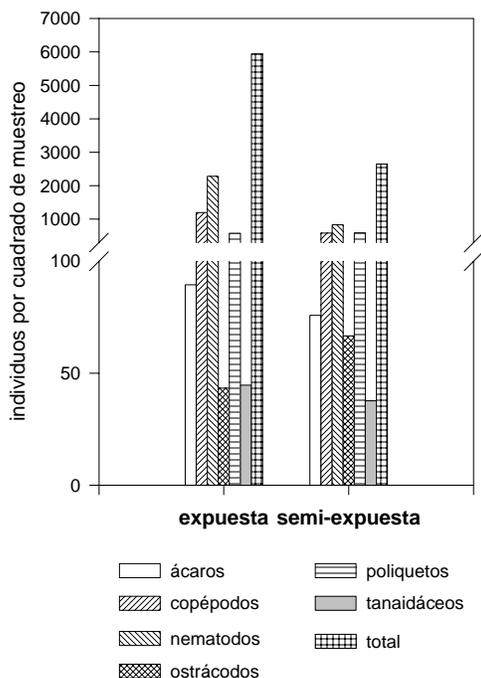
% Similitud

**A**



**B**

**Figura 4.** Dendrograma de agregación jerárquica (encadenamiento medio) y representación del análisis de ordenación multidimensional no métrico de las muestras de los dos primeros años de estudio utilizando datos de abundancia de los taxones de meiofauna temporal transformados mediante la raíz doble cuadrática y el índice de Bray-Curtis, para las dos zonas de exposición en los dos primeros años de estudio (E, expuesta; S, semi-expuesta; 96: 1996, 97: 1997) (stress del MDS: 0.06).



**Figura 5.** Abundancias medias de los taxones de meiofauna permanente principales en las dos zonas de exposición. No se dieron diferencias significativas entre las zonas expuesta y semi-expuesta para ninguno de los taxones ni para las abundancias globales de meiofauna ( $p>0.05$ ).

### Distribución de la meiofauna en *Laminaria ochroleuca*

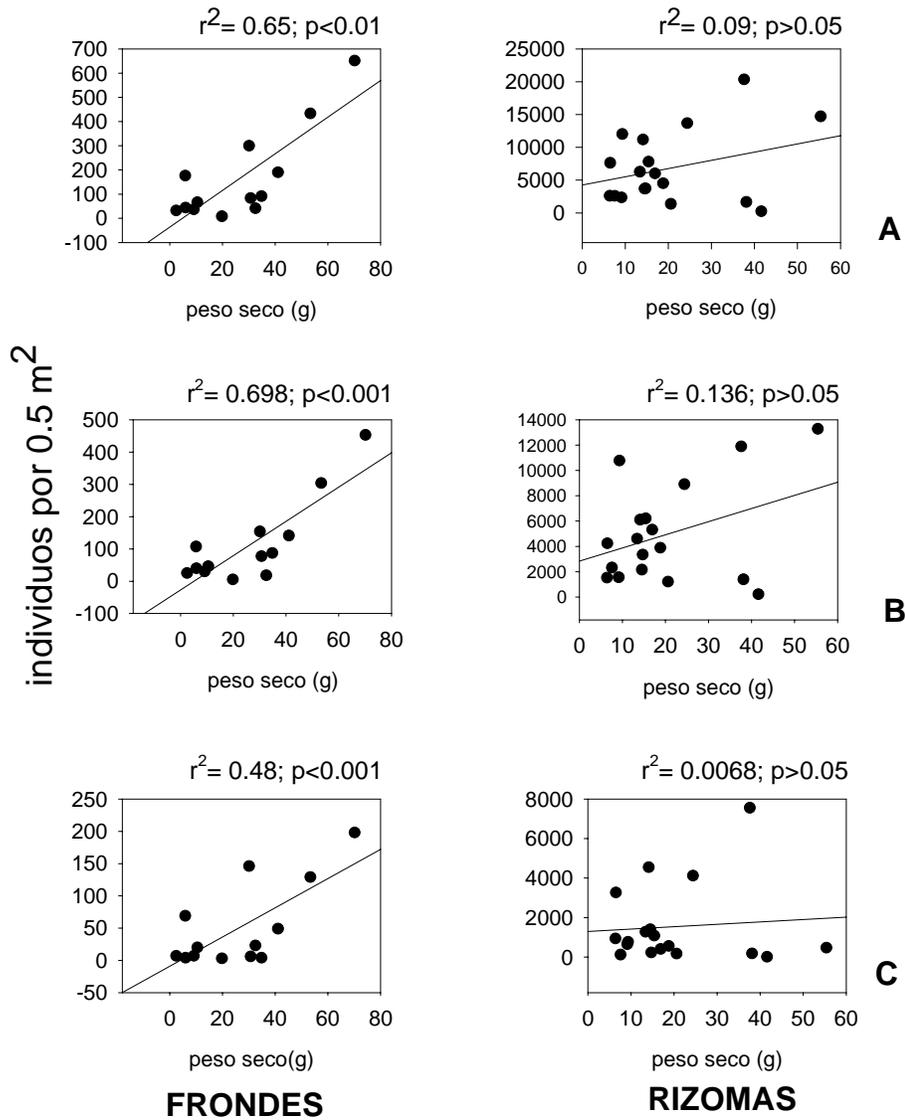
Todos los taxones permanentes y temporales fueron más abundantes en los rizomas, y algunos sólo mostraron presencias puntuales en los frondes (Tabla 1). Cabe destacar que los cirrípedos, cumáceos, endoproctos, larvas de insecto,

oligoquetos, larvas de picnogónido, polioplacóforos, larvas de poliqueto y tardígrados aparecieron exclusivamente en los hapterios de las plantas.

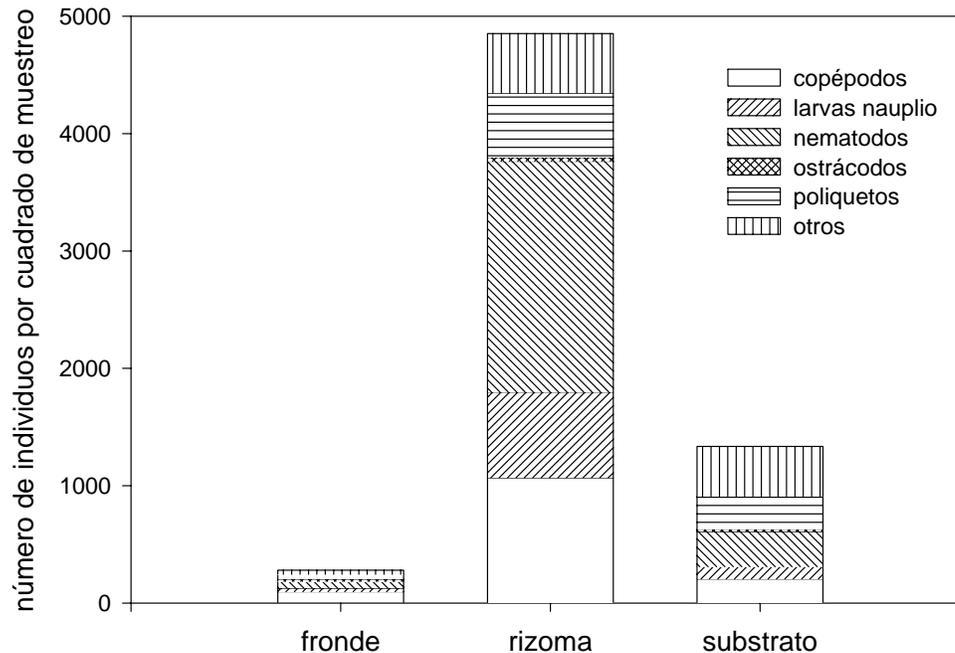
Los copépodos supusieron el 45% de la meiofauna permanente de los frondes, seguidos por los nematodos (25%), los poliquetos (18%), ostrácodos (8%), ácaros (3%) y tanaidáceos (1%). En los rizomas, los nematodos fueron el grupo más abundante (53%), seguidos de los copépodos (28%), los poliquetos (15%), los ácaros (2%), ostrácodos (1%) y tanaidáceos (1%) (Figura 7).

Las larvas de cirrípedo fueron las más abundantes entre las formas temporales tanto en los frondes, donde supusieron el 52% del total, como en los rizomas, donde alcanzaron el 66% del total. En los frondes las siguieron los juveniles de bivalvos (18%) y de anfípodos gamaroides (14%). En los rizomas, los juveniles de bivalvos fueron el segundo grupo más abundante (7%), seguidos de los anfípodos gamaroides y los gasterópodos (5%). El cluster y el MDS (Figura 8) separan claramente los frondes de los rizomas, independientemente del año en que fueron tomadas las muestras o el nivel de exposición, indicando que existían diferencias claras tanto cualitativas como cuantitativas, en la fauna de las dos fracciones. El resultado de los test de la T pareados para el conjunto de las muestras de los cuatro años, añade más peso a estos resultados, al mostrar diferencias significativas en las abundancias

de todos los grupos entre ambas fracciones (Figuras 9 y 10). Los resultados de los test de la T para los 16 frondes y rizomas independientes corroboraron este mismo patrón para los grupos predominantes de la meiofauna permanente ( $p < 0.001$ ).



**Figura 6.** Relación entre la biomasa (peso seco) de *L. ochroleuca* y las abundancias de la meiofauna total (A), permanente (B) y temporal (C) en los frondes y los rizomas. Se indican los coeficientes de determinación y la significación de cada correlación. Las correlaciones son significativas cuando  $p < 0.05$ .



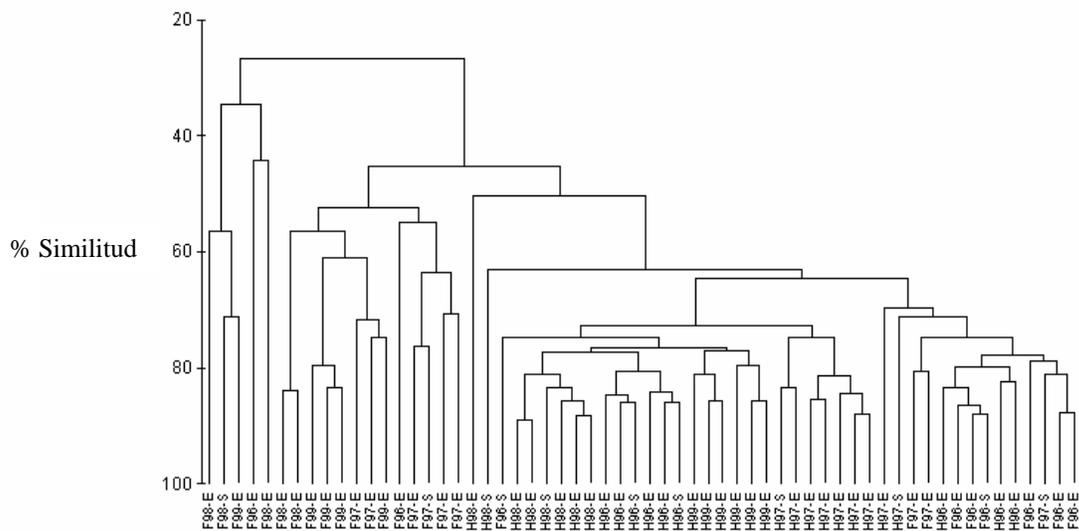
**Figura 7.** Composición de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* en las distintas fracciones de la comunidad prospectadas. Se representan los valores medios de la abundancia por cuadrado de muestreo ( $2500 \text{ cm}^{-2}$ , en el caso de los frondes y los rizomas;  $625 \text{ cm}^{-2}$ , en el caso del substrato), en los cuatro años de estudio.

### Influencia de la carga epifítica en la meiofauna

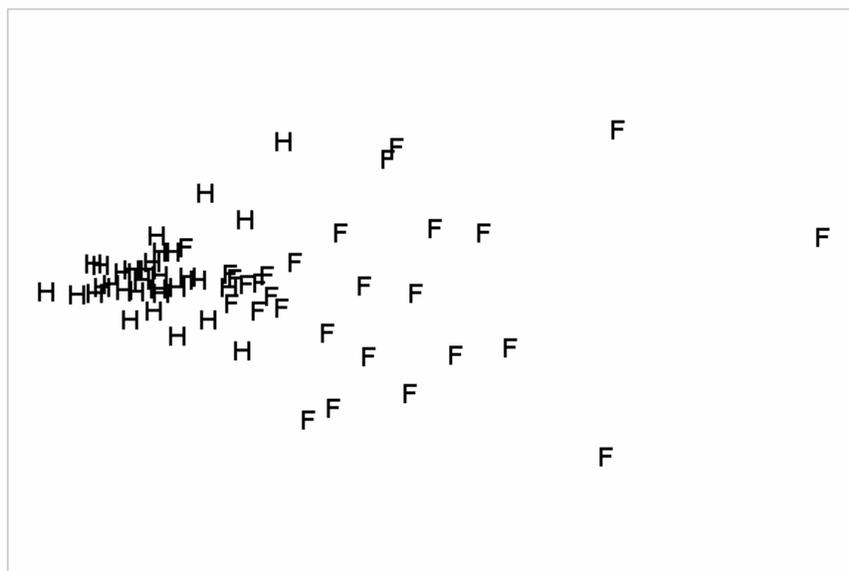
El peso seco medio de las algas epifíticas por cuadrado de muestra se representa en la figura 11A. Las cuatro especies de epífitos más abundantes fueron *Cryptopleura ramosa*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterosiphonia complanata* y *Rhodymenia pseudopalmata* (Figura 11B).

El peso seco de los epífitos no mostró ninguna correlación con la meiofauna total o con las abundancias de ninguno de los taxones predominantes, ya fueran permanentes o temporales ( $p > 0.05$ ).

Al analizar cada especie epifítica de forma independiente, el peso de *Cryptopleura ramosa* mostró una correlación significativamente negativa con las abundancias de los copéodos ( $r^2 = 0.40$ ;  $p = 0.0147$ ), y los ostrácodos ( $r^2 = 0.30$ ;  $p = 0.0398$ ). La abundancia del resto de los taxones y la de las abundancias globales de la meiofauna no mostró ninguna relación con el peso seco de ninguna de las especies epifíticas predominantes.



A



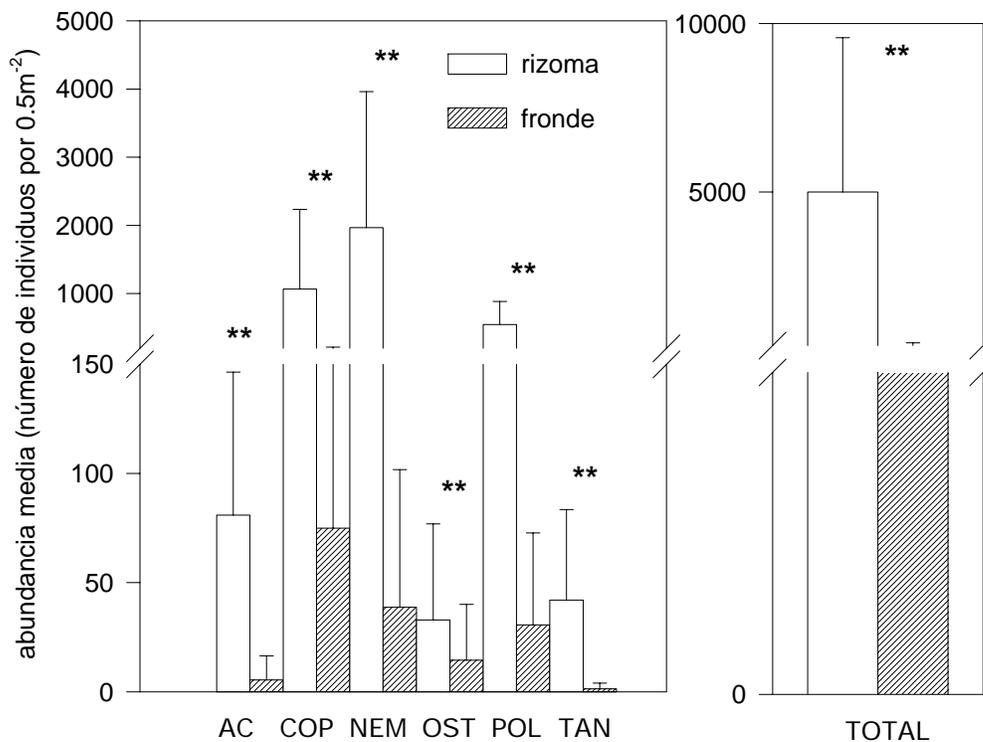
B

**Figura 8.** Dendrograma de agregación jerárquica (encadenamiento medio) (A) y representación del análisis de ordenación multidimensional no métrico en dos dimensiones (B), de los frondes (F) y los hapterios (H) de los cuatro años de estudio, utilizando datos de abundancia en las dos fracciones transformados por medio de la raíz doble cuadrática y el índice de similitud de Bray-Curtis. E, zona expuesta, S, zona semi-expuesta; 96: 1996, 97: 1997, 98:1998, 99:1999. Stress del MDS: 0.11.

Meiofauna asociada a *L.ochroleuca* frente a la del sotobosque y el substrato

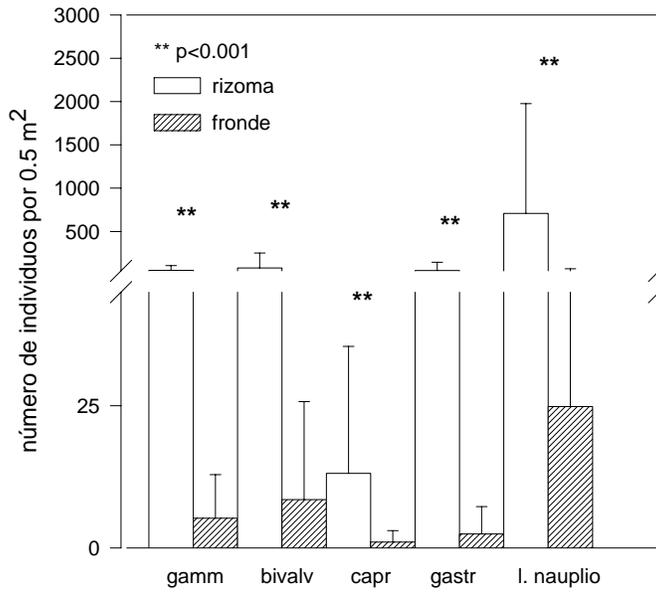
Los nematodos (36%) fueron el grupo de meiofauna permanente predominante en el sotobosque y el substrato subyacente a los macrófitos, seguidos de los poliquetos (33%) y los copépodos (24%). Los ácaros (4%), ostrácodos (2%) y tanaidáceos (1%), mostraron abundancias menores en esta fracción (Figura 7).

Entre los taxones de meiofauna temporal, las larvas de cirrípedo (30%) supusieron el grueso de la abundancia total, seguidas de los juveniles de gasterópodo (26%), las larvas de poliqueto (19%) y los juveniles de bivalvos (18%). Muy por detrás estarían los anfípodos gamaroides (6%) y caprélidos (1%) (Figura 9). El cluster y el MDS realizados utilizando datos de presencia/ ausencia y el índice de Sorensen muestran mayor afinidad entre las muestras del rizoma y las del sotobosque –substrato que entre cualquiera de estas fracciones y los frondes (Figura 12).



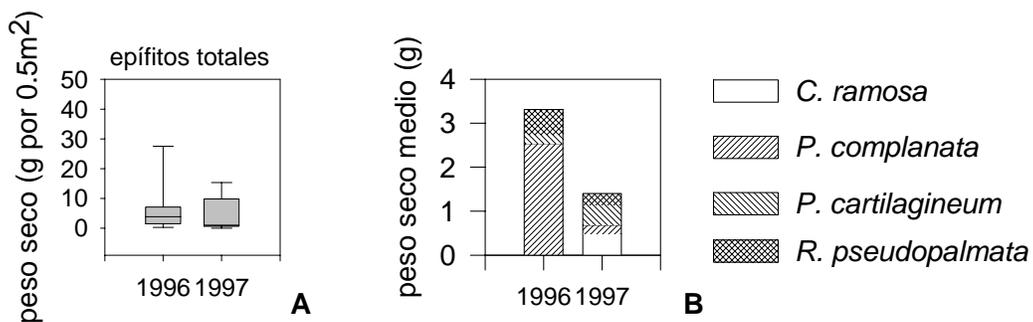
**Figura 9.** Distribución de los principales taxones de la meiofauna permanente en los frondes y los rizomas de *L. ochroleuca*. Se representan los valores medios de la abundancia en las muestras de los cuatro años de estudio (n=32), las barras de error indican el error estándar de la media. Todos los taxones presentaron diferencias significativas en sus abundancias entre las dos fracciones (\*\* = p<0.001). AC= ácaros, COP= copépodos, NEM=nematodos, OST= ostrácodos, POL= poliquetos, TAN= tanaidáceos.

Los resultados del ANOSIM también muestran diferencias significativas en la estructura taxonómica de la comunidad entre los frondes y los rizomas y entre los primeros y la fracción formada por el sotobosque-substrato (Tabla 2). Estos resultados sugieren una mayor presencia de la fauna bentónica en los rizomas, en comparación con los frondes,



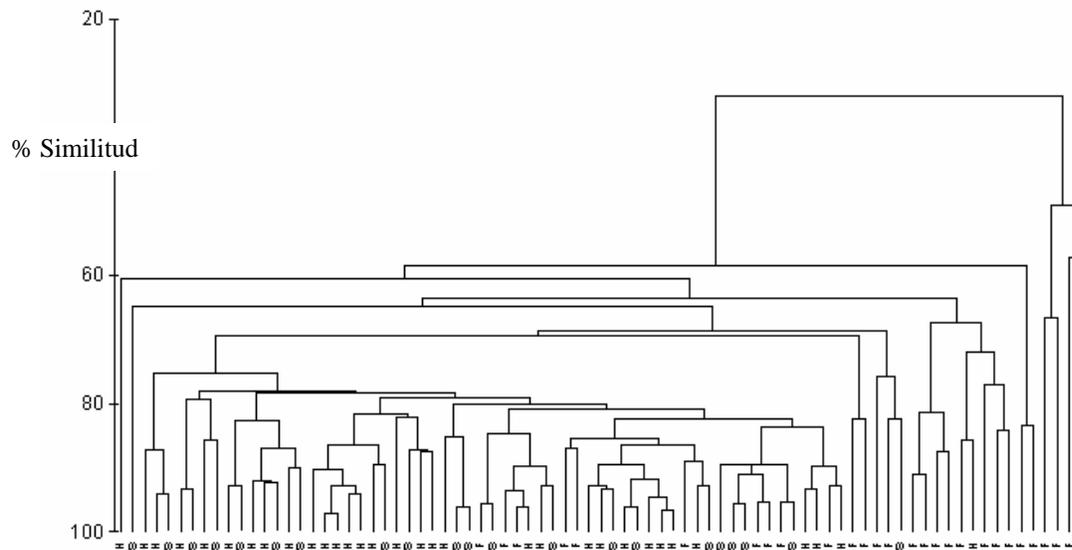
**Figura 10.** Distribución de los principales taxones de la meiofauna temporal en los frondes y rizomas de *L. ochroleuca*. Se representan los valores medios de la abundancia en las muestras de los cuatro años de estudio (n=32). Las barras de error indican el error estándar de la media. Gamm= anfípodos gamaroides juveniles, bivalv= juveniles de bivalvos, capr= juveniles de caprélidos; gastr= juveniles de gasterópodos; l. nauplio= larvas nauplio.

que sólo hospedarían una fauna típicamente fital. Entre los rizomas y el sotobosque-substrato, la similitud en la composición taxonómica a nivel alto fue muy alta.

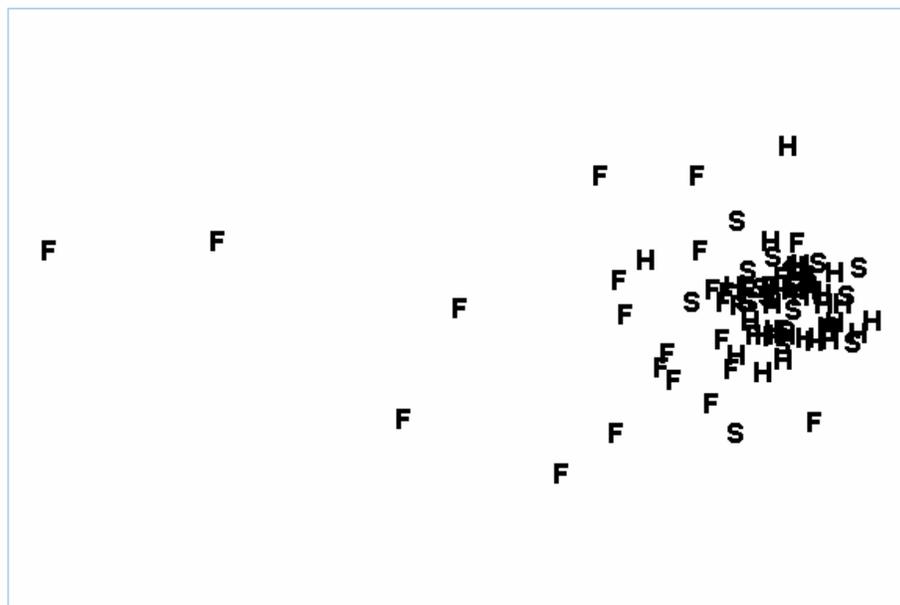


**Figura 11. A.** Peso seco medio de las algas epífitas sobre los rizomas de *L. ohroleuca* en 1996 y 1997. Se representan los valores medios de todas las muestras de cada año. Las barras de error indican el error estándar de la media. **B.** Contribución de las especies epifíticas más abundantes a la biomasa epífita total en 1996 y 1997.

Sólo los cirrípedos estuvieron ausentes en el sotobosque y el sustrato subyacente a la *Laminaria*, si bien sí se recogieron larvas nauplio y cypris de este grupo en esas fracciones.



A



B

**Figura 12.** Dendrograma de agregación jerárquica y ordenación multidimensional no métrica (MDS) de las muestras correspondientes a los frondes (F), los hapterios (H) y la fracción formada por el sotobosque y el sustrato (S) de los cuatro años de estudio, utilizando datos de presencia/ausencia y el índice de similitud de Sorensen. Stress del MDS:0.16.

### 3.4. DISCUSIÓN

La comunidad meiobentónica asociada a *L. ochroleuca* en la Isla de Mouro puede considerarse una comunidad fital típica, en la que los copépodos dominan en los frondes y los nematodos en los rizomas, donde la cantidad de fango y arena retenida por esta fracción proporciona un hábitat más apropiado para fauna típica del sedimento. Por lo tanto, sólo los frondes pueden ser considerados como albergadores de una fauna meiobentónica puramente alguícola. En los ambientes macrofíticos en los que hay una elevada proporción de materia sedimentada, los nematodos, los copépodos, ostrácodos y ácaros suelen constituir el 98% del meiobentos, lo que se corresponde con la composición hallada en *L. ochroleuca* si se excluye a los poliquetos, que en la mayoría de los trabajos no son considerados dentro de la meiofauna permanente.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de similitudes (ANOSIM) de una vía realizado para comparar los datos de presencia/ausencia de las tres fracciones de la comunidad de *L. ochroleuca* prospectada, utilizando el índice de similitud de Sorensen. R global= 0.129; p=0.001.

Fracciones comparadas	R	Nivel de significación
Fronde vs. Hapterio	R=0.252	p=0.001
Fronde vs. sotobosque-substrato	R=0.073	p=0.03
Hapterio vs. sotobosque-substrato	R=-0.002	p= 0.51

Al igual que en nuestro estudio, otros autores han encontrado que los copépodos eran el taxón fital más abundante (Hicks, 1977a,b,c; Bell et al., 1984; Hicks, 1985; Jonson y Scheibling, 1987a,b; Gibbons, 1991; Jarvis, 1994; Jarvis y Seed, 1996). En las laminariales, los copépodos suelen ser el taxón predominante en los frondes (Pallares y Hall, 1974 a,b; Hicks, 1980; Edgar, 1983 a,c). Algunos de sus representantes muestran un nivel de adaptación elevado a estas algas, tanto a las superficies aplanadas de los frondes (Hicks, 1982, 1985; Gibbons y Griffiths, 1986; Bell et al., 1987), como a la gran cantidad de moco secretado por ellas (Hicks, 19985; Hicks y Grahame, 1989; Jarvis, 1994).

La diversidad de copépodos harpacticoides más alta encontrada hasta la fecha fue precisamente sobre rizomas de *Laminaria hyperborea* (Moore, 1973), donde la gran variedad de hábitat potenciales proporciona una infinidad de posibilidades para estos animales tan versátiles. En lugares donde los sedimentos retenidos por los hapterios de las

algas son de naturaleza gruesa (como por ejemplo en las áreas expuestas), los copépodos pueden alcanzar densidades muy altas en estas fracciones (Hicks, 1977b, 1980). Por otro lado, cuando el sedimento que queda retenido en los rizomas es relativamente fino, son los nematodos, que encuentran en ellos una fuente importante de alimento, el taxón dominante.

Éste fue nuestro caso y el de otros estudios realizados en comunidades de algas (Wieser, 1952; Hagerman, 1966; Moore, 1972 a; Sarma y Ganapati, 1972; Hicks, 1977b; Jonson y Scheibling, 1987 a; Somerfield y Jeal, 1996) y fanerógamas marinas (Mukai, 1971; Novak, 1982; De Troch et al., 2001). Se ha visto que las abundancias de los nematodos varían estacionalmente, alcanzando densidades más altas en los meses más cálidos (Kito, 1982; Jarvis, 1994). Además, Kito (1982) conjeturó que se producía un movimiento estacional de los nematodos desde el sedimento hacia las comunidades macrofíticas, que Jarvis (1994) también dejó entrever en su estudio. A pesar de que se les considera por lo general malos nadadores, se conocen algunas especies que nadan activamente (Jensen, 1981; Shanks y Walters, 1997), y algunos estudios han probado que colonizan substratos artificiales de forma pasiva o mediante ritmos de migración constante, que aunque bajos, les permiten aumentar sus abundancias paulatinamente, sobrepasando incluso a las de los copépodos (Atilla y Fleeger, 2000).

Los poliquetos fueron sorprendentemente abundantes en los frondes de *L. ochroleuca* en nuestro estudio. También fueron muy abundantes en los rizomas de *L. digitata* (Colman, 1940) y *L. hyperborea* (Moore, 1973), mientras que algunos microsabélidos se consideran habitantes típicos de las comunidades fitales.

Los ostrácodos mostraron abundancias relativamente bajas en nuestras muestras, comparadas con las halladas en otros macrófitos (Hagerman, 1966; Kangas, 1978; Hull, 1997) y en los rizomas de otras especies laminariales (Whatley y Wall, 1975), aunque Colman (1940), también encontró pocos en los rizomas de *L. hyperborea* y Jarvis (1994), destacó que eran el taxón menos abundante en varias especies epifíticas de *Ascophylum*. Los ostrácodos suelen realizar migraciones estacionales (pasando el invierno en hábitat sublitorales y la primavera a niveles más altos de la costa) (Whatley y Wall, 1975), en respuesta a requerimientos alimenticios o huyendo de depredadores (Uiblein et al., 1996). Son raros en costas expuestas y se concentran en las algas filamentosas o finamente ramificadas (Elofson, 1941; Hagerman, 1966; Williams, 1996; Whatley y Wall, 1975;

Kangas, 1978; Gibbons, 1988b; Hull, 1997; Norkko et al., 2000), lo que podría explicar la baja abundancia encontrada en nuestras muestras, que carecían de ese tipo de algas.

Los ácaros se concentraron fundamentalmente en los rizomas, y estuvieron representados no sólo por los géneros fitales típicos, como *Rhombognathus* (Hicks, 1985), sino también por ácaros depredadores, dominados por especies de los géneros *Copidognathus* y *Lohmannella*. Colman (1940) encontró pocos ácaros en sus muestras de *L. digitata* y describió que la mayoría eran diferentes de los que encontró a niveles intermareales, en otras especies de algas. Se ha visto que los ácaros que habitan diferentes comunidades fitales, se asocian de forma selectiva a hábitat o substratos específicos dentro de ellas (Sommerfield y Jeal, 1996) y algunos autores los describen como ligados estrechamente a diversos cirrípedos (Pugh y King, 1985 a,b; Gwyther, 2000), los cuales aparecen generalmente de forma conspicua sobre los rizomas de *Laminaria*. *Verruca stroemia* en particular, fue muy abundante en nuestras muestras, así como en las de Colman (*op. cit.*).

Los tanaidáceos fueron el último taxón con abundancias considerables en nuestras muestras. Estos crustáceos se incluyen con frecuencia dentro de la macrofauna y son obviados en los recuentos de meiofauna (Sarma et al., 1981), pero aparecen a menudo asociados a las comunidades de algas, y especialmente al sedimento que queda retenido en ellas (Colman, 1940; Kneib, 1992).

Otros taxones meiobentónicos típicos aparecieron sólo de forma ocasional y fundamentalmente asociados a los rizomas, donde se dan microhábitat más apropiados para las formas intersticiales y bentónicas (Tabla 1).

La meiofauna temporal también presentó abundancias mayores en la zona expuesta y en los rizomas de las plantas. Esto se ha relacionado a menudo con la presencia de poblaciones adultas en estos lugares (Gibbons, 1988 a), mientras que muchos autores han resaltado la importancia de las formaciones macrofíticas como lugares de cría de diversas especies (Colman, 1940; Jansson, 1966; Norton, 1971; Velmirov et al., 1977; Beckley, 1982; Coull et al., 1983; Schültze et al., 1990; Williams, 1996). Los anfípodos predominan con frecuencia en la macrofauna de los sistemas alguícolas, especialmente en aguas someras (Fenwick, 1976; Moore, 1977, 1978; Edgar, 1983 a,c; Brooks y Bell, 2001; Lippert et al., 2001), pudiendo estar asociados al alga propiamente dicha, a los

invertebrados sésiles que colonizan los rizomas o al sedimento que queda atrapado en ellos, que utilizan en la construcción de los tubos que habitan (Fenwick, 1976).

Los bivalvos adultos estuvieron representados mayormente por *Hiatella arctica*, que apareció, junto con sus juveniles, de forma muy conspicua en todas las muestras de *Laminaria* (García-Castrillo et al., 2000b). El grueso de las larvas nauplio retenidas en nuestras muestras fueron juveniles de cirrípedo, casi con toda seguridad de *Verruca stroemia*, como lo eran las cypris halladas en los frondes y los rizomas. También aparecieron larvas nauplio de copépodos y ostrácodos, pero en mucho menor número que las de los cirrípedos. Gibbons y Griffiths (1986) también hallaron una predominancia clara de las larvas de cirrípedo en el nivel medio de los cirrípedos, en su estudio de las comunidades fitales del intermareal sudafricano.

La explosión de larvas de poliqueto registrada en 1997, se tradujo en abundancias muy elevadas de estados postrocoforianos de poliqueto en los rizomas recogidos este año.

Muchos autores han destacado la importancia de los estados juveniles de la macrofauna en las comunidades de meiofauna (Burkovsky et al., 1997; Pati et al., 1999), y su interacción con los miembros de la meiofauna propiamente dichos ha sido analizada en diversos estudios (Watzin, 1983, 1985; Warwick, 1984; Zobrist y Coull, 1992). La ocupación de diferentes fracciones del alga por parte de adultos y juveniles ha sido también descrita (Moore, 1977; Pavia et al., 1999) y puede jugar un papel importante a la hora de separar los espacios de alimentación, aumentando las posibilidades de supervivencia de los estados juveniles. Por otro lado, algunos miembros de la meiofauna temporal han mostrado patrones reproductores y de abundancia en sincronía con las variaciones estacionales en la biomasa de su alga huésped, lo que puede también afectar a los grupos de la meiofauna permanente (Mukai, 1971; Norton, 1971; Toyohara et al., 1999).

#### Influencia de la profundidad y la exposición al oleaje y las corrientes en la meiofauna

La falta de correlación entre la profundidad de las muestras y las abundancias de la meiofauna, o de diferencias significativas en la estructura de la comunidad en función de las dos áreas de exposición sugieren que la distribución de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* en la Isla de Mouro debe responder a otros factores distintos de los ambientales que actúan a mesoescala (como son la profundidad o la exposición), y que sí juegan un

papel importante a la hora de controlar o regular la distribución de su planta huésped (Puente, 2000) o la de su macrofauna asociada (García-Castrillo et al., 2000b), en el mismo enclave. Esto no es de extrañar, dado que debido a su pequeño tamaño, la meiofauna está muy protegida por el micro-ambiente fital y por lo tanto, mostrará patrones de distribución más dependientes de los de su planta huésped y posiblemente de factores asociados a los diferentes micro-hábitat que ésta proporciona.

#### Distribución de la meiofauna sobre *L. ochroleuca*

En nuestro estudio, las abundancias de la meiofauna en los frondes estuvieron significativamente correlacionadas con el peso seco de esta fracción, mientras que en los rizomas, donde se encontró el grueso de los organismos meio bentónicos, la biomasa no mostró una relación directa con las abundancias de la meiofauna. La superficie proporcionada por los frondes es directamente proporcional a su biomasa, ya que al ser estrictamente bidimensional, será más pesada cuanto más grande sea la lámina. Sin embargo, la compleja estructura de los rizomas ofrece un amplio espectro de refugios físicos y una gran variedad de nichos que no dependen directamente de su biomasa y que permiten una profusa colonización de sus estructuras, lo que los convierte en ecotonos perfectos entre los biomas fital, sedimentario y bentónico (Moore, 1972; Preston y Moore, 1988; Edgar, 1983 c, 1990). La particularidad de los rizomas de laminariales como hábitat ha sido resaltada por numerosos autores (Colman, 1940; Wieser, 1952; Moore, 1971, entre otros) y es debida esencialmente a lo peculiar de su estructura. Los hapterios de estas algas, son unos de los más eficaces concentradores de sedimento, proporcionan superficie para el anclaje de algas epifíticas y pueden estar densamente colonizados por esponjas y briozoos que a su vez tienen una serie de especies asociadas a ellos que contribuyen a aumentar la diversidad de la meiofauna “del rizoma”. En áreas sometidas a un fuerte hidrodinamismo, como es la Isla de Mouro, los animales se encuentran aun más fuertemente confinados a los sub-hábitat más protegidos, y sólo los animales móviles o con una gran capacidad natatoria o de agarre a las estructuras proporcionadas por el alga (como los anfípodos, los copépodos o las larvas de cirrípedo), son capaces de soportar las condiciones desprotegidas a las que están sometidos en los frondes. El movimiento entre las distintas fracciones de la planta a consecuencia de perturbaciones ambientales ha sido notificado en fanerógamas marinas y

algas, tanto para organismos macro- como meiobentónicos (Kurdziel y Bell, 1992; Novak, 1982, 1989; Schültze et al., 1990), y afecta incluso a taxones típicamente fitales que encuentran en los rizomas, los tallos o los estipes profusamente colonizados por epifitos, hábitat más favorables para su desarrollo.

Las especies del género *Laminaria* son por lo general extremadamente mucosas, lo que unido a la limitada protección ofrecida por su superficie aplanada, convierte a los frondes, en estructuras por lo general particularmente contraindicadas para la colonización, salvo para los animales especialmente adaptados a ellas (Zavodnik, 1967; Giere, 1993).

Sin embargo, estas fracciones del alga suelen estar colonizadas por colonias de briozoos e hidrozoos, como era el caso en la Isla de Mouro (García-Castrillo et al., 2000b), que añaden complejidad a su superficie, permitiendo una mayor retención de sedimento, y alentando la aparición de taxones como los nematodos o los poliquetos, y el asentamiento de alguna meiofauna especializada, directamente asociada a las colonias sésiles (Ott, 1967; Bartsch, 1979; Hicks, 1980; Boaden, 1996).

#### Influencia de la carga epifítica sobre la meiofauna

En nuestro estudio, las algas epifitas sobre los rizomas parecieron tener un efecto despreciable en las abundancias relativas de los diferentes grupos meiobentónicos, y no se halló ninguna correlación entre el peso de la fracción epifítica y las abundancias de ninguno de los principales taxones. La única correlación negativa se dio entre los copépodos y los ostrácodos y *Cryptopleura ramosa*. Este alga presenta un tallo muy membranoso, dividido en lacinias lineales que aparecen irregularmente divididas y recorridas por nerviaciones muy gruesas. La razón por la que podría inhibir la presencia de estos taxones no está clara, pero determinadas características de las superficies algales, como sustancias mucosas o metabolitos disuasores secretados por las mismas, pueden limitar la adecuación de estas algas como substrato para la epifauna (Sieburth, 1968; Hornsey y Hide, 1976; Lippert et al., 2001), y éste podría ser el caso de *C. ramosa*. El resto de especies epifitas presentan estructuras más o menos ramificadas, pero siempre comprimidas o aplanadas, y no filamentosas, que es lo que se considera óptimo para los animales incluidos en el rango de tamaños meiobentónico (Hagerman, 1966; Kangas, 1978; Gunnill, 1982b; Edgar, 1983b).

Por otro lado, el peso seco de la fracción epifítica fue tan bajo que es improbable que represente un factor importante a la hora de condicionar las abundancias de la meiofauna (ver Edgar, 1983 a, c). Otros estudios realizados en áreas de exposición moderada, y en los que las algas presentaban una carga epifítica baja, indicaron que las variaciones en las abundancias de los animales fueron relativamente leves y variaban entre especies simpátricas (Hicks, 1977b; Moore, 1977; Norton y Benson, 1983; Hall y Bell, 1988). Una independencia relativa de la carga epifítica también fue hallada por Taylor (1998 a), en la fauna asociada a *Ecklonia radiata*, cuyas abundancias estaban reguladas más por las partículas desgarradas o erosionadas del alga huésped misma que por el peso de sus efímeras epífitas.

En cualquier caso, la mayoría de los autores que han analizado la influencia de los epífitos en la fauna asociada a algas, han considerado sólo los frondes o los estipes de estas algas, donde la complejidad estructural sí se ve incrementada por la presencia de especies de fisonomía más compleja, y por tanto puede incidir sobre las abundancias de la epifauna asociada. Sin embargo, *L. ochroleuca* se caracteriza por presentar estipes muy poco rugosos y por carecer de epífitos tanto en esta fracción como en los frondes (Hiscock, 1979; Kain, 1979). Los epífitos se concentran en esta especie en los rizomas, por lo que el presumible aumento en complejidad proporcionado por estas algas es probablemente despreciable en un hábitat donde el factor primordial que regula las poblaciones de meiofauna es la cantidad y calidad del sedimento (Moore, 1972b). Otros autores resaltan la importancia de la fracción micro-epifítica (fundamentalmente diatomeas) (Zavodnik, 1967; Kangas, 1978; Edgar, 1991), que no fue considerada en nuestro estudio, y que podría tener un impacto substancial en las abundancias de determinados ramoneadores meiobentónicos.

No obstante, la presencia de epífitos en los rizomas puede influir en la composición taxonómica de la comunidad meiobentónica asociada a ellos, permitiendo la presencia en esta fracción de especies estrictamente alguícolas, como determinados copépodos del género *Porcellidium*, que fueron sorprendentemente más abundantes en los rizomas que en los frondes (obs. pers.). Los epífitos podrían estar además beneficiando a determinados grupos dentro de la meiofauna temporal como los anfípodos (Hagerman, 1966; Pederson y Capuzzo, 1984), o los gasterópodos (Hagerman, 1966), que son herbívoros reconocidos de estas algas, contribuyendo a la segregación alimentaria ya mencionada para los diferentes

estados vitales dentro de la comunidad epibionte. Finalmente, las algas epifitas podrían contribuir a incentivar la migración entre fracciones, a diferentes macrófitos o desde el sotobosque y el sustrato, sobre todo en especies poco nadadoras o que encuentran dificultades a la hora de trasladarse de sus zonas de refugio (Edgar, 1983b).

#### Meiofauna asociada a *L. ochroleuca* frente a la del sotobosque y el sustrato

El sustrato subyacente a la comunidad de *Laminaria* estaba fundamentalmente constituido por capas de *Mesophyllum lichenoides*, si bien ciertas algas rojas, también epifíticas sobre la *Laminaria*, formaban un sotobosque denso. No encontramos diferencias cualitativas significativas entre la composición taxonómica grosera de los rizomas de la *Laminaria* y el sustrato subyacente, si bien sí hubo un incremento de los poliquetos frente a los copépodos, que eran más abundantes en el alga.

Esto puede ser debido al hecho de que los copépodos bentónicos están más ligados al sedimento, mientras que los poliquetos encuentran hábitat más apropiados en las algas calcáreas que constituyen el sustrato y en las cavidades que forman sus diversas capas. La mayoría de los estudios en los que se compara la macrofauna de estas dos fracciones en comunidades de *Laminaria*, demuestran que las especies asociadas a los rizomas son por lo general representativas de las de los ambientes bentónicos rocosos sobre los que se asienta el alga (Jones, 1972; Sheppard, 1976). A pesar de esto, Sheppard et al. (1977) encontraron diferencias en la composición y las abundancias de la macrofauna asociada a *L. ochroleuca* en el Estrecho de Messina, y las de el sustrato subyacente. Estos autores destacaron la marcada infrautilización por parte de la macrofauna de estos rizomas, en comparación con los analizados en otras localidades, además de lo poco representativo de su fauna asociada y sugirieron que esto podría deberse al aislamiento del que era objeto la comunidad de *Laminaria* en su área de estudio (parches pequeños y sin conexión alguna con otras formaciones de laminariales cercanas, como es nuestro caso) y a las fuertes corrientes a las que estaba sometida la *Laminaria* en este enclave.

Gibbons y Griffiths (1988) encontraron que a pesar de que la composición de las algas de las costas rocosas y la del sustrato sobre el que se asentaban era similar, las abundancias en éste último sólo representaban una fracción pequeña de las encontradas en las algas, lo que atribuyeron al elevado carácter bi-dimensional de las superficies rocosas y

a la relativa simplicidad, y por tanto limitada superficie de colonización, de las algas incrustantes.

Nuestros resultados apoyan aquellos obtenidos previamente (Moore, 1971; De Troch et al., 2001), al reflejar que la meiofauna asociada a formaciones de algas en niveles submarelaes está controlada en mayor medida por factores estructurales relacionados con la planta que por otros ambientales que pueden jugar papeles más importantes a menor profundidad, donde su efecto es por lo general más intenso. Las mayores abundancias se dan en los rizomas, así como una representación más equilibrada de los diferentes taxones que en los frondes. Esto es debido a la mayor complejidad y diversidad de nichos que ofrece, que proporcionan una mayor protección frente a los depredadores y una gama más amplia de hábitat potenciales para la meiofauna.

### 3.5. REFERENCIAS

1. Abele L.G y Walters, K. (1979). Marine benthic diversity: a critique and alternative explanation. *J. Bio.* **6**, 115-126.
2. Allen J.C. y Griffiths, C. L. (1981). The fauna and flora of a kelp bed canopy. *S. Afr. J. Zool.* **16**, 80-84.
3. Atilla N. y Fleeger, J. W. (2000). Meiofaunal colonization of Artificial substrates in an estuarine embayment. *Mar. Ecol.* **21**, 69-83.
4. Bartsch, I. (1979). Halacaridae (Acari) von der Atlantikküste Nordamerikas. Beschreibung der Arten. *Mikrofauna Meeresboden* **79**, 1-62.
5. Beckley, L. E. (1982). Studies on the littoral seaweed epifauna of St. Croix Island. 3. *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) and its epifauna. *S. Afr. J. Zool.* **17**, 3-10.
6. Bell S.S., Walters, K. y Kern, J.C. (1984). Meiofauna from seagrass habitats: a review and prospectus for future studies. *Estuaries* **7**, 331-338.
7. Bell S.S., Walters, K. y Hall, M.O. (1987). Habitat utilization by harpacticoid copepods: a morphometric approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35**, 59-64.
8. Boaden, P. J. S. (1996). Habitat Provision for Meiofauna by *Fucus serratus* with particular data on the flatworm *Monocelis lineata*. *Mar. Ecol.* **17**, 67-75.
9. Brooks R.A. y Bell, S. S. (2001). Mobile corridors in marine landscapes: enhancement of faunal exchange at seagrass/sand ecotones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **264**, 67-84.

10. Burkovsky I.V., Udalov, A.A. y Stoljarov, A.P. (1997). The importance of juveniles in structuring a littoral macrobenthic community. *Hydrobiologia* **355**, 1-9.
11. Choat J.H. y Schiel, D. R. (1982). Patterns of distribution and abundance of large brown algae and invertebrate herbivores in subtidal regions of northern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **60**, 129-162.
12. Clarke K.R. y Warwick, R. M. (1994). Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Natural Environmental Research Council.
13. Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* **18**, 117-143.
14. Colman, J. (1940). On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **24**, 129-183.
15. Connor E.F. y McCoy, E. D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* **113**, 791-833.
16. Coull B.C. y Wells, J. B. J. (1983). Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology* **64**, 1599-1609.
17. Coull B.C., Creed, E. L., Eskin, R. A., Montagna P. A., Palmer, M. A. y Wells, J. B. J. (1983). Phytal meiofauna from the rocky intertidal at Murrets Inlet, South Carolina. *Transcr. Am. Microsc. Soc.* **102**, 380-389.
18. De Troch M., Gurdebeke, S., Friers, F. y Vincx, M. (2001). Zonation and structuring factors of meiofauna communities in a tropical seagrass bed (Gazi Bay, Kenya). *J. Sea Res.* **45**, 45-61.
19. Dommasnes, A. (1969). Variations in the Meiofauna of *Corallina officinalis*L. with wave exposure. *Sarsia* **34**, 117-124.
20. Edgar, G. J. (1983a). The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I. Spatial organization on a local scale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**, 129-157.
21. Edgar, G. J. (1983b). The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. II. Seasonal change in plant and animal populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**, 159-179.
22. Edgar, G. J. (1983c). The ecology of south east Tasmanian phytal animal communities. 3. Patterns of species diversity. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **70**, 181-2203.

23. Edgar, G. J. (1990). The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **137**, 215-240.
24. Edgar, G. J. (1991). Artificial algae as habitats for mobile epifauna: factors affecting colonization in a Japanese *Sargassum* bed. *Hydrobiologia* **226**, 111-118.
25. Elofson, O. (1940). Notes of the ostracod fauna of Plymouth. *J Mar Biol Assoc UK.* **24**, 495- 504.
26. Fenwick, G. D. (1976). The effect of wave exposure on the amphipod fauna of the alga *Caulerpa Brownii*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **25**, 1-18.
27. Fletcher W.J. y Day, R. W. (1983). The distribution of epifauna on *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh and the effect of disturbance. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **71**, 205-220.
28. García-Castrillo Riesgo G., Rodríguez, C., Puente, A., Preciado, I., Serrano, A. y Juanes, J. (2000a). Cartografiado bentónico sublitoral de la Isla de Mouro (Cantabria). *Ozeanografika* **3**, 69-83.
29. García-Castrillo Riesgo, G., Serrano, A., Preciado, I., Rodríguez, C., Puente, A. y Juanes, J. (2000b). Estructuración biocenótica de la comunidad de laminariales de la Isla de Mouro (Mar Cantábrico, Santander). *Ozeanografika* **3**, 85-99.
30. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994a). Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103**, 141-150.
31. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994b). Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 247-259.
32. Gibbons M.J. y Griffiths, C. L. (1986). A comparison of macrofaunal and meiofaunal distribution and standing stock across a rocky shore, with an estimate of their productivities. *Mar. Biol.* **93**, 181-188.
33. Gibbons M.J. y Griffiths, C. L. (1988). An improved quantitative method for estimating intertidal meiofaunal standing stock on an exposed rocky shore. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **6**, 55-58.
34. Gibbons, M. J. (1988a). The Impact of Wave Exposure on the Meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales: Rhodophyta). *Est. Coast. Shelf Sci.* **27**, 581-593.

35. Gibbons, M. J. (1988b). The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122**, 225-241.
36. Gibbons, M. J. (1988c). Impact of predation by juvenile *Clinus superciliosus* on phytal meiofauna: are fish important as predators? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **45**, 13-22.
37. Gibbons, M. J. (1991). Rocky shore meiofauna: a brief overview. *Tr.R. Soc. S. Af.* **47**, 595-603.
38. Giere, O. (1993). Meiobenthology. The microscopic fauna in Aquatic Sediments., pp. 328. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
39. Gunnill, F. C. (1982a). Macroalgae as habitat patch island for *Scutellidium lamellipes* (Copepoda: Harpacticoida) and *Amphitöe tea* (Amphipoda: Gammaridae). *Mar. Biol.* **69**, 103-116.
40. Gunnill, F. C. (1982b). Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. *Mar. Biol.* **69**, 263-280.
41. Gunnill, F. C. (1983). Seasonal variations in the invertebrate faunas of *Pelvetia fastigiata* (Fucaceae): effects of plant size and distribution. *Mar. Biol.* **73**, 115-130.
42. Gwyther, J. (2000). Meiofauna in phytal-based and sedimentary habitats of a temperate mangrove ecosystem- a preliminary survey. *Proc. R. Soc. Victoria.* **112**, 137-151.
43. Hagerman, L. (1966). The macro- and microfauna associated with *Fucus serratus* L., with some ecological remarks. *Ophelia* **3**, 1-43.
44. Hall M.O. y Bell, S. S. (1988). Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *J. Mar. Res.* **46**, 613-630.
45. Hicks G.R.F. y Grahame, J. (1979). Mucus production and its role in the feeding behaviour of *Diarthrodes nobilis* (Copepoda: Harpacticoida). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **59**, 321-330.
46. Hicks, G. R. F. (1977a). Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution to total phytal meiofauna. *N.Z. Mar. Freshwater Res.* **11**, 441-469.

- 
47. Hicks, G. R. F. (1977b). Species associations and seasonal population densities of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, **11**, 621-643.
48. Hicks, G. R. F. (1977c). Breeding activity of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Zl. Jl mar. Freshwat. Res* **11**, 645-666.
49. Hicks, G. R. F. (1977d). Observations on substrate preference of marine phytal harpacticoids (Copepoda). *Hydrobiologia* **56**, 7-9.
50. Hicks, G. R. F. (1980). Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **44**, 157-192.
51. Hicks, G. R. F. (1982). Porcellididae and Peltidiidae (Copepoda: Harpacticoida) from the marine algae of St. Croix island, algoa Bay, South africa. *Zool. J. Linn. Soc.* **75**, 49-90.
52. Hicks, G. R. F. (1985). Meiofauna Associated with rocky shore algae. In *The Ecology of Rocky Coasts* (ed. P. G. M. R. Seed). London: Hodder yStoughton.
53. Hicks, G. R. F. (1989). Does epibenthic structure negatively affect meiofauna? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **133**, 39-55.
54. Hiscock, S. (1979). A field key to the British Brown Seaweeds. In *Field Studies* 5, vol. 5, pp. 44.
55. Hornsey I.S. y Hide, D. (1976). The production of antimicrobial compounds by British Marine algae. II. Seasonal variation in production of antibiotics. *Br. Phycol. J.* **11**, 63-67.
56. Hull, S. L. (1997). Seasonal changes in diversity and abundance of ostracods on four species of intertidal algae with differing structural complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **161**, 71-82.
57. Jansson, A. M. (1966). Diatoms and microfauna-producers and consumers in the *Cladophora* belt. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderdb.* , 281-288.
58. Jarvis S.C. y Seed, R. (1996). The meiofauna of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis: characterization of the assemblages asociated with two common epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **199**, 249-267.
59. Jarvis, S. C. (1994). Phytal meiofauna as biomonitors of environmental water quality. PhD Thesis, University of Wales, Bangor.

60. Jensen, P. (1981). Phyto-chemical sensitivity and swimming behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **4**, 203-206.
61. John, D. M. (1969). An ecological study on *Laminaria ochroleuca*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **49**, 175-187.
62. Johnson S.C. y Scheibling, R. E. (1987). Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **37**, 209-227.
63. Jones, D. J. (1972). Changes in the ecological balance of invertebrate communities in kelp holdfast habitats of some polluted North Sea waters. *Hel. Wiss Meer.* **23**, 248-260.
64. Kain, J. (1977). The effect of depth on populations of *Laminaria hyperborea*. In *Biology of Benthic Organisms* (ed. B. Keegan B.F, P.S.J. y C  idigh, P. 'O.), pp. 377-378: Pergamon Press.
65. Kain, J. M. (1979). A view of the genus *Laminaria*. *Oc.Mar. Biol.* **17**, 101-161.
66. Kangas, P. (1978). On the quality of meiofauna among the epiphytes of *Fucus vesiculosus* in the Asko area, Northern Baltic Sea. *Contrib. Asko Lab. , Univ. Stockholm* **24**, 1-32.
67. Kautsky H., Widbom, B. y Wulff, F. (1981). Vegetation macrofauna and benthic meiofauna in the phytal zone of the Archipelago of Lulea-Bothnian Bay. *Ophelia* **20**, 53-77.
68. Kito, K. (1982). Phytal marine nematode assemblage on *Sargassum cunfusum* Argdh, with reference to the structure and seasonal fluctuations. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* **23**, 143- 161.
69. Kneib, R. T. (1992). Population dynamics of the tanaid *Hargeria rapax* (Crustacea: Peracarida) in a tidal marsh. *Mar. Biol.* **113**, 437-445.
70. K  nnecker, G. (1977). Epibenthic assemblages as indicators of environmental conditions. In *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals*. (ed. E. H. G. Naylor ), pp. 391-396?
71. K  nnecker G.F. y Keegan, B. F. (1983). Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland- XVII. The epibenthic animal associations of Kilkieran Bay. *Proc. R. I. Acad.* **83**, 309-324.

- 
72. Kurdziel J.P. y Bell, S. S. (1992). Emergence and dispersal of phytal-dwelling meiobenthic copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **163**, 43-64.
73. Lüning K. y Neushul, M. (1978). Light and temperature demands for growth and reproduction of Laminarian gametophytes in Southern and Central California. *Mar. Biol.* **45**, 297-309.
74. L'Hardy, J.-P. (1962). Observations sur le peuplement epiphyte des lames de *Laminaria saccharina* (Linne) LAmouroux, en baie de Morlaix (Finistere). *Cah. Biol. Mar.* **3**, 115-127.
75. Lewis, J. R. (1968). Water movements and their role in rocky shore ecology. *Sarsia* **34**, 13-36.
76. Lippert H., Iken, K., Rachor, E. y Wiencke, C. (2001). Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen). *Pol. Bio.* **24**, 512-522.
77. McEnzie J.D. y Moore, P. G. (1981). The microdistribution of animals associated with the bulbous holdfasts of *Saccorhiza polyschides* (Phaeophyta). *Ophelia* **20**, 201-213.
78. McIntyre, A. D. (1969). Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.* **44**, 245-290.
79. Moore, P. G. (1971). The nematode fauna associated with holdfasts of kelp (*Laminaria hyperborea*) in N.E. Britain. *J.exp. mar. biol. Ass. U.K.* **51**, 589-604.
80. Moore, P. G. (1972a). The kelp fauna of northeast Britain. I. Introduction and the Physical Environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 97-125.
81. Moore, P. G. (1972b). Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **10**, 59-80.
82. Moore, P. G. (1973). The kelp fauna of northeast Britain. II Multivariate Classification: turbidity as an ecological factor. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 127-163.
83. Moore, P. G. (1977). Organization in simple communities: observations on the natural history of *Hyale nilssoni* (amphipoda) in high littoral seaweeds. In *Biology of benthic organisms, 11th European Symposium on Mar. Biol.* (ed. P. O. C. a. P. J. S. B. B.F. Keegan), pp. 443-451. Galway: Pergamon Press, Oxford.
84. Moore, P. G. (1978). Turbidity and kelp holdfasts. amphipoda. 1. Wales and S.W. England. *J. exp. mar. biol. Ecol.* **32**, 53-96.

85. Mukai, H. (1971). The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Biol.* **8**, 170-82.
86. Norkko J., Bonsdorff, E. y Norkko, A. (2000). Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: Species specific responses to a transient resource. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **248**, 79-104.
87. Norton T. A., Hiscock, K. y Kitching, J.A. (1977). The ecology of Lough Ine. XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. *J. Ecol.* **65**, 919-941.
88. Norton T.A. y Benson, M. R. (1983). Ecological interactions between the brown seaweed *Sargassum muticum* and its associated fauna. *Mar. Biol.* **75**, 169-177.
89. Norton, T. A. (1971). An ecological study of the fauna inhabiting the sublittoral marine alga *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *Hydrobiologia* **37**, 215-231.
90. Novak, R. (1982). Spatial and seasonal distribution of the meiofauna in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Netherlands J. Sea Res.* **16**, 380-388.
91. Novak, R. (1989). Ecology of nematodes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol.* **10**, 335-363.
92. Ott, J. (1967). Vertikalverteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassaceen. *Helg. wiss. Meer.* **15**, 412-428.
93. Pallares, R. E. y Hall, M.A. (1974a). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera*. *Physis (Buenos Aires)* **33**, 275-319.
94. Pallares, R. E. y Hall, M.A. (1974b). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Conclusion). *Physis (Buenos Aires)* **33**, 409-432.
95. Pati A.C., Belmonte, G., Ceccherelli, V.U. y Boero, F. (1999). The inactive temporary component: an unexplored fraction of meiobenthos. *Mar. Biol.* **134**, 419-427.
96. Pavia H., C., H. y Aberg, P. (1999). Habitat and feeding preferences of crustacean mesoherbivores inhabiting the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and its epiphytic macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **236**, 15-32.
97. Preston A. y Moore, P. G. (1988). The flora and fauna associated with *Cladophora albida* (Huds.) Kütz. from rockpools on Great Cumbrae Island, Scotland. *Ophelia* **29**, 169-186.

98. Puente, A. (2000). Distribución y estructura de las comunidades de macroalgas de la Isla de Mouro (Cantabria, Golfo de Vizcaya). Consideraciones sobre su aplicación en la vigilancia ambiental de espacios litorales. PhD Thesis. Universidad de Cantabria, Santander. pp 356.
99. Pugh P.J.A. y King, P. E. (1985a). Vertical distribution and substrate association of the British Halacaridae. *J. Nat. Hist.* **19**, 961-968.
100. Pugh P.J.A. y King, P. E. (1985b). Feeding in intertidal Acari. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **94**, 269-280.
101. Sánchez-Jerez P., Barberá-Cebrián, C. y Ramos Esplá, A. (1999). Comparison of the epifauna spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms: Importance of meadow edges. *Acta Oecol.* **20**, 391-405.
102. Sarma A.L. N., Satapathy, S. y Rao, D.G. (1981). Phytal macro and meiofauna of Chilka Lake. *In. J. Mar. Sci.* **10**, 61-65.
103. Sarma A.L.N. y Ganapati, P. N. (1972). Faunal associations of algae in the intertidal region of Visakhapatnam. *Proc. Ind. Nat. Sci. Acad.* **38**, 380-396.
104. Schaffelke, B., Peters, A.F. y Reusch, T.B.H. (1996). Factors influencing depth distribution of soft bottom inhabiting *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. in Kiel Bay, Western Baltic. *Hydrobiologia* **326/327**, 117-123.
105. Schultze K., Janke, K., Krüb, A. y Weidemann, W. (1990). The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *L. hyperborea* at the island of Helgoland (German Bight, North Sea). *Helg. Meer.* **44**, 39-51.
106. Shanks A.L. y Walters, K. (1997). Holoplankton, meroplankton, and meiofauna asociated with marine snow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **156**, 75-86.
107. Sheppard C.R.C., Bellamy, D.J., y Sheppard, A.L.S. (1977). The fauna associated with the *Laminaria ochroleuca* Pyl. in the Straits of Messina. *Mem. Biol. Mar. Ocean.* **7**, 1-9.
108. Sheppard, C. R. C. (1976). The Holdfast Ecosystem of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. and Environmental Monitoring: An ecological study.: Durham University, England.
109. Sieburth, J. M. (1968). The influence of algal antibiosis on the ecology of marine microgranisms. *Adv. Microbiol. Sea* **1**, 63-94.

110. Somerfield P.J. y Jeal, F. (1996). The distribution of Halacaridae (Acari: Prostigmata) among macroalgae on sheltered rocky shores. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **76**, 251-254.
111. Stoner, A. W. (1983). Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. *J. Crust. Biol.* **3**, 505-518.
112. Taylor R.B. y Cole, R. G. (1994). Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **115**, 271-282.
113. Taylor, R. B. (1998). Seasonal variation in assemblages of mobile epifauna inhabiting three subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Hydrobiologia* **361**, 25-35.
114. Toyohara T., Nakaoka, M. y Aioi, K. (1999). Population dynamics and reproductive traits of phytal gastropods in seagrass bed in Otsuchi Bay, North-Eastern Japan. *Mar. Ecol.* **20**, 273-289.
115. Tzetlin A.B., Mokievsky, V.O., Melnikov, A.N., Saphonov, M.V., Simdyanov, T.G. y Ivanov, I.E. (1997). Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea. *Hydrobiologia* **355**, 91-100.
116. Uiblein F, Roca, J.R., Baltanás, A. y Danielopol, D.L. (1996). Tradeoff between foraging and antipredator behaviour in a macrophyte dwelling ostracod. *Arch. Hydrobiol.* **137**, 119-133.
117. Velmirov B., Field, J.G., Griffiths, C.L. y Zoutendyk, P. (1977). The ecology of kelp bed communities in the Benguela upwelling system. *Helg. wiss. Meer.* **30**, 495-518.
118. Warwick, R. M. (1984). Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia (Berlin)* **61**, 32-41.
119. Watzin, M. C. (1983). The effects of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia (Berlin)* **59**, 163-166.
120. Watzin, M. C. (1985). Interaction among temporary and permanent meiofauna: observations on the feeding and behaviour of selected taxa. *Biol. Bull.* **169**, 397-416.
121. Whatley R.C. y Wall, D. R. (1975). The relationship between Ostracoda and algae in littoral and sublittoral marine environments. *Bull. Am. Palaeontol Soc. Biology and palaeobiology of Ostracoda*, 173-203.

122. Wieser, W. (1952). Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **31**, 145-174.
123. Williams, G. A. (1996). Seasonal variation in a low shore *Fucus serratus* (Fucales, Phaeophyta) population and its epiphytic fauna. *Hydrobiologia* **326/327**, 191-197.
124. Woodin, S. A. (1978). Refuges, disturbance, and community structure: a marine soft-bottom example. *Ecology* **59**, 274-284.
125. Woodin, S. A. (1981). Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. *Ecology* **62**, 1052-1066.
126. Zavodnik, D. (1967). The community of *Fucus virsoides* (Don). J. Ag. on a rocky shore near Rovinj (Northern Adriatic). *Thal. Jugosl.* **3**, 105-113.
127. Zobrist E. C. y Coull, B. C. (1992). Meiobenthic interactions with macrobenthic larvae and juveniles: an experimental assessment of the meiofaunal bottleneck. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **88**, 1-8.

## 4. CAPÍTULO II.

### **Evaluación de los cambios producidos en la meiofauna como consecuencia del declive de la comunidad de *Laminaria ochroleuca* de la Pylaie en la Isla de Mouro.**

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

El declive episódico de determinadas comunidades macrofíticas es un fenómeno bien conocido que puede ser debido a diversas razones. La extensión y la densidad de las formaciones de laminariales, en concreto, suelen verse afectadas negativamente por las tormentas y por blooms poblacionales de especies herbívoras ramoneadoras (Chapman & Jonson, 1990; Dayton et al., 1992; Scheibling et al., 1999). Por otro lado, la modificación de la temperatura del agua a nivel local o episodios de turbidez intensa pueden limitar su distribución a nivel geográfico (Tegner y Dayton, 1987; Kain, 1969, 1979; Gorostiaga y Díez, 1996). Se ha demostrado que determinadas actividades humanas, como son la extracción y deposición de sedimentos en áreas adyacentes (Dayton et al., 1992), el dragado de áreas concretas dentro de su zona de distribución (Christie et al., 1998), o la recolección de determinadas especies, pueden impactar de forma ostensible a las poblaciones de laminariales, a veces de forma irreversible (revisión por Lavery et al., 1999).

Existen numerosos estudios sobre la dinámica de poblaciones de macrófitos, pero muy pocos se han centrado en el efecto de esta dinámica en las agrupaciones de invertebrados asociados a las algas. Algunos autores han analizado los cambios producidos en la estructura de las comunidades macrobentónicas a resultas de variaciones substanciales en la composición y abundancia de las especies de macrófitos (Fletcher y Day, 1983; Dean y Connell, 1987 a,b; Christie et al., 1998; Brown y Taylor, 1999; Lavery et al., 1999) o fanerógamas marinas (Edgar, 1983 b; Edgar et al., 1994; Martín et al., 1997; Sánchez-Jerez et al., 2000). Algunos autores (Christie et al., 1998) han destacado la importancia de este tipo de estudio a la hora de evaluar el grado de perturbación o proporcionar la base para una posible recuperación de la comunidad. La importancia de la meiofauna a este respecto permanece virtualmente sin investigar. De hecho, a partir del cúmulo de información manejada para la elaboración de esta tesis, se puede afirmar que nunca se ha considerado la meiofauna en estudios de este tipo.

Diversos autores han destacado la importancia de adquirir una imagen fidedigna del efecto que tienen las variaciones naturales de las variables ambientales sobre la dinámica de poblaciones y la estructura de las diversas comunidades, antes de que interfieran las perturbaciones de origen antropogénico (Moore, 1972, 1973; Jarvis, 1994).

En el presente capítulo se ha caracterizado la meiofauna asociada a una comunidad sublitoral del alga *L. ochroleuca* durante una fase de declive ostensible del alga, que inicialmente afectó sólo a la vitalidad de los frondes pero que culminó en una mortalidad substancial de las plantas. La magnitud del declive poblacional fue tan dramática que *L. ochroleuca* pasó en dos años de ser el macrófito dominante en la zona a presentar sólo pies dispersos con frondes muy poco desarrollados y rizomas pequeños. Este drástico cambio en la estructura de la población algal proporcionó una oportunidad única para investigar los cambios inducidos en la comunidad de meiofauna asociada al alga.

Tradicionalmente, se ha considerado que la complejidad estructural de la planta es el aspecto que más idóneamente explica las relaciones entre la meiofauna y los macrófitos (Hicks, 1985; Gee y Warwick, 1994 a,b; Gibbons, 1991). Por tanto, cabría esperar que una pérdida de biomasa como la sufrida por *L. ochroleuca*, afectase tanto a la abundancia como a la diversidad de los diferentes taxones meio bentónicos asociados a ella. Además, este efecto podría ser diferente en cada una de las fracciones de la planta (talo frente a rizoma), ya que muestran complejidades estructurales diferentes, y se ven afectadas de modo diferente durante el proceso de declive algal. Los frondes de las especies laminariales están sujetos a procesos más o menos continuos de pérdidas bien por la abrasión derivada de su contacto con las superficies rocosas subyacentes en periodos de fuerte oleaje, bien por procesos de degeneración de las partes más viejas del fronde (Braud, 1974; Kain, 1979). Además, las tormentas severas pueden arrancarlos por completo de los estipes de la planta o cortar pedazos considerables, reduciendo de modo importante la superficie habitable por la epifauna. Por tanto, las especies asociadas a los frondes deben resistir periodos de reducción de la superficie de la que disponen, especialmente en las partes apicales de la planta, que al ser las más viejas y acumular un mayor número de diatomeas y bacterias (Hornsey y Hide, 1976; Hayward, 1980), son las más apetecidas por la meiofauna (Danovaro, 1996). Los rizomas, por otro lado, a menos que se vean afectados por episodios

catastróficos como las grandes tormentas, son hábitat perennes y más estables, ofreciendo un microhábitat más protegido a su fauna asociada.

El estudio se realizó durante cuatro años, de 1996 a 1999. La población algal se apreció densa y formada por plantas saludables durante 1996 y 1997. Sin embargo, en 1998, numerosas plantas de *Laminaria ochroleuca* presentaban un aspecto depauperado. Los daños visibles afectaban básicamente el aspecto de los frondes, mientras que el de los rizomas era similar al de una población saludable. En 1999, se hizo patente una mortalidad substancial de plantas. Se observó una reducción drástica de los frondes en las pocas plantas vivas, así como numerosos rizomas y estipes en proceso de descomposición, que eran fácilmente arrancados del suelo con sólo tocarlos. Además, muchas de las plantas de esta especie, que se caracteriza por carecer de recubrimiento epifítico y epifáunico en sus estipes (Hiscock, 1979; Kain, 1979), se veían colonizadas en su parte superior por el cirripedo *Verruca stroemia*. Los rizomas aparecieron de forma dispersa en el área de estudio y tenían que ser virtualmente buscados, para poder conseguir un número suficiente de muestras.

En este capítulo, se investigan los cambios producidos en la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* (tanto en los frondes como en los rizomas) como consecuencia del declive de la población algal en la Isla de Mouro, discutiendo sus implicaciones biológicas.

## 4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

### Declive del alga

Para evaluar el declive de *L. ochroleuca*, analizamos los cambios producidos en la biomasa del alga (peso seco por 0.5 m<sup>2</sup>) a lo largo de los cuatro años de estudio. Para estimar el peso seco, las algas fueron desprovistas de su fauna asociada, secadas a 65°C durante 48 horas en una estufa SELECTA, y pesadas en una balanza SARTORIUS L-420P, precisa hasta 0.001 g.

Analizamos las diferencias en la biomasa de *L. ochroleuca* entre años (n=9 en 1996 y 1997, 8 en 1998, 6 en 1999) por medio de análisis de la varianza (ANOVA) de una vía. Las diferencias en la biomasa de los frondes y los rizomas entre años fueron también evaluadas por medio de ANOVA de una vía, pero considerando sólo muestras de 1997 (n=4), 1998 (n=8) y 1999 (n=6). Para las comparaciones “a posteriori” pareadas utilizamos

el análisis de Student-Newman-Keuls (SNK). De forma previa a los análisis, todos los datos fueron transformados aplicando el  $\log(n+1)_{10}$  y su homocedasticidad evaluada por medio del test de Levene.

#### Efecto del declive del alga en la meiofauna asociada.

Los resultados del capítulo I mostraron que la estructura de la comunidad de meiofauna no estaba significativamente afectada por la profundidad o la exposición al oleaje y a las corrientes, por lo que se pudieron utilizar muestras pertenecientes a distintas profundidades y niveles de exposición como réplicas de cada año.

Estimamos el efecto del declive de *L. ochroleuca* tanto en la composición taxonómica de la meiofauna como en las abundancias absolutas y relativas de sus taxones principales. Examinamos los cambios en los patrones de distribución de las abundancias de los diferentes taxones a lo largo de los años, en base a los cuadrados de muestreo y a la categoría conjunta de cuadrado de muestra-año por medio de técnicas multivariantes de clasificación y ordenación utilizando el programa PRIMER 5.0. Las afinidades faunísticas se basaron en tres niveles de análisis de la meiofauna permanente: 1) considerando la fauna obtenida de las plantas recolectadas en cuadrados de muestra de 0.5 m<sup>2</sup>, recogidos al azar (n=9 en 1996 y 1997, n=8 en 1998 y n=6 en 1999), 2) considerando la meiofauna obtenida de los rizomas de las plantas de estos cuadrados, y 3) considerando la meiofauna obtenida de los frondes de las plantas, también de esos cuadrados de muestra.

Primero examinamos la afinidad faunística global entre años, utilizando las abundancias medias de los taxones recogidos en todos los cuadrados de muestra de cada año (abundancia media por cuadrado de muestra por año). También evaluamos si las afinidades faunísticas entre cuadrados de muestra de un mismo año eran mayores que entre cuadrado de muestra de diferentes años, utilizando la abundancia de los taxones encontrados por cuadrado de muestra. Este mismo enfoque se repitió considerando sólo la meiofauna obtenida en los frondes y la de los rizomas, por separado.

Las afinidades faunísticas se estimaron utilizando la distancia de Bray-Curtis, que es métrica y excluye las ausencias compartidas (Legendre y Legendre, 1983). Las matrices de distancias pareadas fueron entonces procesadas mediante el método de agregación

jerárquica UPGMA, también conocido como de encadenamiento medio, con el fin de producir los dendrogramas jerárquicos.

Los patrones de afinidad faunística a lo largo de los años y entre las muestras-año, basadas en la meiofauna recogida de toda la planta, los frondes y los rizomas, respectivamente, también fueron examinados aplicando el sistema de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) a la matriz de distancias realizada con el índice de Bray-Curtis. De forma previa a estos análisis, los datos de abundancia fueron transformados por el método de la raíz doble cuadrática en todos los casos.

Los tests de significación de las diferencias predichas en la distribución de las abundancias de los taxones entre los grupos de muestra-año fueron realizados utilizando el test de randomización ANOSIM (análisis de similitudes) (Clarke, 1993).

Las diferencias en la abundancia media de tanto la meiofauna total como la de los taxones individuales, respectivamente, en función del tiempo (años 1996, 1997, 1998, 1999), fueron examinadas por medio de técnicas univariantes. Primero, analizamos las diferencias en el número de individuos (de toda la meiofauna y de los taxones particularmente relevantes) en los frondes y los rizomas recogidos en 0.5 m<sup>2</sup> a lo largo del tiempo (n=9, en 1996 y 1997, 8 en 1998, y 6 en 1999). Luego, examinamos las diferencias en el número de individuos por gramo de peso seco de fronde (densidad de la meiofauna en los frondes) y en los rizomas (densidad de la meiofauna en los rizomas), utilizando 21 plantas recogidas al azar en 1997 y 14 en 1999. Las comparaciones realizadas con el conjunto de la meiofauna se refieren sólo a la meiofauna permanente, ya que la temporal (juveniles de bivalvos y anfípodos, larvas de crustáceos y poliquetos,...), fue excluida. Las comparaciones que se refieren a los taxones particulares fueron realizadas con los nematodos, los copépodos, los poliquetos, los ostrácodos y los ácaros, que fueron los taxones predominantes en todos los años en las dos fracciones de la planta.

Las diferencias en la abundancia de la meiofauna a lo largo del tiempo se examinaron por medio de ANOVA de una vía, mientras que las diferencias en la densidad de la meiofauna entre años fueron analizadas por medio de un test de la T.

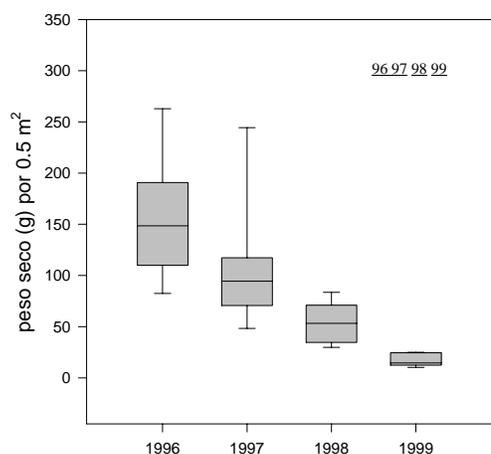
En los casos en que no se cumplieron las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas necesarias para el uso de análisis paramétricos, se recurrió a los análisis de Kruskal-Wallis y de la U de Mann-Whitney, respectivamente, como alternativas

no paramétricas. De forma previa a estos análisis todos los datos fueron transformados aplicando el  $\log(n+1)_{10}$  y se realizó el análisis de Levene para comprobar la asunción de homocedasticidad. En los casos en que el ANOVA dio resultados significativos, se realizaron comparaciones pareadas “a posteriori” utilizando el análisis de Student-Newman-Keuls. En los casos en que el análisis de Kruskal-Wallis dio resultados significativos, el procedimiento de comparación pareada fue el test de Dunn (Zar, 1984).

### 4.3. RESULTADOS

#### Declive de *Laminaria ochroleuca*.

El declive de *L. ochroleuca* se manifestó en una reducción significativa de la biomasa algal por cuadrado de muestreo a lo largo del tiempo. Las comparaciones pareadas



**Figura 1.** Evolución (peso seco) de la población de *Laminaria ochroleuca* en los cuatro años de estudio. El declive fue significativo a  $p < 0.001$ . Los grupos de años subrayados indican diferencias no significativas en las comparaciones pareadas.

términos de abundancia como de diversidad de los distintos taxones.

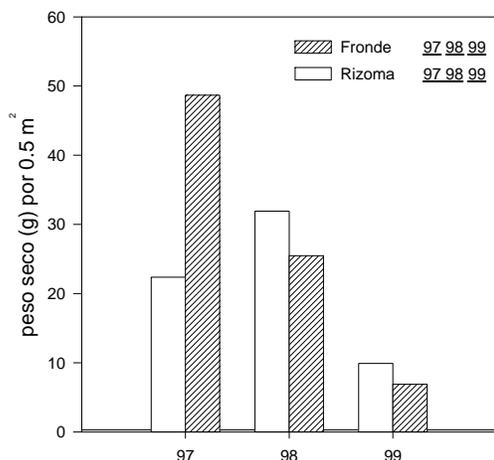
Los nematodos, copépodos y poliquetos constituyeron el grueso de la meiofauna permanente durante los cuatro años de estudio, los copépodos dominaban en los frondes y los nematodos en los rizomas. Los ácaros, ostrácodos, poliquetos y tanaidáceos fueron también representativos de la meiofauna global durante los cuatro años. Otros taxones meio bentónicos tales como los cumáceos, picnogónidos, sipuncúlidos o tardígrados

revelaron diferencias significativas entre 1996 y 1997 y los dos años subsiguientes (Figura 1). El declive afectó dramáticamente a los frondes durante los dos últimos años, mientras que los rizomas mostraron un declive significativo sólo el último año de estudio (Figura 2).

#### Composición taxonómica.

En el capítulo I se da una descripción más detallada de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* en el área de estudio, tanto en

también aparecieron asociados a los rizomas, pero con una frecuencia mucho menor y en menor número (Figura 3).



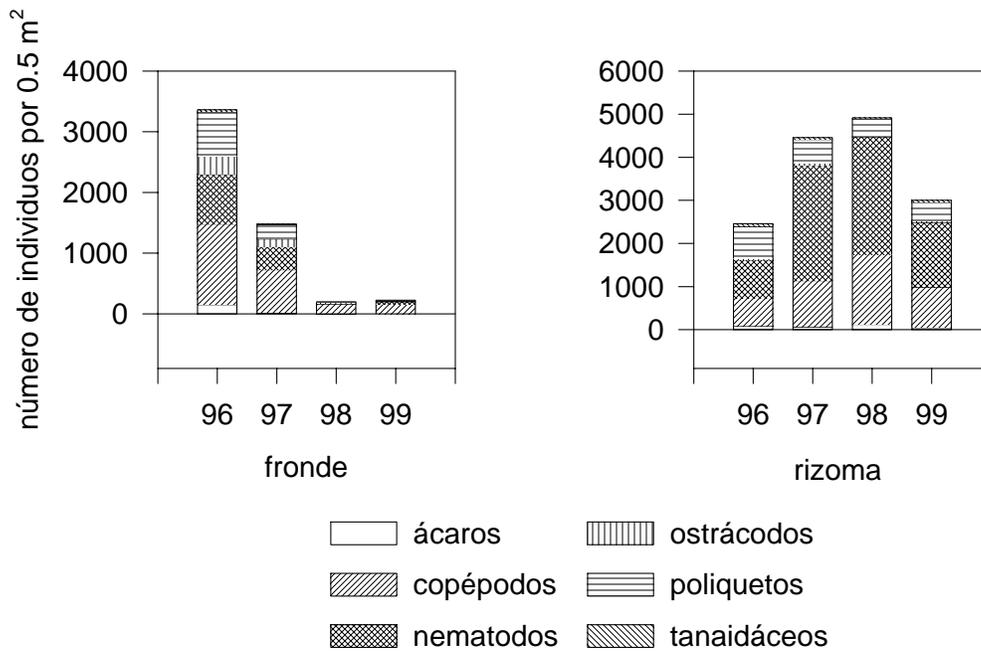
**Figura 2.** Evolución (peso seco) de las dos fracciones de *L. ochroleuca* en los tres últimos años de estudio. El declive fue significativo a  $p < 0.01$  para los frondes y  $p < 0.05$  para los rizomas. Los grupos de años subrayados indican diferencias no significativas en las comparaciones pareadas.

La meiofauna temporal constituyó una importante fracción de la total (Figura 4), pero siempre fue menos abundante que la permanente, concentrándose en los rizomas en los cuatro años de estudio. Las larvas nauplio de crustáceos (sobre todo de cirrípedos) fueron las más abundantes entre las formas temporales, tanto en los frondes como en los rizomas. Otros componentes importantes fueron los juveniles de anfípodos gamaroides y caprélidos, los de bivalvos y de gasterópodos, y de forma ocasional, las larvas cypris de cirrípedos. Los juveniles de isópodos aparecieron sólo de forma puntual el primer año. Se

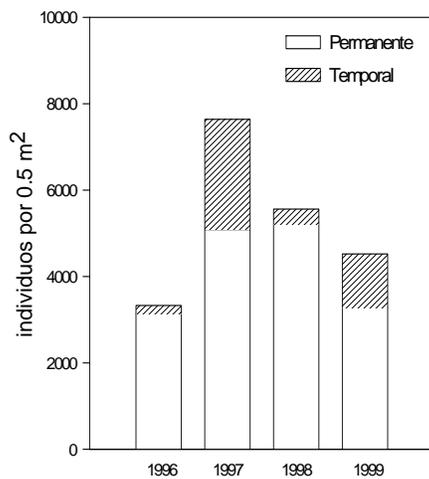
registró una explosión de larvas de poliqueto en 1997 (Figura 5).

#### Efecto del declive del alga en la meiofauna asociada.

La estructura de la comunidad meiobentónica fue muy similar en los años en los que *L. ochroleuca* dominaba los fondos de la isla y aquellos en los que experimentó el declive. El dendrograma que representa las distancias de Bray-Curtis entre los cuatro años de estudio considerando la abundancia media de los taxones de todas las muestras recolectadas cada año, muestra similitudes muy altas (>80%) entre los cuatro años, si bien agrupa a los años 1996 y 1997, que corresponden a aquellos en los que la comunidad de *L. ochroleuca* presentaba un aspecto saludable (Figura 6 A). El análisis de ordenación MDS, muestra distancias pequeñas entre los años 1996 y 1997, y entre éste último y 1998, pero separa 1999 de los otros tres (Figura 6B).



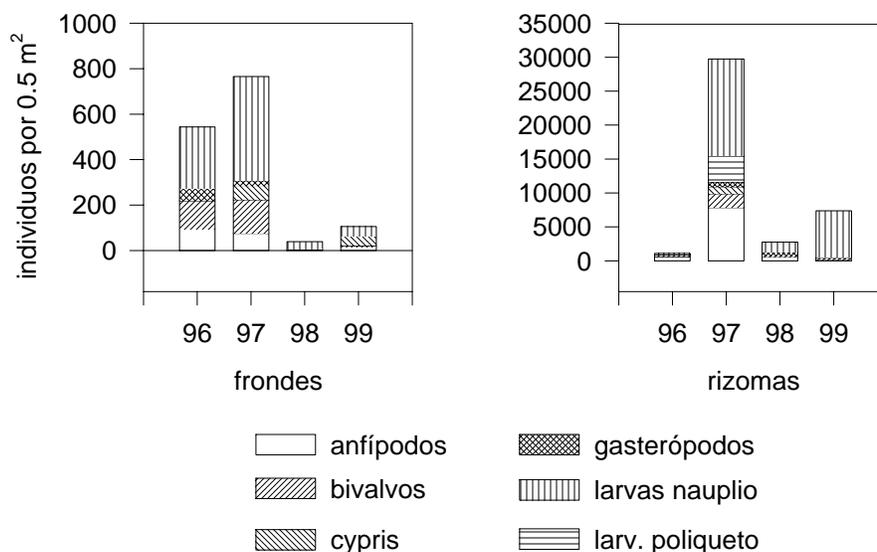
**Figura 3.** Contribución de los taxones de la meiofauna permanente a su composición global en los frondes y en los rizomas en los cuatro años de estudio .Se representan los valores medios de las abundancias.



**Figura 4.** Contribución de la meiofauna permanente y temporal a las abundancias globales durante los cuatro años de estudio. Se representa la abundancia media por cuadrado de muestra.

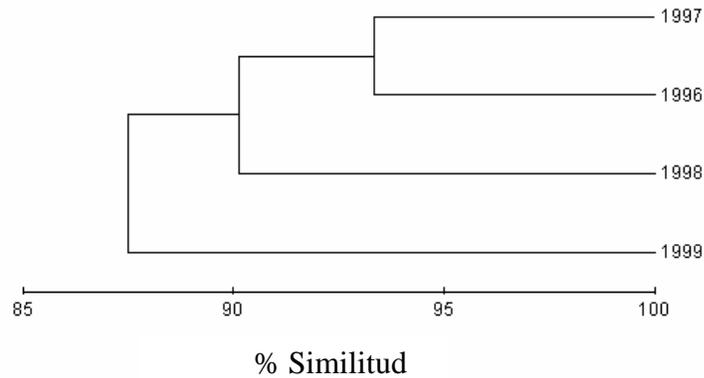
Las afinidades entre los cuadrados de muestra fueron aparentemente independientes del año en que se tomó la muestra. El dendrograma que representa la agregación de los cuadrados considerando su año de muestreo no muestra ningún agrupamiento de los mismos en función de este factor (Figura 7A). La ordenación MDS muestra un patrón similar, y las muestras de años diferentes aparecen entremezcladas en el diagrama (Figura 7B). Además, el ANOSIM resultó en diferencias significativas en la estructura de la comunidad sólo entre las muestras de los años 1996 y 1998, pero no específicamente entre aquellos de cobertura

normal del alga y los de declive de la misma. Esto implica la existencia de un proceso de cambio gradual, más que drástico, en la meiofauna durante el periodo estudiado.



**Figura 5.** Contribución de los taxones de la meiofauna temporal principales a su composición global en los frondes y los rizomas en los cuatro años de estudio. Se representan los valores medios de las abundancias.

El dendrograma que representa la agregación de las muestras de los distintos años considerando sólo los frondes de la planta muestra afinidades más altas entre los cuadrados de muestra correspondientes a los años en los que *L. ochroleuca* presentaba un aspecto saludable, que entre éstos y los de aquellos en los que se produjo el declive (Figura 8 A). La ordenación MDS para estos mismos datos también representa las muestras de los dos primeros años juntas. Las muestras correspondientes a los frondes de 1999, también parecen formar un grupo independiente (Figura 8B), mientras que las de 1998 aparecen dispersas por el diagrama. Este patrón, de nuevo, parece corresponder a un proceso de cambio faunístico gradual, en donde 1998 parece ser el año de transición. Los resultados del ANOSIM (Tabla 1), reflejan este mismo patrón, detectando diferencias significativas en la estructura de la comunidad meiobentónica de los frondes entre los años en que la comunidad de *L. ochroleuca* presentaba un aspecto saludable y aquellos en que el declive era patente.



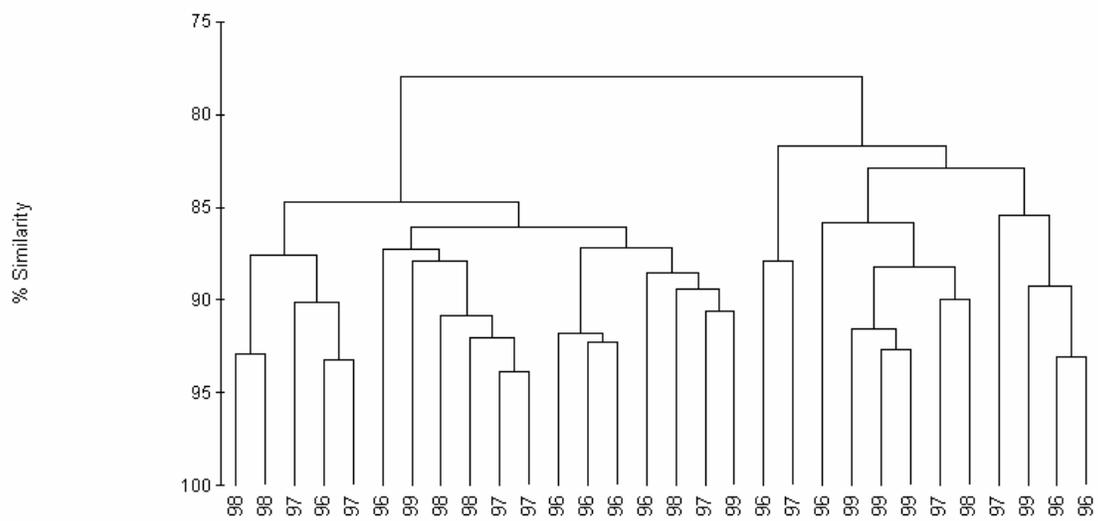
**A**



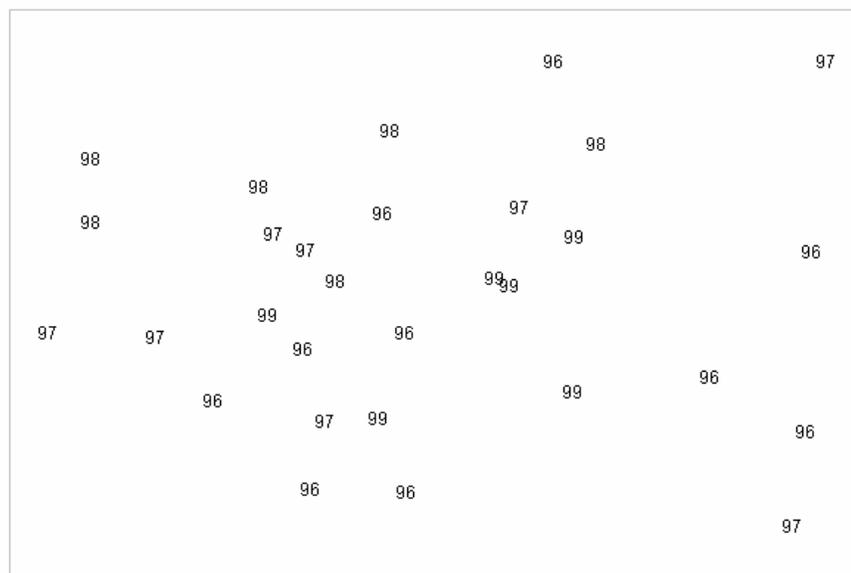
**B**

**Figura 6.** Dendrograma de agregación jerárquica (A) y diagrama de ordenación multidimensional (B) contruidos a partir de la matriz de distancias de Bray-Curtis de los datos de abundancia media de los taxones meiobentónicos permanentes por cuadrado de muestra en cada año. Stress del MDS: 0.

Cuando sólo se consideró la meiofauna de los rizomas, las muestras de un mismo año mostraron afinidades similares entre ellas y las de otros años, tanto en el dendrograma de agregación jerárquica como en el diagrama de ordenación multidimensional (Figuras 9 Ay B). La significación de las diferencias en la estructura de la comunidad entre años fueron las mismas que las resultantes del análisis realizado para las plantas completas, es decir, las comparaciones pareadas dieron diferencias significativas sólo entre los años 1996 y 1998 (Tabla 1).



**A**



**B**

**Figura 7.** Dendrograma de agregación jerárquica (A) y diagrama de ordenación multidimensional (MDS) (B) de los cuadrados de muestra (0.5 m<sup>2</sup>) correspondientes a los cuatro años de estudio basados en las distancias de Bray-Curtis. Stress del MDS: 0.13.



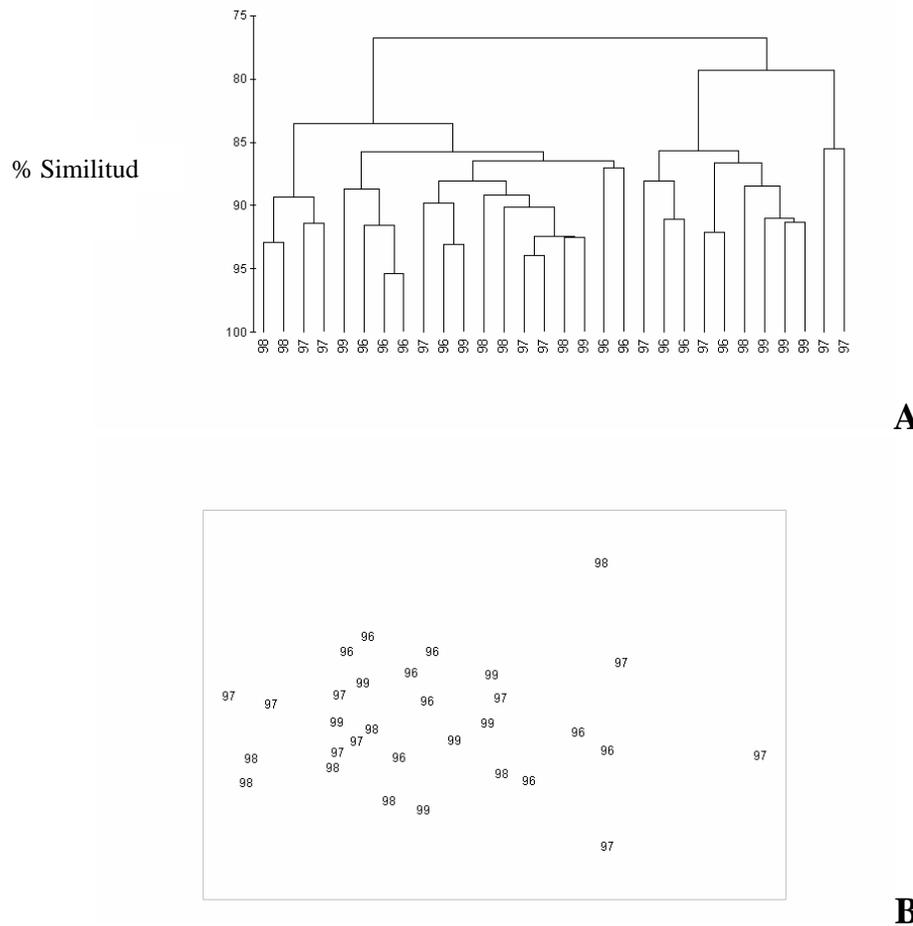
análisis fue baja ( $P < 0.8$ ), y por tanto este resultado debe ser interpretado con cautela (Figura 10).

**Tabla 1.** Resultados de las comparaciones pareadas del ANOSIM de una vía para la estructura de la comunidad de meiofauna permanente entre los años 1996 a 1999, basado en las distancias de Bray-Curtis de los datos de muestra-año transformados mediante la raíz cuarta.

plantas completas (R global= 0.056, p= 0.15)			
	1996	1997	1998
1997	R=0.037; p=0.24		
1998	R=0.21; p=0.03	R=- 0.046; p=0.66	
1999	R= -0.061; p=0.68	R= 0.027; p=0.35	R=0.18; p=0.072
frondes (R global= 0.368; p= 0.001)			
	1996	1997	1998
1997	R= 0.126; p=0.04		
1998	R= 0.586; p=0.01	R= 0.513; p=0.001	
1999	R= 0.567; p=0.07	R= 0.38; p= 0.01	R= 0.164; p=0.14
rizomas (R global= 0.058, p=0.13)			
	1996	1997	1998
1997	R= 0.061; p=0.18		
1998	R=0.294; p= 0.8	R= -0.038; p=0.62	
1999	R= -0.038; p= 0.59	R= -0.061; p=0.67	R=0.149; p=0.09

La abundancia total de la meiofauna por cuadrado de muestra no varió significativamente en los rizomas durante los cuatro años de estudio, aunque sufrió un declive después de 1998 (Figura 11). Tampoco las abundancias de los taxones principales mostraron diferencias significativas, si bien sí se produjo cierta tendencia a la baja en todos (Figura 11). Una vez más, la potencia de los tests fue más baja de lo deseable ( $P < 0.8$ ), y estos resultados han de ser interpretados con cautela.

La densidad total de la meiofauna y la de los ácaros, copépodos, nematodos, ostrácodos o poliquetos no presentó diferencias significativas en los frondes entre 1997 y 1999 ( $p > 0.05$ ). En los rizomas, no se produjeron diferencias significativas en las densidades de la meiofauna total ni en las de ninguno de los taxones permanentes considerados ( $p > 0.05$ ).

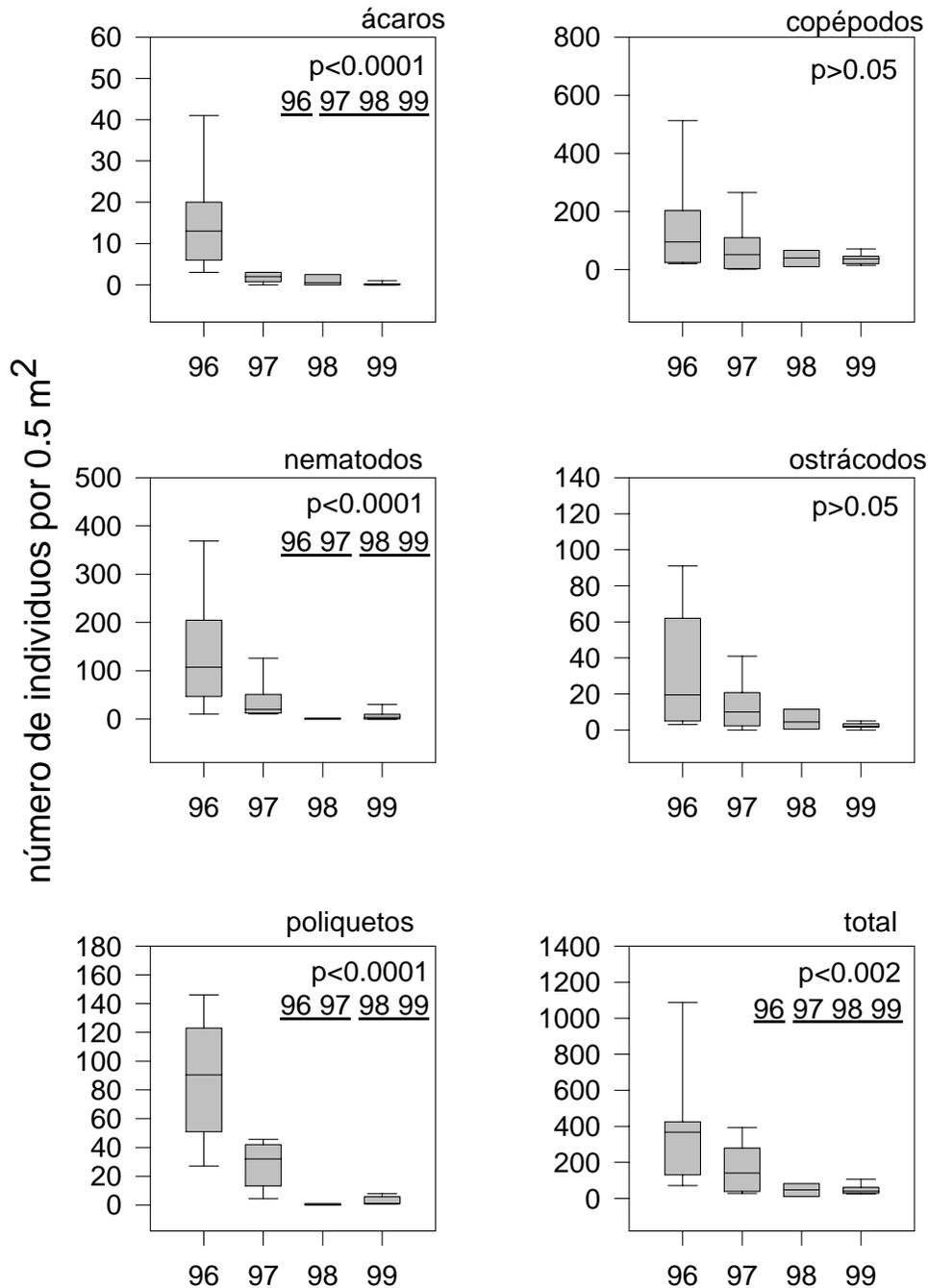


**Figura 9.** Dendrograma de agregación jerárquica (A) y MDS (B) de las muestras de los rizomas de los cuatro años de estudio. Stress del MDS: 0.12.

#### 4.4. DISCUSIÓN

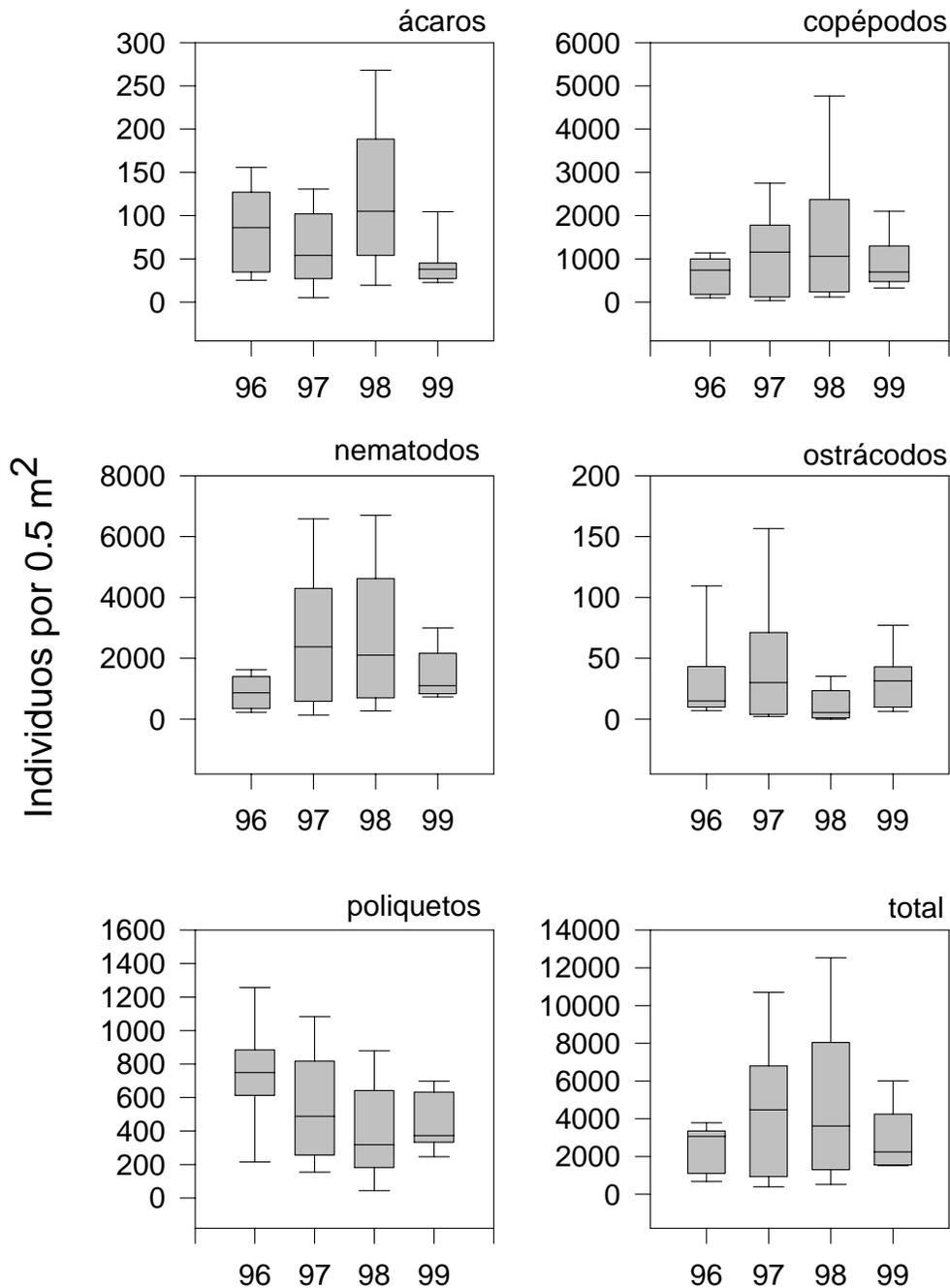
##### Declive de *Laminaria ochroleuca*

El declive de la comunidad se manifestó en una pérdida significativa de biomasa de *L. ochroleuca* por cuadrado de muestra. La densidad media de pies de *L. ochroleuca* por metro cuadrado en los años en los que la comunidad presentaba un aspecto saludable fue menor de la encontrada por John (1969) en el noroeste de España, quien contabilizó 35 plantas por metro cuadrado. La densidad media de cuatro de las muestras recogidas en la Isla de Mouro en 1997 fue de 5.7 plantas por 0.5 m<sup>2</sup>, siendo la máxima de 9 plantas por 0.5 m<sup>2</sup>. Drew (1974), encontró sólo 0.5 plantas por metro cuadrado en el estrecho de Messina, lo que se aproxima bastante a la situación observada en la Isla de Mouro en 1999, cuando



**Figura 10.** Evolución de los taxones de meiofauna permanente en los frondes en los cuatro años de estudio. Se representan los valores medios de abundancia por cuadrado de muestra. Las barras de error indican el error estándar de la media. Las diferencias en las abundancias medias de todos los taxones menos los ostrácodos y los copépodos fueron significativas al  $p < 0.05$  o menos. Los grupos de años subrayados indican diferencias no significativas en las comparaciones pareadas.

las escasas plantas estaban dispersas por el área de estudio. Drew (op. cit.) atribuyó esta escasez de plantas al hecho de que la comunidad de *L. ochroleuca* que él estudió estaba



**Figura 11.** Evolución de los taxones de meiofauna permanente en los rizomas en los cuatro años de estudio. Se representan los valores medios de abundancia por cuadrado de muestra. Las barras de error indican el error estándar de la media. Las diferencias en las abundancias de los taxones no fueron significativas en ninguno de los casos ( $p > 0.05$ ).

aislada de otras áreas en las que aparecía la especie y a las fuertes corrientes a las que estaba sometida en el estrecho.

En la Isla de Mouro, *L. ochroleuca* está muy próxima a su límite de distribución geográfico en el Cantábrico (Braud, 1974; Seoane-Camba, 1966; Crisp, 1989), y la reducción en sus poblaciones podría ser simplemente un proceso periódico que ocurriese en el borde la misma, donde la adecuación del hábitat es menor para las especies (Brown, 1984; Brown et al., 1996). El retroceso y expansión del área de distribución de especies debidas a cambios en la temperatura del agua son conocidos en el Mar Cantábrico (Fischer-Piette, 1955), y pueden afectar a la distribución de las laminariales, que en general son bastante sensibles a las variaciones de temperatura (Kain, 1979). Así, pequeñas variaciones durante periodos largos de tiempo pueden ocasionar avances y retrocesos del alga en esta área. Durante la última década, se ha registrado un aumento en la temperatura media del Golfo de Vizcaya, produciéndose un pico de temperaturas en 1998 (Lavín et al., 1998; González-Pola y Lavín, 2002), que es cuando la comunidad de *L. ochroleuca* comenzó a mostrar un serio declive. Además, se han descrito muchos casos de especies Atlánticas que se han visto afectadas por el calentamiento global en los últimos años (Nerem et al., 1999; Levitus et al., 2000), por lo que no es descartable una influencia del aumento de la temperatura en el declive de *L. ochroleuca*. Sin embargo, según John (1969), parecería improbable que variaciones drásticas en la temperatura del agua afectasen al correcto desarrollo de *L. ochroleuca* en estas regiones, dado que esta especie se encuentra desde niveles bajos del submareal (L.W.S.) en Inglaterra, hasta profundidades de 30 m en España, y sus fases reproductivas se completan desde primavera hasta comienzos del invierno. Las temperaturas medias en su rango de distribución van desde los 10°C registrados en Febrero en Francia hasta los 20°C registrados en las costas de Marruecos en Agosto (Braud, 1974), lo que parece contribuir a restar importancia al factor térmico a la hora de buscar posibles razones para su declive en la Isla de Mouro.

También las perturbaciones antropógenas pueden haber jugado un papel importante en este proceso de declive. Una de las razones puede haber sido el exceso de sedimento en suspensión generado en la zona como consecuencia del dragado de la bahía de Santander y el rellenado de diversas playas adyacentes con arena (Cendrero y Díaz de Terán, 1997; Puente, 2001). La abrasión de los frondes producida por el impacto de la arena en

suspensión puede ocasionar una reducción considerable del número de plantas de un área determinada (Dayton et al., 1992; Lyngby y Mortensen, 1996). Además, el incremento de turbidez asociado a los dragados puede reducir drásticamente la irradiancia sobre las laminarias, aminorando sus posibilidades de fotosíntesis y su capacidad de asimilación de nutrientes (Lyngby & Mortensen, 1996). *L. ochroleuca* es la especie del género más sensible a la falta de luz (Izquierdo, 1998), y este factor ha sido señalado como el principal, dentro de los ambientales, a la hora de controlar el límite norte de la especie (John, 1969). Además, la arena también puede reducir o eliminar cualquier depósito de semillas de gametófitos que normalmente acelerarían el proceso de recuperación de la especie (Devigny y Vorse, 1978; Dayton et al., 1992), impidiendo su recuperación en el área perturbada, independientemente de las razones que ocasionasen el declive de la población adulta.

Por otro lado, existen numerosos estudios que describen procesos de mortalidad acusada de especies del género *Laminaria* debido a enfermedades de origen fúngico (Schatz, 1984) o bacteriano (Sawabe et al., 2000; Vairappan et al., 2001), así como debidos a la invasión de los tejidos internos de las laminariales por parte de algas pardas microscópicas (Peters y Schaffelke, 1996; Ellersdottir y Peters, 1997) que bien podrían haber ocasionado el declive de la comunidad, o haberse disparado tras el debilitamiento de las plantas producido por los factores ambientales mencionados anteriormente (Ding, 1992).

En cualquier caso, otros estudios han descrito la mortalidad masiva de especies de laminariales, sin encontrar una asociación directa entre este fenómeno y los causantes de procesos similares descritos previamente (Cole y Babcock, 1996), por lo que no hay que descartar que otras razones, de origen desconocido, sean las causantes del declive de la comunidad de *L. ochroleuca* en la Isla de Mouro.

#### Efecto del declive en la meiofauna asociada.

En el área de estudio, *L. ochroleuca* formaba un mosaico de parches de distintas especies de algas, que no mostraron ningún declive durante el tiempo de muestreo. Incluso, las que originalmente formaban el sotobosque de la comunidad de *L. ochroleuca* parecieron

verse beneficiadas por la pérdida en cobertura de este alga, ya que aparecieron ampliamente distribuidas por la zona de estudio (obs. pers. sin cuantificación metodológica).

El declive de la comunidad de *L. ochroleuca* de la Isla de Mouro aparentemente tuvo un efecto mínimo sobre su meiofauna asociada, al menos desde nuestro método de estudio. Los cambios producidos en la estructura de la comunidad de la meiofauna y en las abundancias de los taxones siguiendo el declive del alga sólo fueron apreciables en la fauna asociada a los frondes, que es minoritaria en comparación con la fauna alojada por los rizomas. No se detectaron cambios significativos en la fauna de los rizomas, ni al considerar la fauna global de las plantas completas. No obstante, se establece la hipótesis de que la detección del cambio faunístico global a nivel de planta es un proceso complicado por dos motivos:

- 1) El grueso de la meiofauna se concentra en el rizoma, un substrato físicamente más perdurable que el fronde y que dificulta la detección de los cambios faunísticos globales. El fronde y su meiofauna asociada serían indicadores más sensibles y rápidos.
- 2) El estudio se realizó a nivel taxonómico alto, por lo que los posibles cambios faunísticos que implicaran una sustitución de especies sensibles por especies oportunistas dentro de cada uno de los grupos taxonómicos no se verían reflejados en nuestro análisis de datos.

Otra de las razones por las que es posible que la fauna de los rizomas no refleje el declive del alga es porque la meiofauna asociada a los mismos no es estrictamente fital, sino una mezcla de habitantes de los ambientes alguícola, epibentónico y psámmico, fundamentalmente asociados al sedimento retenido por los rizomas y a la variedad de nichos proporcionados por ellos (Capítulo I). Por tanto, no parece existir una estrecha dependencia biológica entre la meiofauna del rizoma y su planta huésped. La meiofauna, más bien, podría explotar la capacidad de retención de sedimento y de ofrecer refugio que proporciona el rizoma, que parece ser independiente del hecho de que esté vivo o muerto. Esta hipótesis es consistente con otros datos de la literatura, en donde se han descrito diversos organismos epifíticos que muestran niveles de especificidad muy bajos por determinadas especies de algas (Edgar, 1983 a; Viejo, 1999), y que parecen responder más a las características físicas de las agrupaciones fitales. Así, en general se ha señalado una

relación indirecta entre los animales y sus plantas huésped (Gunnill, 1982; Edgar, 1983 a; Jonson y Scheibling, 1987; Hall y Bell, 1988; Viejo, 1999), a menudo mediada por la existencia de otras algas epífitas sobre ellas. Además, algunos experimentos han mostrado que los animales colonizan rápidamente réplicas sintéticas de las algas y aparentemente sobreviven, y que las variaciones producidas en las características estructurales de estas réplicas producen los mismos cambios en la comunidad que los realizados sobre el alga real (Thistle et al., 1984; Dean y Connell, 1987b; Hall y Bell, 1988). Cabe destacar que la meiofauna, por lo general, se alimenta del detrito, las microalgas y las bacterias asociadas al alga (que probablemente no son específicos de un alga concreta), en lugar de hacerlo sobre su planta huésped (Moore, 1977; Hicks y Coull, 1983; Crisp y Mwiseje, 1989; Bell y Hicks, 1991; Danovaro, 1996), por lo que es improbable que el grueso de la meiofauna (sobre todo la de los rizomas) dependa directamente de alguna propiedad especial del tejido laminar.

Dado que los rizomas se mantuvieron físicamente inalterables hasta el último año de estudio, mostrando una estructura idéntica, capacidades de retención de sedimento similares y ofreciendo una superficie equivalente para su colonización para la epifauna, se puede explicar que la meiofauna del rizoma no quedara sensiblemente afectada a corto plazo. Los resultados de un muestreo durante el año 2000, que desafortunadamente quedó fuera de las posibilidades de este estudio, hubieran permitido aclarar algunos de estos controvertidos aspectos de la evolución de la meiofauna.

El declive en la abundancia de la meiofauna en los frondes puede explicarse por la pérdida en biomasa, y por tanto, en superficie de colonización para la meiofauna (capítulo I). Las densidades de la meiofauna en esta fracción en 1999 no fueron significativamente diferentes de las del año en que la comunidad dominaba los fondos de la isla, lo que sugiere que la meiofauna ocupó la superficie de los frondes en la medida en que ésta estuvo disponible, concentrándose en lo poco que quedaba de ellos. La estructura de la comunidad meio bentónica entre los distintos años no fue tampoco radicalmente diferente, si bien el dendrograma de agregación y el MDS muestran un agrupamiento de las muestras de los dos primeros años de estudio. Los ambientes alguícolas en general son bastante impredecibles ya que sufren cambios estacionales acusados y ocasionalmente desaparecen por completo durante el invierno o en periodos desfavorables, sobre todo en el intermareal. Los animales

móviles han de ser capaces de migrar desde estas superficies algales en declive, colonizando niveles más profundos en el submareal o especies de algas anuales que les proporcionen la protección y los recursos nutricionales que necesitan. Algunos autores han descrito este tipo de migración a diferentes agrupaciones de algas por parte de la meiofauna (Jansson, 1974), mientras que otros la han notificado entre diferentes partes de la misma planta (Mukai, 1971; Novak, 1982). Por lo tanto, una “reserva” de animales capaces de colonizar los frondes podría darse en los parches de distintas algas adyacentes, permitiendo que las densidades de la meiofauna se mantuviesen estables incluso cuando los frondes mostraban una superficie limitada.

Los animales epifíticos móviles exhiben ritmos de colonización de las algas o las superficies artificiales relativamente rápidos, lo que consiguen nadando o reptando. Especialmente los crustáceos (Dahl, 1948; Dean y Connell, 1987c; Taylor, 1998) y entre ellos los anfípodos (Pavia et al., 1999; Brooks y Bell, 2001) y los copépodos (Hicks, 1982; Walters, 1988), son muy activos y colonizan con gran celeridad incluso plantas alejadas de su lugar de origen (Taylor, 1988; Bell y Hicks, 1991; Kurdziel y Bell, 1992; Atila y Fleeger, 2000). Incluso algunos taxones meiobentónicos, tradicionalmente considerados menos móviles, como los nematodos, han mostrado en ocasiones una migración activa con colonización de superficies algales y artificiales distantes (Jensen, 1981; Atila y Fleeger, 2000). No es de extrañar que los taxones menos “sedentarios” dentro de la meiofauna, como son los ostrácodos y los copépodos (especialmente estos últimos), fueran los que presentaron abundancias más estables en los frondes, incluso cuando esta fracción estaba muy deteriorada, ya que estos taxones son típicamente fitales, probablemente abundantes en los parches de algas adyacentes, y podrían haber colonizado rápidamente la superficie disponible. La migración en respuesta a la falta de recursos alimenticios es frecuente (Edgar, 1990; Uiblein et al., 1996) y se sabe que algunas especies móviles separan sus requerimientos de protección y búsqueda del alimento entre el día y la noche, seleccionando alimento de alta calidad por la noche y algas de estructuras complejas para refugiarse durante el día (Meyer y Bell, 1989; Sánchez-Jerez et al., 1999 a; Viejo, 1999; Brooks y Bell, 2001).

Otros animales menos dinámicos, como los nematodos, los ácaros o los poliquetos, a pesar de aparecer bien representados durante los años previos al declive, son menos dados

a migrar, especialmente a fracciones menos complejas o protegidas, por lo que sus abundancias sufrirían la reducción en superficie de los frondes.

Nuestros resultados parecen corroborar la idea de que las poblaciones de animales que en general muestran una especificidad baja por sus algas hospedadoras, en áreas donde convergen muchas especies macrofíticas, no deberían verse muy afectadas por el declive de una especie en particular, siempre y cuando la biomasa algal total permanezca constante, ya que los recursos estarán garantizados y la migración de un parche a otro permite mantener comunidades relativamente estables, con un reservorio casi permanente de colonizadores potenciales (Fahrig y Paloheimo, 1988; Hastings y Wolin, 1989; Edgar, 1993). Por medio de procesos de emigración y colonización, se pueden mantener abundancias más o menos estables en una planta dada (Hicks, 1980; Gunnill, 1982 a), y las densidades pueden alcanzar niveles “normales” en muy poco tiempo (Hall y Bell, 1988; Taylor, 1998). Así, las agrupaciones de epifauna móvil deberían recuperarse rápidamente de las perturbaciones ambientales, y son más dadas a mantener el consumo global cercano a los niveles de equilibrio (Edgar, 1993; Lavery et al., 1999).

No obstante, otros estudios acerca de la pérdida en complejidad de hábitat de determinadas formaciones macrofíticas muestran que si bien no se producen cambios en las abundancias globales de individuos asociados a ellas, sí se dan cambios en la composición taxonómica a nivel específico (Young y Young, 1977; Sánchez-Jerez et al., 1999b). Por tanto, no debemos descartar un efecto más acusado del declive del alga a niveles taxonómicos más bajos, debiendo realizar un mayor ahondamiento en la evolución de los diferentes taxones antes de poder extraer más conclusiones de nuestros resultados.

#### 4.5. REFERENCIAS

1. Atilla N. y Fleeger, J. W. (2000). Meiofaunal colonization of artificial substrates in an estuarine embayment. *Mar. Ecol.* **21**, 69-83.
2. Bell S.S. y Hicks, G. R. F. (1991). Marine landscapes and faunal recruitment: a field test with seagrasses and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **73**, 61-68.

3. Braud, J. P. (1974). Etude de quelques parametres ecologiques, biologiques et biochimiques chez une pheophycee des cotes Bretonnes. *Laminaria ochroleuca*. *Revue. Trav. Inst. (scient. tech) Pêch. Marit.* **38**, 115-204.
4. Brooks R.A. y Bell, S. S. (2001). Mobile corridors in marine landscapes: enhancement of faunal exchange at seagrass/sand ecotones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **264**, 67-84.
5. Brown J.H., Stevens, G.C. y Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**, 597-623.
6. Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* **124**, 255-279.
7. Brown P.J. y Taylor, R. B. (1994). Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **235**, 45-53.
8. Cendrero A. y Díaz de Terán, J. R. (1977). Caracterización cuantitativa del desarrollo histórico del relleno de la Bahía de Santander; un proceso natural activado por el hombre. *Revista de Obras Públicas, Octubre 1977*, 797-808.
9. Chapman A.R.O. y Johnson, C. R. (1990). Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the northwest Atlantic. *Hydrobiologia* **192**, 77-121.
10. Christie, H., Fredriksen, S. y Rinde, E. (1998). Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway. *Hydrobiologia* **375/376**, 49-58.
11. Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* **18**, 117-143.
12. Cole R.G. y Babcock, R. C. (1996). Mass mortality of a dominant kelp (Laminariales) at Goat Island, north-eastern New Zealand. *Mar. Freshwat. Res.* **47**, 907-911.
13. Crisp D.J. y Mwiseje, B. (1989). Diversity in intertidal communities with special reference to the *Corallina officinalis* community. *Sci. Mar.* **53**, 365-372.
14. Dahl, E. (1948). On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters off the Swedish west coast. Dissertation, Lund. *Undersökningar över Öresund* **35**, 1-193.
15. Danovaro, R. (1996). Detritus-Bacteria-Meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Mar. Biol.* **127**, 1-13.

16. Dayton P. K., Tegner, M. J., Parnell, P. E. y Edwards, P. B. (1992). Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecol. Monogr.* **62**, 421-445.
17. Dean R.L. y Connell, J. H. (1987a). Marine invertebrates in an algal succession. I. Variations in abundance and diversity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **109**, 195-215.
18. Dean R.L. y Connell, J. H. (1987b). Marine invertebrates in an algal succession. II Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **109**, 217-247.
19. Dean R.L. y Connell, J. H. (1987c). Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **109**, 249-273.
20. Devigny J.S. y Volve, L. A. (1978). Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. *Mar. Biol.* **48**, 343-348.
21. Ding, M. (1992) The effects of the environmental factors on Laminaria disease caused by alginic acid decomposing bacteria. *Acta Oceanol. Sin.* **11** (1), 123-130.
22. Drew, E. A. (1974). An ecological study of *Laminaria ochroleuca* Pyl. growing below 50 metres in the straits of Messina. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **15**, 11-24.
23. Edgar G.J., Shaw, C., Watson, G.F. y Hammond, L.S. (1994). Comparisons of species richness, size- structure and production of benthos in vegetated and unvegetated habitats in Western Port, Victoria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **176**, 201-226.
24. Edgar, G. J. (1983a). The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I. Spatial organization on a local scale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**, 129-157.
25. Edgar, G. J. (1983b). The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. II. Seasonal change in plant and animal populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**, 159-179.
26. Edgar, G. J. (1990). The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **137**, 215-240.
27. Edgar, G. J. (1993). Measurement of the carrying capacity of benthic habitats using a metabolic-rate based index. *Oecologia* **95**, 115-121.

28. Ellertsdottir, E. & Peters, AF. (1997). High prevalence of infection by endophytic brown algae in populations of *Laminaria* spp. (Phaeophyceae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **146 (1-3)**, 135-143.
29. Fahrig L. y Paloheimo, J. (1988). Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* **69**, 468-475.
30. Fischer-Piette, E. (1955). Répartition le long des cotes septentrionales de L'Espagne, des principales espèces peuplant les rochers intercotideaux. *Ann. Inst. Oc.* **31**, 38-123.
31. Fletcher W.J. y Day, R. W. (1983). The distribution of epifauna on *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh and the effect of disturbance. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **71**, 205-220.
32. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994a). Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103**, 141-150.
33. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994b). Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 247-259.
34. Gibbons, M. J. (1991). Rocky shore meiofauna: a brief overview. *Tr. R. Soc. S. Af.* **47**, 595-603.
35. González-Pola C. y Lavín, A. (2002). Seasonal cycle and interannual variability on a hydrographic section off Santander (Southern Bay of Biscay). 1991-2000. *ICES J. Mar. Sci.* (enviado) .
36. Gorostiaga J.M. y Díez, I. (1996). Changes in the sublittoral benthic marine macroalgae in the polluted area of Abra de Bilbao and proximal coast (Northern Spain). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**, 157-167.
37. Gunnill, F. C. (1982). Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. *Mar. Biol.* **69**, 263-280.
38. Hall M.O. y Bell, S. S. (1988). Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *J. Mar. Res.* **46**, 613-630.
39. Hastings A. y Wolin, C. I. (1989). Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology* **70**, 1261-1266.

40. Hayward, P. J. (1980). Invertebrate Epiphytes of Coastal Marine Algae. In *The Shore Environment, vol. 2: Ecosystems*, vol. 2 (ed. D. E. G. I. a. W. F. F. J. H. Price), pp. 761-787. London y New York: Academic Press.
41. Hicks G.R.F. y Coull, B. C. (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21**, 67-175.
42. Hicks, G. R. F. (1980). Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **44**, 157-192.
43. Hicks, G. R. F. (1982). Porcellididae and Peltidiidae (Copepoda: Harpacticoida) from the marine algae of St. Croix island, alga Bay, South africa. *Zool. J. Linn. Soc.* **75**, 49-90.
44. Hicks, G. R. F. (1985). Meiofauna Associated with rocky shore algae. In *The Ecology of Rocky Coasts* (ed. P. G. M. R. Seed). London: Hodder yStoughton.
45. Hiscock, S. (1979). A field key to the British Brown Seaweeds. In *Field Studies 5*, vol. 5, pp. 44.
46. Hornsey, I.S. y Hide, D. (1976). The production of antimicrobial compounds by British Marine algae. II. Seasonal variation in production of antibiotics. *Br. Phycol. J.* **11**, 63-67.
47. Izquierdo, J. L. (1998). Estudio biosistemático del género " Laminaria" SECT, "Digitatae" (Laminariales, Phaeophyceae) en las costas Atlánticas de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid. pp. 189.
48. Jansson, A. M. (1974). Community structure, modelling and simulation of the *Cladophora* ecosystem in the Baltic sea. *Contrib. Asko Lab., Univ. Stockholm* **5**, 1-30.
49. Jarvis, S. C. (1994). Phytal meiofauna as biomonitors of environmental water quality. PhD Thesis, University of Wales, Bangor.
50. Jensen, P. (1981). Phyto-chemical sensitivity and swimming behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar. Ecol. Progress Series* **4**, 203-206.
51. John, D. M. (1969). An ecological study on *Laminaria ochroleuca*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **49**, 175-187.
52. Johnson, S.C. y Scheibling, R. E. (1987). Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **37**, 209-227.

53. Kain, J. M. (1969). Continuous recording of underwater light in relation to *Laminaria* distribution. In *Proc. 4th Europ. Mar. Biol. Symp. Bangor* (ed. D. J. Crisp). Bangor, Wales.
54. Kain, J. M. (1979). A view of the genus *Laminaria*. *Oceanography and Mar. Biol.* **17**, 101-161.
55. Kurdziel, J.P. y Bell, S. S. (1992). Emergence and dispersal of phytal-dwelling meiobenthic copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **163**, 43-64.
56. Lavín, A., Valdés, L., Gil, J. y Moral, M. (1998). Seasonal and inter-annual variability in properties of surface water off Santander, Bay of Biscay, 1991-1995. *Oc. Acta* **21**, 179-190.
57. Lavery, P., Bootle, S. y Vanderklift, M. (1999). Ecological effects of macroalgal harvesting on beaches in the Peel-Harvey estuary, Western Australia. *Est. Coast. Shelf. Sci.* **49**, 295-309.
58. Legendre, L. y Legendre, P. (1983). *Numerical Ecology.*, pp. 419. Amsterdam: Elsevier.
59. Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P. y Stephens, C. (2000). Warming of the World Ocean. *Science* **287**, 2225-2229.
60. Lyngby, J.E. y Mortensen, S. M. (1996). Effects of dredging activities on growth of *Laminaria saccharina*. *Mar. Ecol.* **17**, 345-354.
61. Martín, M. M., Sánchez-Lizaso, J.L. y Ramos Esplá, A.A. (1997). Cuantificación del impacto de las artes de arrastre sobre la pradera de *Posidonia oceánica* (L.) Delile, 1813.
62. Meyer H.A. y Bell, S. S. (1989). Response of harpacticoid copepods to detrital accumulation on seagrass blades: a field experiment with *Metis holoturiae* (Edwards). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **132**, 141-149.
63. Moore, P. G. (1972). Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **10**, 59-80.
64. Moore, P. G. (1973). The kelp fauna of northeast Britain. II Multivariate Classification: turbidity as an ecological factor. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 127-163.

65. Moore, P. G. (1977). Organization in simple communities: observations on the natural history of *Hyale nilssoni* (amphipoda) in high littoral seaweeds. In *Biology of benthic organisms, 11th European Symposium on Mar. Biol.* (ed. P. O' Ceidigh, P. J. S. Boaden, y B.F. Keegan), pp. 443-451. Galway: Pergamon Press, Oxford.
66. Mukai, H. (1971). The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Biol.* **8**, 170-82.
67. Nerem R.S., Chambers, D.P., Leuliette, E.W., Mitchum, G.T. y Giese, B.S. (1999). Variations in global mean sea level associated with the 1997-98 ENSO event: Implications for measuring long term sea level change. *Geoph. Res. Let.* **26**, 3005-3008.
68. Novak, R. (1982). Spatial and seasonal distribution of the meiofauna in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Netherlands J. Sea Res.* **16**, 380-388.
69. Pavia H., Carr, H. y Aberg, P. (1999). Habitat and feeding preferences of crustacean mesoherbivores inhabiting the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and its epiphytic macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **236**, 15-32.
70. Peters, A.F. & Schaffelke, B. (1996). Streblonema (Ectocarpales, Phaeophyceae) infection in the kelp *Laminaria saccharina* (Laminariales, Phaeophyceae) in the western Baltic. *Hydrobiologia*, **326-327**, 111-116.
71. Puente, A. (2000). Distribución y estructura de las comunidades de macroalgas de la Isla de Mouro (Cantabria, Golfo de Vizcaya). Consideraciones sobre su aplicación en la vigilancia ambiental de espacios litorales. Tesis Doctoral. Universidad de Cantabria. Santander..pp. 356.
72. Sánchez-Jerez P, Barberá-Cebrián, C. y Ramos-Esplá, A. (1999a). Daily vertical migrations in the epifauna associated with *Posidonia oceanica* meadows. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **79**, 971-977.
73. Sánchez-Jerez P., Barberá-Cebrián, C. y Ramos Esplá, A. (1999b). Comparison of the epifauna spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms: Importance of meadow edges. *Acta Oecologica* **20**, 391-405.
74. Sánchez-Jerez, P., Barberá-Cebrián, C. y Ramos-Esplá, A.A. (2000). Influence of the structure of *Posidonia oceanica* meadows modified by bottom trawling on crustacean assemblages: comparison of amphipods and decapods. *Sci. Mar.* **64(3)**, 319-326.

75. Sawabe, T., Narita, M., Tanaka, R., Onji, M., Tajima, K. y Ezura, Y. (2000). Isolation of *Pseudoalteromonas elyakovii* strains from spot-wounded fronds of *Laminaria japonica*. *Bull. Ja. Soc. Sci. Fish.* **66** (2), 249-254.
76. Schatz, S. (1984). The *Laminaria-Phycomelaina* host-parasite association: seasonal patterns of infection, growth and carbon and nitrogen storage in the host. *Helgol. Meeresunters.* **37**, 1-4.
77. Scheibling, R.E., Hennigar, A.W. y Balch, T. (1999). Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of the sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**(12), 2300-2314.
78. Seoane-Camba, J. (1966). Las laminariáceas de España y su distribución. *Publ. Téc. J. Est. Pesca* **5**, 425-436.
79. Taylor, R. B. (1998). Short-term dynamics of a seaweed epifaunal assemblage. *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **227**, 67-82.
80. Tegner M.J. y Dayton, P. K. (1987). El Niño effects on southern California kelp forest communities. *Adv. ecol. Res.* **17**, 243-279.
81. Thistle, D. (1980). The response of a harpacticoid copepod community to a small-scale natural disturbance. *J. mar. Res.* **38**, 381-395.
82. Uiblein F, Roca, J.R., Baltanás, A. y Danielopol, D.L. (1996). Tradeoff between foraging and antipredator behaviour in a macrophyte dwelling ostracod. *Arch. Hydrobiol.* **137**, 119-133.
83. Vairappan, C.S., Suzuki, M., Motomura, T. y Ichimura, T. (2001). Pathogenic bacteria associated with lesions and thallus bleaching symptoms in the Japanese kelp *Laminaria religiosa* Miyabe (Laminariales, Phaeophyceae). *Hydrobiologia*, **445**(1-3), 183-191.
84. Viejo, R. M. (1999). Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aq. Bot.* **64**, 131-149.
85. Walters, K. (1988). Diel vertical migration of sediment associated meiofauna in subtropical sand and seagrass habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **117**, 169-186.
86. Young D.K. y Young, M. W. (1977). Community structure of the macrobenthos associated with seagrass of the Indian River Estuary, Florida. In *Ecology of Marine Benthos* (ed. B. C. E. Coull), pp. 359-382: University of South Carolina Press,.
87. Zar, J. H. (1984). *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.

## 5. CAPÍTULO III

### **Variación temporal y espacial de la abundancia y la riqueza específica de copépodos harpacticoides asociados a *Laminaria ochroleuca* en la Isla de Mouro.**

#### 5. 1. INTRODUCCIÓN

Los copépodos harpacticoides son un taxón predominante en las hojas de fanerógamas marinas (Bell et al., 1984, 1987; Hicks, 1985; Hall y Bell, 1988; Edgar, 1990; Webb, 1990; De Troch et al., 2001 a,b), en los tallos de la vegetación de marisma (Rutledge y Fleeger, 1993; Walters et al., 1994,1996), en los frondes de macrófitos (Colman, 1940; Dahl, 1948; Wieser, 1952; Pallares y Hall, 1974 a,b, 1975; Hicks, 1977 a, 1980, 1985; Johnson y Scheibling, 1987 a,b; Edgar, 1990; Jarvis, 1994; Jarvis y Seed, 1996) y en las algas flotantes (Yeatman, 1962; Ingólfsson y 'Olafsson, 1997; 'Olafsson et al., 2001).

El tamaño de las agrupaciones fitales, su densidad y la distancia entre las manchas de plantas aisladas suelen influir sobre la abundancia y la riqueza específica de los copépodos asociados a ellas (Gunnill, 1982 a,b; Bell y Hicks, 1991). Estos últimos autores, basándose en varios estudios realizados con copépodos asociados a fanerógamas marinas (Hicks, 1986, Walters y Bell, 1986; Bell et al., 1988, 1989; Meyer, 1990; Hall y Bell, 1993), sugirieron que la escala espacial a la que deberían examinarse algunas poblaciones de copépodos en lugares vegetados, podría extenderse más allá de los bordes de una única pradera, ya que los individuos juveniles y adultos de estos animales migran frecuentemente entre praderas vecinas. Sin embargo, los patrones de distribución de las especies de copépodos en las formaciones alguícolas están todavía lejos de ser entendidos, y la escala a la que se mueven las diferentes especies, sobre todo, si ésta se limita a una planta, una mancha o a todo el lecho macrofítico (ya sea mono- o multiespecífico), todavía no ha sido aclarada.

A una escala más pequeña, la abundancia y la riqueza específica de los copépodos fitales pueden verse afectadas por la superficie de las plantas (Hicks, 1980), la complejidad de los microhábitat ofrecidos por ellas (Hicks, 1977 a,b,c, 1980; Hall y Bell, 1988; Walters

y Bell, 1994), la biomasa de algas epifíticas sobre ellas (Johnson y Scheibling, 1987 a; Hall y Bell, 1988, 1993), la disponibilidad de alimento (Hicks, 1980; Webb, 1990), la edad de las plantas (Hicks, 1980; Webb, 1990; Walters y Bell, 1994), y el tamaño de la población de harpacticoides (Webb, 1990). Una superficie mayor proporcionará más espacios habitables (Gunnill, 1982 a) y mayor cantidad de alimento, tanto para los animales que se alimentan directamente del alga como para los que lo hacen de las diatomeas perifíticas y las bacterias, que son una fuente de alimento importante para los copépodos harpacticoides (Rieper, 1978, 1982; Hicks, 1979; Hicks y Coull, 1983). De forma similar, una mayor complejidad de hábitat ofrecerá más microhábitat a los copépodos (Gibbons, 1988b; Hicks, 1985), y aumentará la capacidad protectora frente a las perturbaciones físicas (Woodin, 1978; Gibbons, 1988 a,b) y la depredación (Heck y Wetstone, 1977; Woodin, 1978; Gibbons, 1989). Los hábitat complejos facilitan además la retención de sedimento, lo que permitirá a las especies de ambientes sedimentarios y bentónicos, colonizar el puramente fital, ofrecido en principio por las plantas (Dahl, 1948; Hagerman, 1966; Moore, 1972 a; Hicks, 1977 a, 1980; Meyer y Bell, 1989).

A pesar de que algunos autores han comparado la composición específica de copépodos harpacticoides entre algas de diferentes complejidades (Colman, 1940; Dahl, 1948; Gee y Warwick, 1994 a,b) y se ha estudiado la afinidad o especificidad de determinadas especies por diferentes algas (Hicks, 1977 a,d, 1980), todavía no se conocen las preferencias de las distintas especies de copépodos a nivel de microhábitat dentro de una misma planta, ni su especificidad por secciones particulares de las mismas, si bien existen estudios realizados sobre fanerógamas marinas, enfocados a dilucidar estas cuestiones (De Troch et al., 2001b).

Este capítulo versa sobre la agrupación de copépodos harpacticoides asociados a la comunidad de *L. ochroleuca* de la Isla de Mouro. Se evalúan las variaciones en la distribución de las abundancias de los copépodos en dos sub-hábitat de las plantas (fronde frente a rizoma) y en dos años distintos, uno de cobertura normal de *L. ochroleuca* en el área de estudio, y otro en que ésta mostraba un acusado declive, analizando si dicha distribución varió con el declive de *L. ochroleuca*. Además, estudiamos la estructura de la comunidad formada por las familias Thalestridae y Ambunguipedidae a nivel de las manchas de *L. ochroleuca*, comparándola dentro y entre cuadrados de muestreo de

*Laminaria* y evaluando la relación entre la densidad de plantas de los cuadrados, sobre la abundancia y la riqueza específica de estas familias.

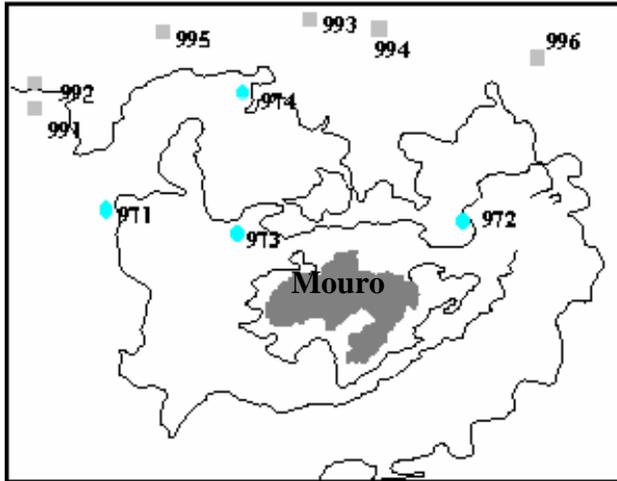
También analizamos la distribución de las familias Thalestridae y Ambunguipedidae dentro de cada planta, y la comparamos con las expectativas generadas por modelos nulos, con el fin de dilucidar si seguía patrones determinados por fenómenos de competencia entre las especies. Finalmente, estudiamos la distribución de las diferentes fases vitales de la especie predominante entre las fracciones de la planta y en los manchas de *Laminaria*.

La razón por la cual nos centramos en la familia Thalestridae fue la conocida estrecha relación de algunas de sus especies con los ambientes macrofíticos. Esta familia es una de las “puramente fitales” (Coull y Hicks, 1983), sus miembros están morfológicamente adaptados a vivir en asociación con las plantas (Bell et al., 1987) y muchos son capaces de consumir directamente el tejido alguícola (Hicks, 1985). Varias especies son conocidas excavadoras de las algas (Ho y Hong, 1988) y utilizan el moco secretado por los macrófitos o por ellos mismos como fuente de alimento (Fahrenbach, 1962; Hicks y Grahame, 1979; Jarvis, 1994), o como método de anclaje al substrato (Hicks, 1985). El consumo directo del tejido macrofítico, como puedan ser las células de las paredes de la epidermis o los contenidos celulares ha sido descrita para varias especies dentro de la familia (Harding, 1954; Green, 1958; Bocquet, 1953; Fahrenbach, 1962), y mientras las larvas nauplio tienen una dependencia trófica directa sobre él (Hicks, 1985; Ho y Hong, 1988), los adultos ocupan profundas cavidades que son utilizadas como lugar para copular y donde eclosionar sus huevos (Hicks, 1985). La familia Ambunguipedidae ha sido relacionada tradicionalmente con los taléstridos (Lang, 1948, 1965; Huys, 1990), y también engloba a especies típicamente fitales. La similitud morfológica entre ambunguipédidos y taléstridos y el hecho de que con frecuencia comparten afinidades ecológicas, propició su inclusión en nuestros análisis.

## 5.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para este estudio, sólo se utilizaron muestras de dos años, uno de cobertura normal de *Laminaria ochroleuca* en el área de estudio (1997), y otro de declive acusado de la misma (1999). De las muestras de 1997 sólo se utilizaron cuatro, con 8, 6, 4 y 3 plantas

respectivamente. En 1999, se recogieron 6 muestras, con dos plantas en cuatro de ellas y tres en las otras dos. Todas las muestras de este año fueron utilizadas en los análisis. Los puntos de los que fueron tomadas en la Isla de Mouro aparecen reflejados en la Figura 1.



**Figura 1.** Posición de los cuadrados de muestreo alrededor de la Isla de Mouro. Las dos primeras cifras indican el año de muestreo (97=1997, 99=1999), la tercera indica el número de muestra.

Los copéodos fueron extraídos a 25x y 65x aumentos, bajo una lupa binocular. Todos los harpacticoides fueron identificados a nivel de familia y los incluidos en las familias Thalestridae y Ambunguipedidae (siguiendo a Huys et al., 1996), identificados a nivel de especie y estudiados con detalle al microscopio. El término “Taléstrido(s)” se referirá de ahora en adelante al conjunto de las dos

familias. Los diferentes estados vitales de *Parathalestris clausi* fueron a su vez separados y contados.

#### Patrones de abundancia

Realizamos un análisis de componentes principales (ACP), con el fin de encontrar agrupaciones entre los distintos taxones (7 familias y 5 especies predominantes), que revelasen patrones comunes de variación en los dos años y entre las dos fracciones de la planta. Los coeficientes de regresión extraídos por el ACP para cada una de las componentes principales fueron a su vez utilizados en un análisis de la varianza (ANOVA) de medidas repetidas utilizando como factor entre sujetos el año (n=21 en 1997, n=14 en 1999, para las familias y n=21 en 1997 y n=12, en 1999 para las especies) y como factores dentro de sujetos, la fracción de la planta y la combinación de año por fracción de la planta. Todos los datos fueron  $\log(n+1)_{10}$  de forma previa a los análisis.

### Patrones de distribución de las especies a nivel de mancha (mesoescala)

Examinamos las diferencias en la estructura de la comunidad de “Taléstridos” entre plantas recogidas del mismo cuadrado de muestreo (de ahora en adelante nos referiremos a ellos con el término “mancha” indistintamente) y las pertenecientes a distintas manchas en los dos años de estudio, mediante técnicas multivariantes no paramétricas utilizando el programa Primer 5.0. Las comparaciones dentro de y entre manchas fueron realizadas de forma separada para los frondes y los rizomas, considerando cada planta como una muestra independiente.

La afinidad faunística (basada en las especies de “Taléstridos”) de las plantas de una misma mancha y de manchas diferentes, fue estimada utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis sobre datos de abundancia transformados por medio de la raíz cuadrada para los frondes y la raíz doble cuadrática para los rizomas. Las matrices de distancias pareadas se procesaron mediante un análisis de ordenación multidimensional no métrica (nMDS).

Los tests de significación de las diferencias predichas de antemano en la distribución de las abundancias de las distintas especies en los frondes y los rizomas de una misma mancha y los de manchas diferentes, fueron realizados mediante el análisis de permutación ANOSIM (análisis de similitudes) (Clarke, 1993).

Por otro lado, para evaluar la relación entre el número de plantas existente en una mancha y el número de especies de “Taléstridos” encontrada por planta de esa mancha, realizamos correlaciones por rangos de Spearman entre el número de plantas contenido en una mancha y el número de especies por planta en los frondes y los rizomas de esas plantas (n=33 para frondes y rizomas) y entre el número de plantas por mancha y el número de especies en común entre los frondes y los rizomas de esa mancha.

### Patrones de distribución de especies dentro de la planta (nivel de microhábitat).

Con el fin de evaluar si la distribución y la similitud de las especies de “Taléstridos” encontradas en los distintos sub-hábitat ofrecidos por la planta (frondes y rizomas) podría responder a algún tipo de factor determinante de las mismas, o si éstas podrían ser explicadas exclusivamente por azar, utilizamos una aproximación basada en modelos nulos. Utilizamos el programa EcoSim (Gotelli y Entsminger, 2001) para generar simulaciones de Monte Carlo y para evaluar las diferencias entre las distribuciones observadas y esperadas.

Empleamos dos modelos con diferentes asunciones, el modelo de co-ocurrencia y el modelo de solapamiento de nicho (Gotelli y Entsminger, 2001). Para estos análisis, utilizamos el conjunto de plantas recolectadas en los dos años de estudio, considerando el conjunto de especies de “Taléstridos”, salvo en las ocasiones en que se especifique lo contrario.

El modelo de co-ocurrencia permite determinar o encontrar patrones de co-ocurrencia de especies no debidos al azar en una matriz de presencias-ausencias. Siguiendo a Gotelli (2000), para el análisis de co-ocurrencia, utilizamos el índice “C-score” de Stone y Roberts (1990), ya que tiene baja probabilidad de cometer el error estadístico de tipo I (rechazar la hipótesis nula cuando es cierta) y detecta patrones de distribución al azar incluso en series de datos con ruido. Este índice fija los totales de filas y las columnas y mide el número medio de unidades de tablero de ajedrez (“checkerboard units”, CU) entre todos los pares posibles de especies. Una unidad “checkerboard” es cualquier submatriz de la forma:

10  
01  
ó  
01  
10

Cada CU para un par de especies dado responde a la fórmula  $CU = (r_i - S)(r_j - S)$ , donde S es el número de sitios compartidos (que contienen a las dos especies) y  $r_i$  y  $r_j$  los totales de las filas de las especies I y J, entre todos los pares posibles de especies, para especies que ocurren al menos una vez en la matriz. En las comunidades que no se distribuyen al azar o cuya distribución esta determinada por fenómenos de competencia, el C-score debería ser significativamente mayor que el esperado (Gotelli y Entsminger, 2001). Para este análisis, utilizamos dos algoritmos diferentes, contrastando luego los resultados.

Ambos algoritmos tienen baja probabilidad de cometer el error de tipo I y son conceptualmente apropiados para nuestros objetivos, ya que corresponden a un modelo de colonización en el que las especies colonizan un archipiélago al azar respecto de las otras, pero no respecto de los sitios. Esto permite detectar los patrones causados por la interacción de las especies (Gotelli, 2000). El más conservador (Connor y Simberloff, 1979) fija los

totales de las filas y las columnas de la matriz, y es apropiado para datos en los que se dan efectos del tipo especie-área fuertes, midiendo un patrón de co-ocurrencia que sería consistente con fenómenos de exclusión por competencia entre especies (Gotelli, 2000). Con el otro algoritmo (Sale, 1974; Inger y Colwell, 1977; Winemiller y Pianka, 1990), sólo se fijan los totales de ocurrencia de las especies, y todos los sitios son considerados equiprobables. Este algoritmo se suele recomendar para “listas de muestras” como las nuestras (Gotelli, 2000), ya que al establecer los totales de las filas como equiprobables se eliminan las diferencias observadas en la riqueza específica de los diferentes sitios (fronde frente a rizoma) de las agrupaciones realizadas por el modelo nulo, lo que permite hacer asunciones menos conservadoras de la distribución de las especies en estos dos microhábitat.

Las simulaciones para evaluar el solapamiento de nicho entre especies fueron realizadas utilizando el índice de Pianka (1973) (Gotelli y Entsminger, 2001). Para las especies 1 y 2, con utilizaciones del recurso  $p_{1i}$  y  $p_{2i}$ , el índice de solapamiento entre la especie 1 y la 2 ( $O_{12}$ ) se calcula como:

$$O_{12} = O_{21} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{2i} p_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (p_{2i}^2)(p_{1i}^2)}}$$

Mantuvimos la amplitud de nicho de las especies haciendo aleatorios los valores de utilización de los recursos dentro de cada fila de la matriz. De este modo, los recursos se utilizan al azar en las comunidades figuradas, pero se mantiene el grado de especialización de las diferentes especies (Gotelli y Entsminger, 2001). Además, variamos la posición de los ceros (ausencias), para permitir que incluso si una especie no aparecía en alguna de las fracciones, las matrices simuladas la permitiesen estar ahí. Los recursos (fronde frente a rizoma) fueron considerados equiprobables, es decir, igualmente abundantes (o utilizables) por las especies. El análisis se realizó dos veces, una considerando el conjunto total de especies, y otra considerando sólo las cinco predominantes.

Patrones de distribución de *Parathalestris clausi*.

Examinamos las diferencias en la distribución de los distintos estados vitales de *P. clausi* entre los dos años de estudio (1997 vs 1999) y dentro de un mismo año, entre las dos fracciones del alga (fronde vs rizoma), por medio de técnicas univariantes. Con el fin de examinar las diferencias en la abundancia de *P. clausi* como consecuencia del declive de *L. ochroleuca*, primero analizamos las diferencias por mancha (número de individuos por cuadrado de muestra) tanto de los valores totales de *P. clausi*, como las de las diferentes fases vitales (machos, hembras, hembras ovígeras y copepoditos), entre los dos años de estudio (n=4, en 1997 y n=6, en 1999). Después, examinamos, también entre años, las diferencias en la abundancia (número de individuos) del total de *P. clausi* y de las diferentes fases vitales en los frondes (n=13, en 1997 y n=5, en 1999) y en los rizomas (n=16, en 1997 y n=4, en 1999).

Analizamos las diferencias en la distribución entre fracciones dentro de un mismo año, tanto para el total de *P. clausi* (número de individuos por fronde o rizoma), como para las abundancias de las diferentes fases vitales (número de machos por fronde o rizoma, número de hembras por fronde o rizoma, etc). Dado que algunas plantas no contaban con ningún espécimen de *P. clausi* en los frondes o los rizomas, no realizamos comparaciones pareadas entre ambas fracciones, sino que fronde (n=13, en 1997 y n=5, en 1999) y rizoma (n=16, en 1997 y n=4, en 1999), fueron tratados como muestras independientes y comparadas como tales.

En todos los casos, las muestras fueron transformadas mediante el  $\log(n+1)_{10}$ , se comprobaron las asunciones para el uso de técnicas paramétricas y se utilizaron los análisis de la T de Student o la U de Mann-Whitney de acuerdo con los resultados.

Además, evaluamos la relación entre el peso seco de las dos fracciones (fronde, rizoma) del alga y la abundancia (número de individuos) del total de *P. clausi* y de las diferentes fases vitales por medio de análisis de regresión, utilizando el conjunto de las muestras de los dos años y el modelo de correlación que mejor se ajustase a la distribución de los datos.

### 5.3. RESULTADOS

#### Composición taxonómica y patrones de abundancia.

Los copépodos harpacticoides asociados a *L. ochroleuca* en la isla de Mouro pertenecen a 18 familias (Tabla 1). También aparecieron miembros de los órdenes Cyclopoida, Siphonostomatoida y Poecilostomatoida, pero no han sido incluidos en los análisis. Dentro de las familias Thalestridae y Ambunguipedidae, se identificó un total de 21 especies. Todas aparecieron en los rizomas de las plantas, mientras que sólo 7 lo hicieron en los frondes de *L. ochroleuca* (Tabla 2).

**Tabla 1.** Familias de copépodos harpacticoides recolectadas sobre *Laminaria ochroleuca* en la isla de Mouro. Los valores representan las abundancias totales (n, número de individuos; d, número de individuos por gramo de peso seco de alga). Los copepoditos y las larvas nauplio se contabilizaron de forma global para todas las familias. El resto de valores representa a los individuos adultos.

Familia	1997				1999				totales	
	fronde		rizoma		fronde		rizoma		fronde	rizoma
	n	d	n	d	n	d	n	d	n	n
Ambunguipedidae			3	0.48			44	11.28		47
Ameiridae	5	0.276	1410	401.47			692	244.08	5	2102
Ancorabolidae			42	8.917			27	12.18		69
Canthocamptidae			44	11.13	1	0.75	17	5.91	1	61
Diosaccidae	43	5	1753	501.53	3	1.58	902	314.97	46	2655
Ectinosomatidae	26	2.9	1150	360.61	6	3.49	383	159.61	32	1533
Harpacticidae	116	13.47	276	94.66	14	4.87	91	31.36	130	367
Laophontidae	12	1.55	715	228.65	1	0.185	395	154.83	13	1110
Longipediidae							9	2.66		9
Normanellidae			47	15.92						47
Orthopsyllidae			24	14.76			25	9.31		49
Paramesochridae			3	0.58			7	2		10
Peltidiidae			11	1.547			14	5.19		25
Porcellidiidae	4	0.38	7	2.68			17	6.93	4	24
Tegastidae	3	0.44	56	13.37			50	13.057	3	106
Thalestridae	187	20.42	437	102.38	34	8.55	366	123.18	221	803
Tisbidae	112	12.03	125	49.407	49	20.22	757	265.57	161	882
Copepoditos	18	4.11	685	254.05	44	17.51	1223	425.8	62	1908
Larvas nauplio			179	103.07			60	16.395		239

La abundancia media de copépodos en los dos años de estudio fue de  $385.23 \pm 364.45$  individuos por planta, contando tanto a los adultos como a los copepoditos. En 1997, la abundancia media por planta fue de  $364.190 \pm 352.91$  copépodos, mientras que

en 1999, fue de  $453 \pm 391.96$ . Considerando cada fracción de la planta de forma independiente, la abundancia media de copépodos en los frondes fue de  $22 \pm 19.88$  individuos, siendo el número medio de copépodos en 1997,  $26.35 \pm 22.63$  y  $14.09 \pm 10.33$  en 1999. Por lo que respecta a los rizomas, la media global de los dos años fue de  $380.53 \pm 352.1$  individuos, siendo  $334.18 \pm 332.11$  la media en 1997, y  $394.12 \pm 391.73$  en 1999.

La familia más abundante en los frondes fue Thalestridae, seguida de Harpacticidae y Tisbidae. En los rizomas, Diosaccidae fue la más abundante, seguida de Ameiridae y Ectinosomatidae. Las familias Ambunguipedidae, Ancorabolidae, Longipedidae, Normanellidae, Orthopsyllidae, Paramesochridae y Peltidiidae, fueron exclusivas de los rizomas (Tabla 1).

**Tabla 2.** Especies de Thalestridae y Ambunguipedidae identificadas en las muestras de *L. ochroleuca* de la Isla de Mouro. Se indican los valores de abundancia total (n, número de individuos; d, número de individuos por gramo de peso seco de alga).

Especie	1997				1999				totales	
	fronde		rizoma		fronde		rizoma		fronde	rizoma
	n	d	n	d	n	d	n	d	n	n
<i>Ambunguipes rufocinta</i>			3	0,43			44	11.11		47
<i>Amenophia</i> sp.							1	0.45		1
<i>Dactylopodella</i> sp. 1			4	1.34			19	4.78		23
<i>Dactylopusia tisboides</i>	1	0.08	30	9.41	2	1.23	31	10.34	3	61
<i>Dactylopusia vulgaris</i>	1	0.13	46	10.79			16	5.539	1	62
<i>Diarthrodes nobilis</i>					1	0.58	5	2.23	1	5
<i>Diarthrodes</i> sp. 1			2	0.43						2
<i>Diarthrodes</i> sp. 2			3	1.809			5	1.856		8
<i>Diarthrodes</i> sp. 3							1	0.27		1
<i>Diarthrodes</i> sp. 4			1	0.08			6	1.75		7
<i>Diarthrodes</i> sp. 5							2	0.54		2
<i>Diarthrodes</i> sp. 6							1	0.18		1
<i>Idomene simulans</i>			3	0.42			3	1.57		6
<i>Idomene</i> sp. 1			3	0.11						3
<i>Idomene</i> sp. 2			1	0.08						1
<i>Idomene</i> sp. 3			2	1.23						2
<i>Paradactylopodia brevicornis</i>	1	0.08	26	11.40			11	3.36	1	37
<i>Paradactylopodia</i> sp. n. 1			20	3.42			85	33.94		105
<i>Paradactylopodia</i> sp. n. 2			6	0.53	1	2.69	8	3.28	1	14
<i>Parathalestris clausi</i>	155	17.87	228	45.26	24	8.0	68	20.13	179	296
<i>Phyllothalestris</i> sp.							10	3.06		10

Los longipédidos, que no fueron registrados en 1997, aparecieron en los rizomas en 1999, mientras que los Normanellidae no fueron registrados en ninguna muestra en 1999 (Table 1).

La abundancia de las especies de “Taléstridos” en los frondes y los rizomas, aparece resumida en la Tabla 2. *Dactylopusia tisboides*, *D. vulgaris*, *Diarthrodes nobilis*, *Paradactylopodia brevicornis*, *Paradactylopodia* sp. n. 2 y *Parathalestris clausi*, fueron las únicas especies que aparecieron tanto en los frondes como los rizomas. Las demás, lo hicieron sólo en los rizomas y ninguna especie apareció de forma exclusiva en los frondes.

En los dos años de estudio, *P. clausi* fue la especie más abundante en las dos fracciones del alga, representando el 95% (en 1997) y el 85% (en 1999) de la abundancia en los frondes y el 60% (1997) y el 20% (1999) en los rizomas, respectivamente. Las siguientes especies más numerosas fueron *D. tisboides* en los frondes y *Paradactylopodia* sp. n. 1, en los rizomas.

El análisis de componentes principales realizado con las 7 familias predominantes extrajo en principio una única componente de variación principal, con valores propios superiores a 1. Cuando se forzó la extracción de una segunda componente, apareció una tendencia contraria a la general, que si bien era muy sutil, revela diferencias en los

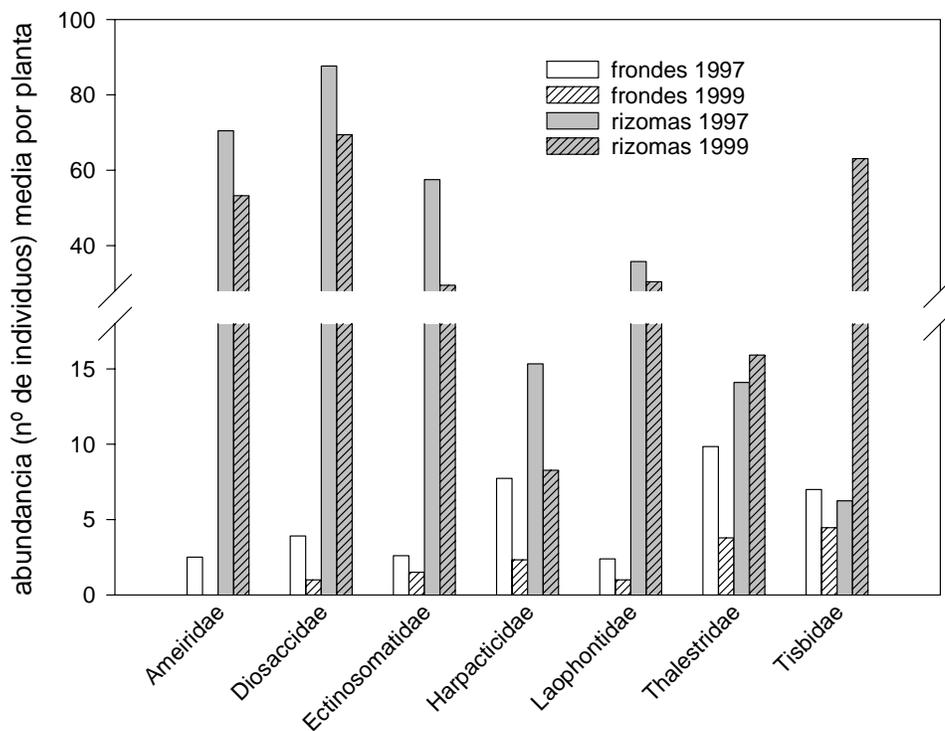
**Tabla 3.** Coeficientes de correlación entre las 7 familias predominantes de copéodos y las dos componentes principales extraídas por el ACP.

Familia	valores de carga	
	CP1	CP2
Ameiridae	0.93311	-0.29591
Diosaccidae	0.96588	-0.19944
Ectinosomatidae	0.94434	-0.26319
Harpacticidae	0.74053	0.38923
Laophontidae	0.93541	-0.26056
Thalestridae	0.82301	0.36636
Tisbidae	0.57422	0.64657
Valor propio	5.1259	0.96829
% variación explicado	73.22 %	13.83 %

patrones de determinadas familias, por lo que ha sido incluida y ambas componentes fueron utilizadas como un índice de la variación de las abundancias de copéodos (Tabla 3).

Los valores de carga sobre la componente 1 muestran que existe un patrón general, según el cual la abundancia de las distintas familias sigue variaciones paralelas. Sin embargo, y de forma independiente, las abundancias de las familias Harpacticidae, Thalestridae, y sobre todo Tisbidae, siguen patrones de variación opuestos a las demás familias (Tabla 3).

El análisis de la varianza realizado con los índices de correlación de la componente 1, reveló que la tendencia general, compartida por todas las familias, es que no se dieron diferencias en la distribución de las abundancias entre los dos años de estudio ( $F= 0.69$ ;  $p>0.05$ ), pero sí entre las dos fracciones de la planta ( $F= 121.35$ ;  $p<0.00001$ ), estando la mayoría de las familias distribuidas en los rizomas de las plantas (Figura 2). Esta distribución preferencial no se vio alterada en los dos años de estudio, con el declive de la planta, y no se dio una interacción significativa entre los años de estudio y la fracción de la planta ocupada por el conjunto de los copépodos ( $F=1.60$ ;  $p>0.05$ ).



**Figura 2.** Variación en las abundancias de las 7 familias de copépodos harpacticoides predominantes entre las dos fracciones de la planta en los dos años de estudio. Se representan los valores medios del número de individuos de cada familia por planta ( $n=21$ , en 1997,  $n=14$ , en 1999).

Por otro lado, el ANOVA realizado con los valores de carga de la componente 2, muestra diferencias significativas de nuevo entre las dos fracciones de la planta ( $F=16.5$ ;  $p<0.0001$ ) y no entre los dos años de estudio ( $F=0.24$ ;  $p>0.05$ ), pero también una interacción significativa entre ambos factores ( $F=6.47$ ;  $p<0.05$ ), de modo que si en 1997 los copépodos se concentraban en los frondes, en 1999, con el declive de la comunidad de *L.*

*ochroleuca*, que afectó sobre todo a esta fracción, se detectaron mayores abundancias en los rizomas (Figura 2).

Las familias que se identificaron con este patrón fueron Harpacticidae, Thalestridae y Tisbidae. Las dos primeras son familias típicamente fitales, mientras que Tisbidae, si bien cuenta con géneros que aparecen frecuentemente asociados a algas, también da cabida a otros considerados oportunistas típicos.

El análisis de componentes principales realizado con las 5 especies predominantes extrajo dos componentes de variación, sobre la que saturaron de forma diferente las distintas especies (Tabla 4). *P. clausi* y *D. vulgaris*, presentaron una saturación significativa sobre la componente 2, mientras que *Paradactylopodia* sp. n. 1, *D. tisboides* y *A. rufocinta* lo hicieron sobre la componente 1 (Figura 3).

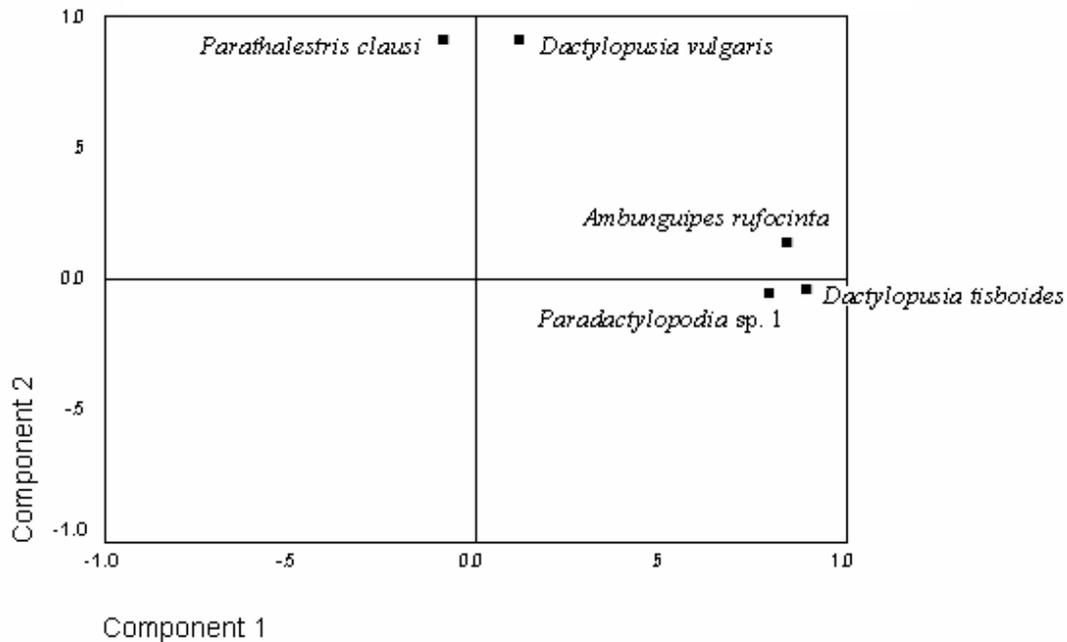
**Tabla 4.** Coeficientes de correlación entre las 5 especies de Taléstridos predominantes y los valores de carga de las dos componentes principales extraídas por el ACP.

Especie	valores de carga	
	CP1	CP2
<i>A. rufocinta</i>	.828	0.016
<i>D. tisboides</i>	.881	-.120
<i>D. vulgaris</i>	.205	.899
<i>Paradactylopodia</i> sp. n. 1	.772	-.116
<i>P. clausi</i>	-0.0037	.915
Valor propio	2.098	1.673
% Variación explicado	41.96 %	33.46 %

En este caso, el resultado del ANOVA también dio resultados diferentes para cada una de las componentes. Para la primera componente, se dieron diferencias significativas entre las dos fracciones del alga ( $F= 14.22$ ;  $p=0.001$ ), mientras que no se dieron diferencias entre los dos años de estudio ( $F= 2.39$ ;  $p>0.05$ ) o interacción entre los dos variables ( $F=1.929$ ;  $p= 0.175$ ). Las tres especies que saturaron sobre esta componente estuvieron prácticamente restringidas a los rizomas de la planta, y sus abundancias o se mantuvieron estables con el declive de la planta o se incrementaron en 1999, aunque no de forma significativa (Tabla 2; Figura 4).

Por otro lado, la abundancia del grupo formado por *P. clausi* y *D. vulgaris*, no varió significativamente ni entre las dos fracciones del alga ( $F=1.26$ ;  $p>0.05$ ) ni entre los dos años de estudio ( $F=1.88$ ;  $p>0.005$ ). Tampoco la interacción entre estas dos variables fue significativa ( $F=0.327$ ;  $p>0.05$ ). A pesar de ello, ambas especies parecieron experimentar un descenso en sus abundancias en 1999, tanto en los frondes como los rizomas, siendo

más abundantes en los rizomas en los dos años de estudio (Figura 4). *D. vulgaris* presentó abundancias muy bajas en los frondes, en los que no apareció en 1999. *P. clausi* fue la única especie abundante en los frondes.

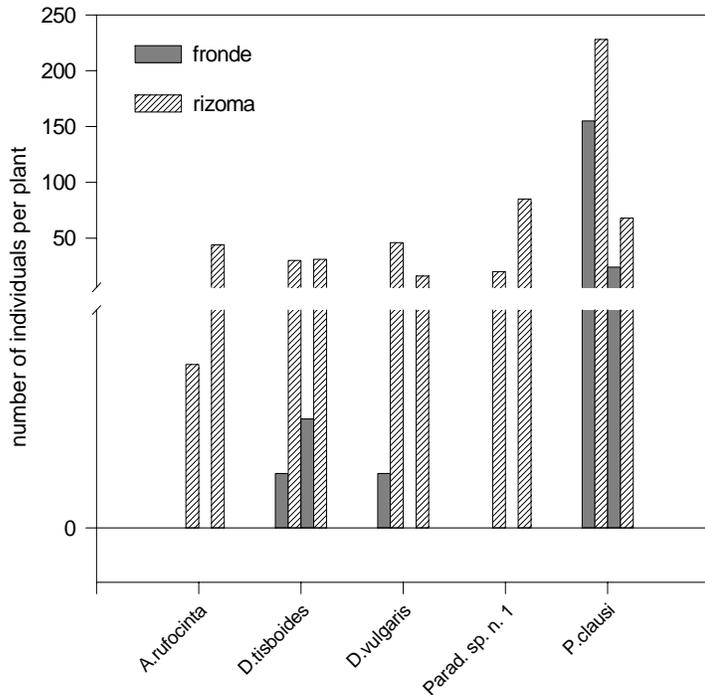


**Figura 3.** Ordenación bidimensional del análisis de componentes principales (ACP) de la abundancia en los frondes y los rizomas de las cinco especies predominantes en los dos años de estudio (1997, 1999). La componente 1 (eje x) y la componente 2 (eje y), contribuyen conjuntamente a explicar un 76% de la variabilidad total de las muestras.

Patrones de distribución a nivel de mancha (mesohábitat).

La estructura de la comunidad de “Taléstridos” mostró las mismas afinidades entre rizomas pertenecientes a una misma mancha de *L. ochroleuca*, que entre los de diferentes manchas tanto en 1997 como en 1999, cuando la mayoría de las plantas mostró similitudes más altas con plantas de distintas manchas que con las de la suya propia (Figura 5). En ambos casos los resultados del ANOSIM fueron no significativos ( $p > 0.05$ ).

Lo mismo ocurrió en los frondes, tanto en 1997 como en 1999 y los resultados del ANOSIM revelaron diferencias no significativas ( $p > 0.05$ ) entre la estructura de la comunidad de plantas pertenecientes a la misma o a diferentes manchas (Figura 5). Algunos frondes no presentaron Taléstridos, por lo que fueron eliminados del análisis, si bien



**Figura 4.** Abundancia de las cinco especies de “Talestridos” predominantes en los dos años de estudio. Se representan los valores medios de 21 (1997) y 14 (1999) réplicas (plantas).

podrían haber añadido mayor variación a la situación global. Las figuras 7 y 8 muestran las variaciones en la composición de las especies de “Talestridos” entre plantas de una misma mancha en 1997 y 1999, respectivamente.

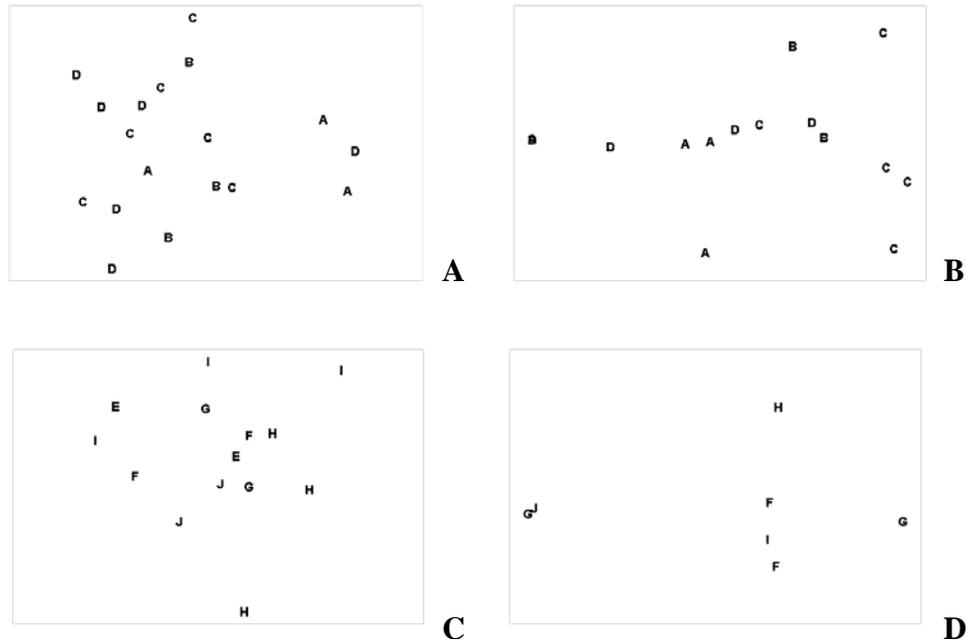
El número de especies de “Talestridos” en los frondes no se correlacionó con el número de plantas presente en

una mancha ( $r^2 = 0.051$ ;  $p > 0.05$ ), mientras que el número de especies presente en los rizomas sólo se correlacionó muy débilmente con esta variable ( $r^2 = 0.26$ ;  $p < 0.005$ ), por lo que este resultado ha de ser interpretado con cautela. El número de especies en común entre plantas de una misma mancha también presentó valores de correlación demasiado bajos con el número de plantas, tanto en los frondes ( $r^2 = 0.073$ ;  $p < 0.05$ ) como en los rizomas ( $r^2 = 0.13$ ;  $p < 0.01$ ), por lo que no aportan evidencia de que exista ninguna relación entre estas variables.

Patrones de distribución dentro de la planta (nivel de microhábitat).

Los resultados de comparar la distribución real de especies dentro de las plantas, y la generada por las simulaciones de Monte Carlo, utilizando el algoritmo que fijaba los sitios indicó que esta distribución de especies dentro de la planta no era distinguible de las generadas por el modelo nulo. El índice C-score observado no fue significativamente mayor que los simulados ( $p > 0.05$ ), lo que sugiere que la co-ocurrencia de las especies en las distintas fracciones de la planta era diferente de la que cabría esperar en una comunidad

estructurada por fenómenos de competencia o por factores de otra naturaleza que pudieran incidir en su distribución (Tabla 5).

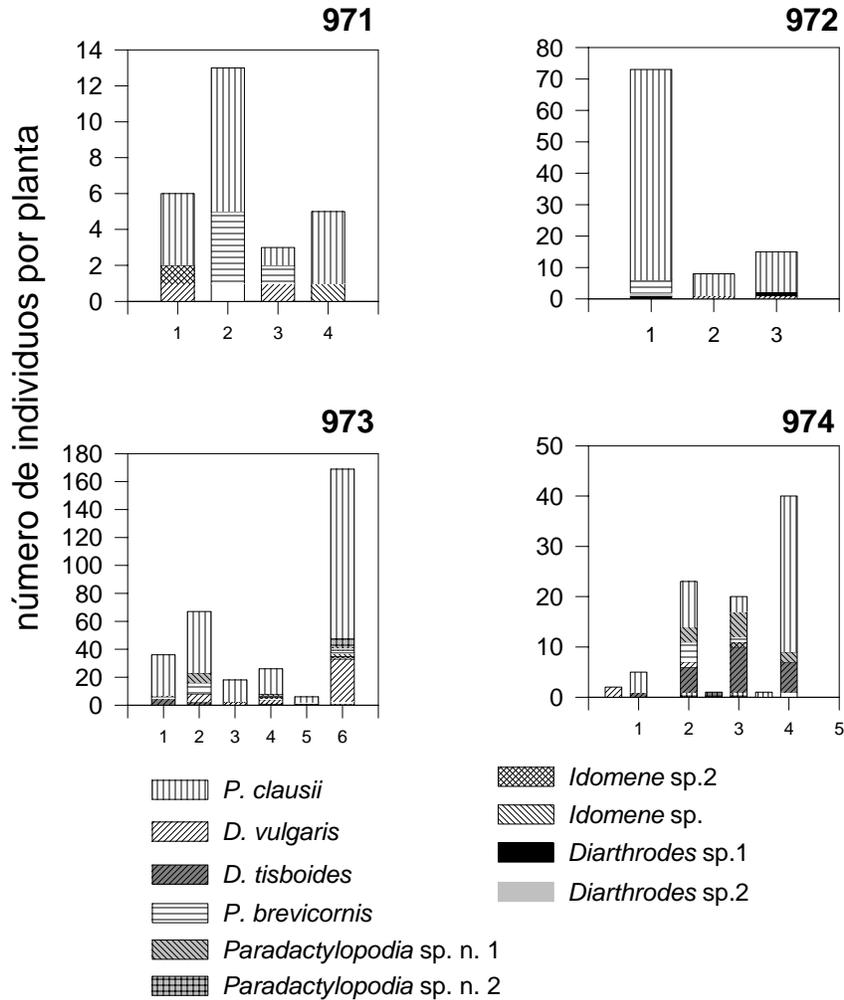


**Figura 5.** Ordenación de escalamiento multidimensional en dos dimensiones de las muestras de los frondes y los rizomas en los dos años de estudio utilizando datos de abundancia de las especies transformados por medio de la raíz cuadrática. **A,B.** Muestras de 1997, rizomas (estrés:0.14) y frondes (estrés: 0.05), respectivamente. **C,D.** Muestras de 1999, rizomas (estrés: 0.14) y frondes (estrés:0), respectivamente. Las letras indican plantas (muestras) pertenecientes a un mismo mancha.

Por otro lado, cuando los sitios fueron considerados equiprobables, el índice C-score observado fue significativamente más pequeño que los simulados ( $p < 0.0001$ ), sugiriendo de nuevo que la distribución de las distintas especies dentro del macrófito no estaba estructurada por fenómenos de competencia o de otra índole (Tabla 5).

El solapamiento del nicho de las diferentes especies fue significativo tanto cuando se consideró el conjunto global de especies como cuando sólo se utilizaron las 5 más abundantes. La media observada fue significativamente mayor que la de los índices simulados en ambos casos ( $p = 0.001$ , para el conjunto global de especies;  $p < 0.00001$ , para las 5 predominantes) y la varianza fue más alta de lo esperado ( $p = 0.021$ , para el conjunto global;  $p = 0.006$  para las 5 especies predominantes), lo que indica que existía una gran

variedad en la utilización de los recursos, es decir, que algunos pares de especies utilizan recursos parecidos y otras recursos totalmente diferentes (Gotelli y Entsminger, 2001).



**Figura 6.** Composición de las especies de “Talétridos” por planta en 1997. Se representan los valores medios del número de individuos por planta. Cada gráfico representa un cuadrado de muestreo. Cada columna representa una planta dentro del cuadrado.

El solapamiento de nicho de las 5 especies predominantes aparece reflejado en la Tabla 6. Una vez más, parece haber una separación de las especies similar a la identificada por el ACP. Particularmente, cabe destacar el bajo solapamiento entre *P. clausii* y *A. rufocincta* y entre *Paradactylopodia sp. n. 1* y *D. vulgaris*.

**Tabla 5.** Resultados del análisis de co-ocurrencia para simulaciones con sitios fijos y equiprobables.  $P > 0.05$ , para sitios fijos;  $P < 0.0000$ , para sitios equiprobables.

Simulación	Índice C-score observado	Media de los índices simulados	Varianza	Efecto de tamaño estandarizado
Sitios fijos	4.10390	3.961	0.01216	1.295
Sitios equiprobables		8.66254	0.169	-11.08027

Patrones de distribución de *Parathalestris clausi*

Los machos fueron el estado vital predominante tanto en los frondes como en los rizomas en los dos años de estudio, constituyendo el 45% y el 47% de la población en 1997 y 1999 respectivamente. A continuación estuvieron las hembras, con el 36% y el 41%, y por último los copepoditos, con el 19% y el 12%. Las hembras ovígeras aparecieron tanto en los frondes como en los rizomas y supusieron el 69% del total de las hembras en 1997 y el 33% en 1999 (Figura 8).

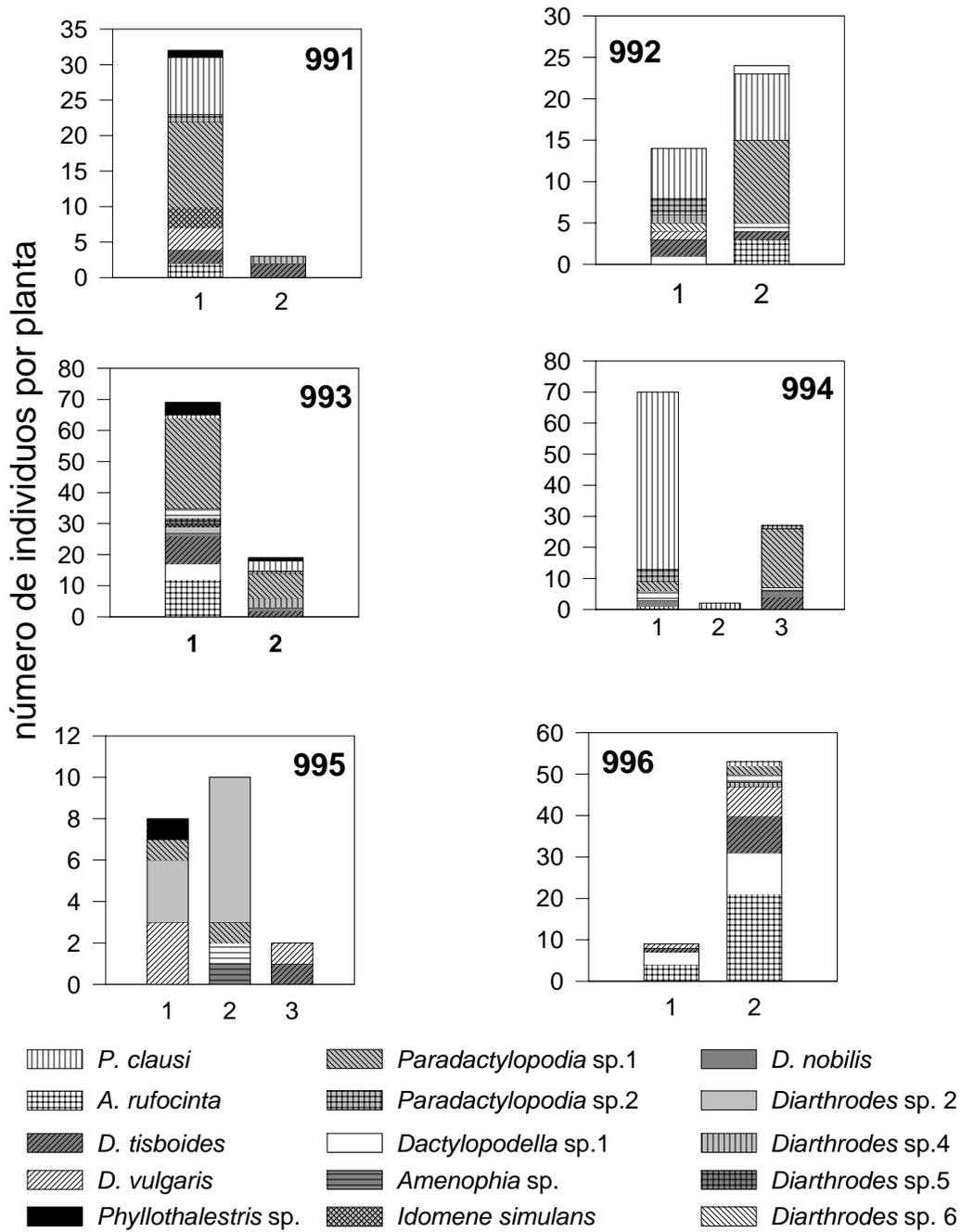
La abundancia de *P. clausi* por cuadrado de muestra disminuyó significativamente en 1999 ( $t = 2.39$ ,  $p < 0.0440$ ). Este declive afectó a las abundancias de los machos ( $t = 1.87$ ,  $p < 0.05$ ), pero no a la de las hembras, las hembras ovígeras o los copepoditos (Figura 8).

**Tabla 6.** Solapamientos de nicho pareados entre las 5 especies dominantes de “Taléstridos”. La cifra indica el índice de solapamiento de nicho de Pianka.

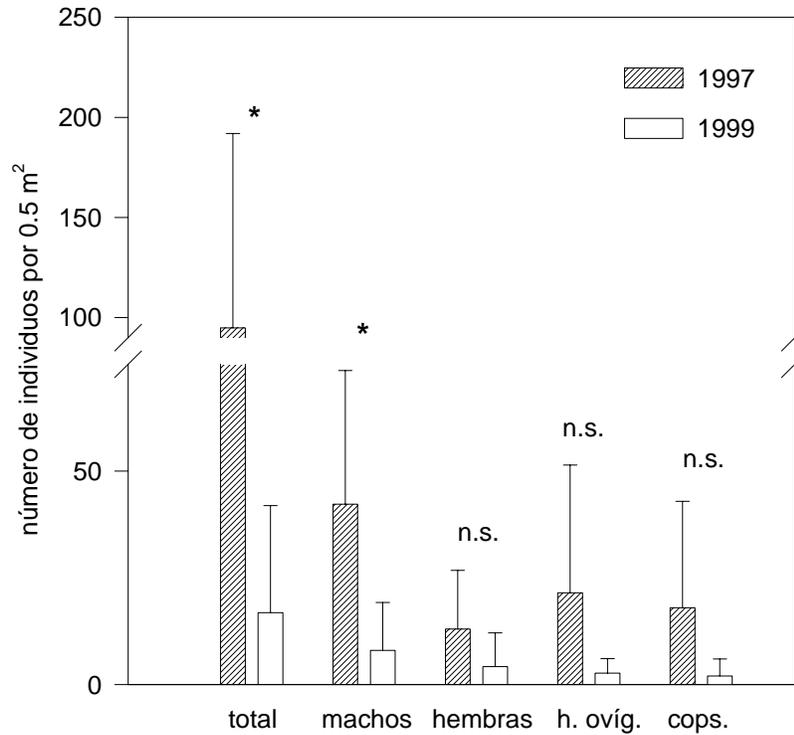
	<i>D. tisboides</i>	<i>D. vulgaris</i>	<i>Paradactylopodia</i> sp. n. 1	<i>P. clausi</i>
<i>A. rufocinta</i>	0.6487	0.23	0.456	0.059
<i>D. tisboides</i>		0.1520	0.62	0.10
<i>D. vulgaris</i>			0.09	0.69
<i>Paradactylopodia</i> sp. n. 1				0.1

Sin embargo, cuando se estimaron las variaciones entre años por planta, la abundancia del número total de individuos o de las distintas fases vitales de esta especie no varió significativamente en los frondes y los rizomas entre 1997 y 1999 ( $p > 0.05$  para todos los casos).

Las diferencias en el número de individuos de *P. clausi* entre las dos fracciones de la planta no fueron estadísticamente significativas en ninguno de los dos años, ni para el total ni para ninguno de los estados vitales de *P. clausi* (Figura 9).



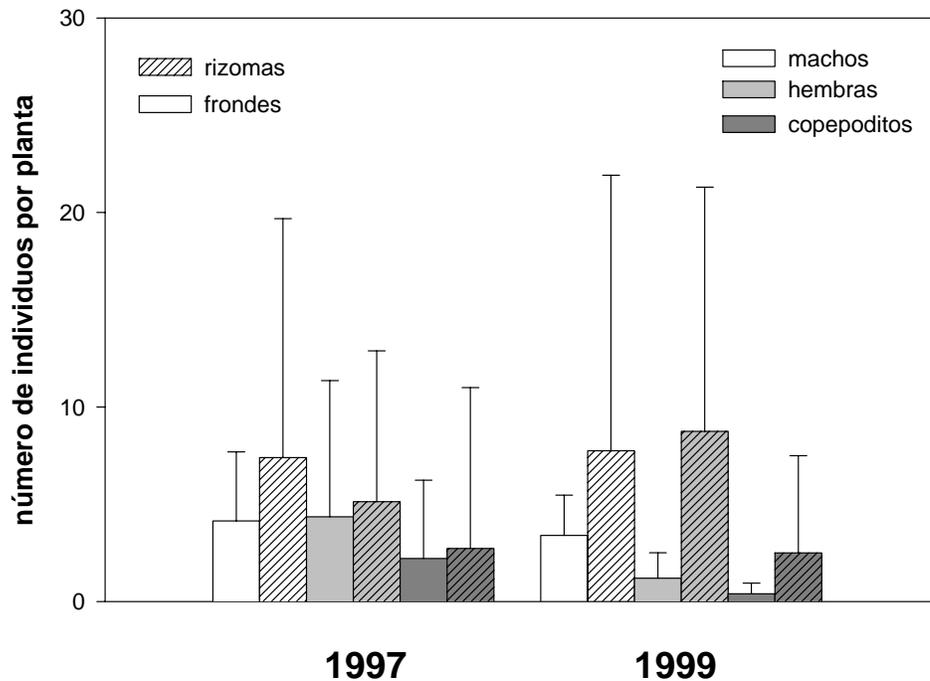
**Figura 7.** Composición de las especies de “Talétridos” por planta en 1999. Se representan los valores medios del número de individuos por planta. Cada gráfico representa un cuadrado de muestra. Cada columna representa una planta dentro del cuadrado.



**Figura 8.** Variaciones en la abundancia de las fases vitales de *P. clausi* por cuadrado de muestra entre los dos años de estudio. Se representan los valores medios de 18 muestras en 1997 y 7 muestras en 1999. Las barras de error indican el error estándar de la media. \* = diferencias significativas con  $p < 0.05$ ; n.s. = diferencias no significativas.

Para cada cuadrado de muestra, la abundancia total de *P. clausi* se correlacionó significativamente (modelo de correlación cúbico) con el peso seco tanto de los frondes ( $r^2 = 0.675$ ,  $p = 0.008$ ) como de los rizomas ( $r^2 = 0.799$ ;  $p = 0.001$ ) (Figura 10). Sin embargo, cuando se realizaron las regresiones con cada uno de las fases vitales, sólo las hembras se correlacionaron significativamente con el peso seco de los frondes ( $r^2 = 0.598$ ;  $p = 0.023$ ). En el resto de los casos, ninguno de los modelos de correlación más comunes mostró una correlación significativa entre las abundancias de las distintas fases vitales y los pesos secos de frondes o rizomas.

Dentro de una misma mancha, las plantas mostraron una distribución muy similar de los distintos estados vitales, especialmente en 1997, cuando el mayor número de plantas, permitió establecer mejores comparaciones (Figuras 11 y 12).



**Figura 9.** Abundancia de las distintas fases vitales de *P. clausi* en los frondes y los rizomas de *L. ochroleuca* en los dos años de estudio. Se representan los valores medios de 18 muestras en 1997 y de 7 muestras en 1999. Las barras de error indican el error estándar de la media. Los test de la T o de la U de Mann-Whitney revelaron que las diferencias entre fracciones no fueron significativas para ninguno de los grupos ni en 1997 ni en 1999 ( $p > 0.05$ ).

## 5.4. DISCUSIÓN

### Patrones de abundancia a nivel de familia y de especie.

La composición de la fauna harpacticoide asociada a *L. ochroleuca* en la Isla de Mouro corresponde con la descrita anteriormente para otras comunidades macrofíticas (Colman, 1940; Hagerman, 1966; Hicks, 1980, 1985; Johnson y Scheibling, 1987b; Jarvis, 1994, 1996), y particularmente para otras especies de laminariales (Colman, 1940; Dahl, 1948; Moore, 1973 b; Pallares y Hall, 1974 a,b; Pallares, 1975). Por lo tanto, proporciona nuevos datos para apoyar la teoría de “paralelismo geográfico” *sensu* Thorson (1957) (los mismos tipos de substrato aparecen habitados por los mismo géneros alrededor del mundo), a los ya aportados por otros autores para las comunidades de harpacticoides fitales (Hicks, 1980; Lewis y Hollingworth, 1982; Hall y Bell, 1993).

Todas las familias fitales “verdaderas” (Hicks, 1977b; Hicks y Coull, 1983) estuvieron representadas en nuestras muestras. Otras de las que aparecieron, que son más características de ambientes sedimentarios, como son Laophontidae, Ameiridae o Canthocamptidae (Hicks, 1977b), también fueron abundantes en otras algas pardas

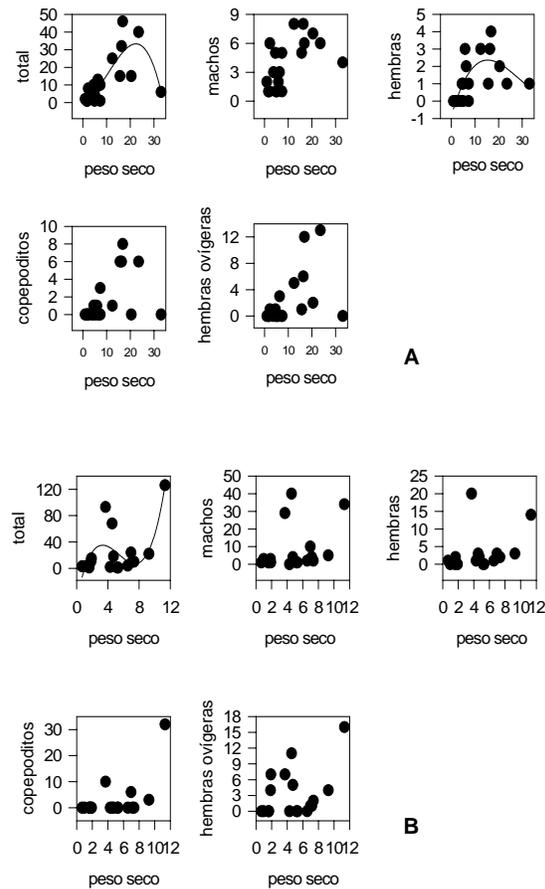
(Colman, 1940; Ohm, 1964; Hagerman, 1966; Pallares y Hall, 1974 a,b; Hicks, 1980; Johnson y Scheibling, 1987b), y los Laophontidae concretamente, son considerados típicos de los rizomas de las algas (Dahl, 1948; Moore, 1973).

Las familias restantes, que aparecieron exclusivamente en los rizomas, son típicas formas epigeas o excavadoras, y también han sido encontradas previamente en los rizomas o entre el sedimento retenido por otras algas (Moore, 1973; Pallares y Hall, 1974 a,b; Hicks, 1977c) o fanerógamas marinas (De Troch et al., 2001b).

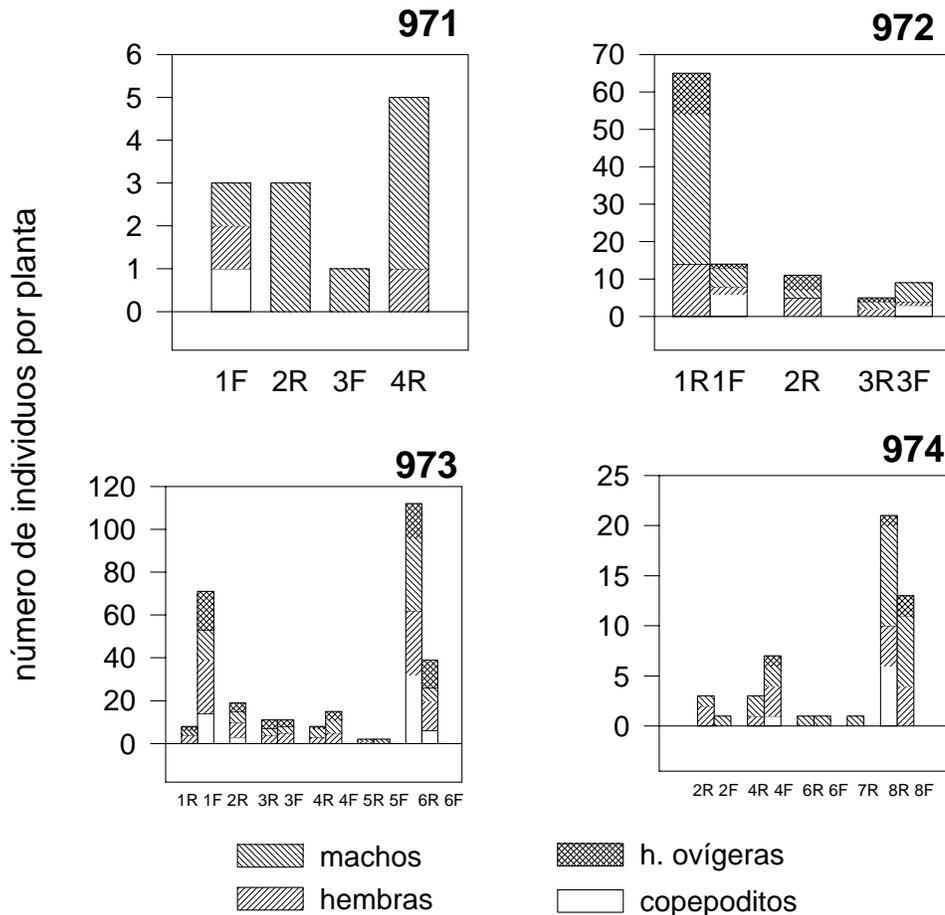
Por lo que respecta a las especies, una riqueza de Taléstridos tan alta como la encontrada en nuestro estudio sólo ha sido descrita previamente para los rizomas de *Laminaria hyperborea* (Moore, 1972), y está muy por encima de la media encontrada en otros ambientes fitales (Apéndice I). Cabe destacar que la mayoría de las

especies se dieron en los rizomas, y sólo algunas en los frondes y en muy bajo número. Las diferencias con otros estudios probablemente se deban a que en ellos no se consideraron los rizomas o la parte inferior de los tallos de las plantas objeto de estudio.

La mayoría de las especies de “Taléstridos” encontradas sobre *L. ochroleuca* son especies eurioicas fitales (Lang, 1948, ver Apéndice I), encontradas sobre otras laminariales (Moore, 1973; Pallares y Hall, 1974 a,b; Hicks, 1980), y típicamente asociadas a algas rojas



**Figura 10.** Relación entre el peso seco de los frondes (A) y los rizomas (B) por cuadrado de muestra y las abundancias (número de individuos) del total y de las distintas fases vitales de *P. clausi*.

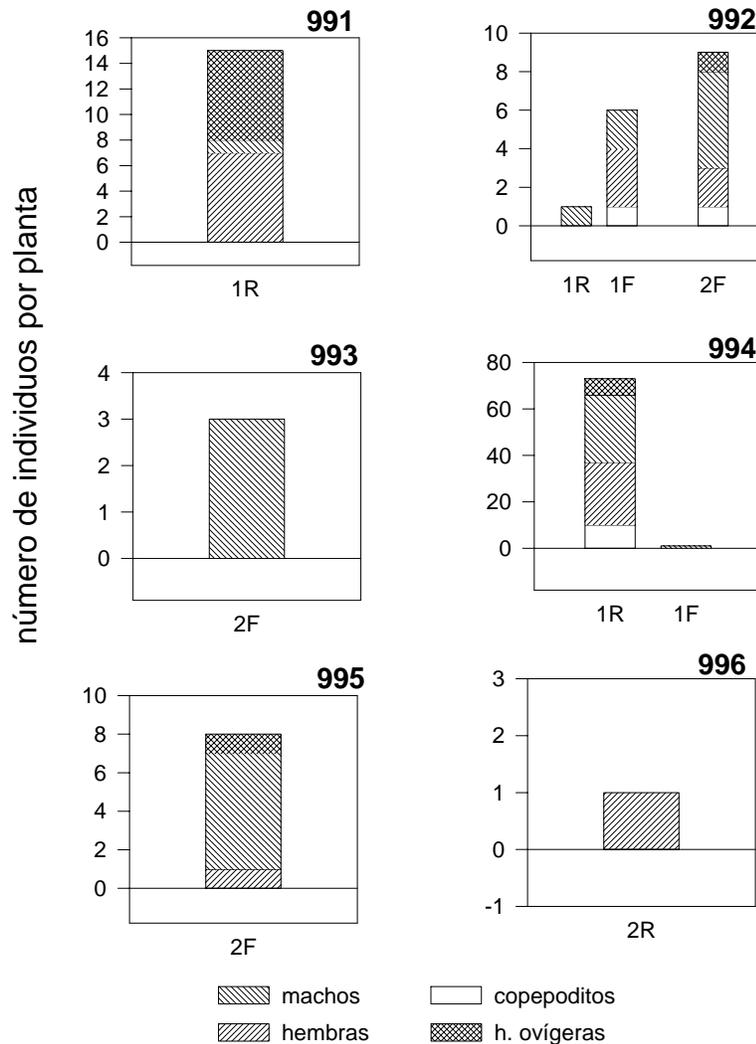


**Figura 11.** Distribución de las fases vitales de *P. clausi* en las muestras de 1997. Cada gráfico representa un cuadrado de muestreo. Cada columna representa una fracción de *L. ochroleuca*, R=rizoma, F= fronde. Las fracciones con números comunes corresponden a la misma planta.

(Lang, 1948; Hicks, 1985). *D. vulgaris*, *P. brevicornis* y *Dactylopodella flava* son especies euritopas (Lang, 1948; Hicks, 1980), pero también se las encuentra a menudo entre algas rojas filamentosas. La mayoría de las especies encontradas en *L. ochroleuca* son cosmopolitas en su distribución (ver Tabla 6), y han sido encontradas en asociación con fanerógamas marinas, o plantas de marisma, así como en la columna de agua que rodeaba a los bosques del alga *Macrocystis pyrifera* (Pallares y Hall, 1974 a,b).

Los resultados del ANOVA de medidas repetidas, tanto para las familias como para las especies son bastante elocuentes respecto a la importancia de la fracción de la planta considerada a la hora de explicar las abundancias y diversidad de los copépodos asociados a

*L. ochroleuca*, y revelan diferencias significativas en la distribución de los copépodos entre los frondes y los rizomas.



**Figura 12.** Distribución de las fases vitales de *P. clausi* en las muestras de 1999. Cada gráfico representa un cuadrado de muestra. Cada columna representa una fracción de *L. ochroleuca*, R= rizoma, F= fronde. Las fracciones con números comunes corresponden a la misma planta.

La concentración de los animales en los rizomas se ha atribuido generalmente a la mayor complejidad de hábitat y a la variedad de nichos que proporciona su intrincada estructura (Colman, 1940; Dahl, 1948; Moore, 1971, 1972a). En el caso de la meiofauna (y concretamente de los copépodos harpacticoides), esta variedad de hábitat se ve incrementada debido a la gran cantidad de sedimento que queda retenido entre sus ramificaciones, que propicia la colonización de estas estructuras por parte de familias típicas de los ambientes intersticiales.

Además, los rizomas o fracciones inferiores de las plantas suelen servir de refugio en periodos de bajamar (Gunnill, 1989) y durante la mayor parte del día, mientras que las fracciones superiores de las plantas o la columna de agua, son ocupados sobre todo en las horas previas a la puesta de sol o durante la noche (Walters y Bell, 1986; Bell et al., 1987; Walters, 1988; Service y Bell, 1991). Este comportamiento ha sido notificado también para otros miembros de la meiofauna (Norton, 1982) y la macrofauna (Sánchez-Jerez et al., 1999; Viejo, 1999) y puede contribuir a explicar en parte la distribución de los copépodos en nuestras muestras, que fueron tomadas siempre antes del mediodía.

Por lo que respecta a las distintas tendencias detectadas en los dos años de estudio, en lo que a abundancia y composición de las distintas familias se refiere, éstas podrían responder a fenómenos naturales de colonización, y migración (con la consiguiente extinción de determinados taxones y su eventual reemplazo por otros), típicos de los harpacticoides fitales, cuyas comunidades se caracterizan por un elevado dinamismo temporal y espacial (Hicks, 1979; Coull et al., 1983).

Sin embargo, parece existir cierta relación entre el declive de la comunidad de *L. ochroleuca* y las diferencias observadas entre los dos años, sobre todo en el caso de determinadas familias. En concreto las familias dominantes, Harpacticidae y Thalestridae y algunos Tisbidae, son típicamente fitales, y una reducción en los frondes de las plantas podría haber ocasionado su “traslado” a los rizomas. Por otro lado, el incremento en la abundancia de los Tisbidae en los rizomas (fundamentalmente *Tisbe* sp., obs. pers.), podría achacarse al hecho de que son conocidos oportunistas (Marcotte y Coull, 1974; Fava y Volkmann, 1975; Hicks, 1980; Villano y Warwick, 1995) y de hábitos típicamente carroñeros (Lang, 1948). El hecho de que estas “explosiones de Tisbidae” se localizasen en pies concretos de *L. ochroleuca* y no fuesen un fenómeno extendido por toda la comunidad macrofítica, puede indicar que estuviesen siendo atraídos por características particulares de esas plantas (como por ejemplo, superficies en descomposición, animales muertos,...).

Por otro lado, la aparición de la familia Longipedidae este año también podría tener relación con el declive del alga y las condiciones generadas en torno a determinados rizomas como resultado de la descomposición del tejido algal, ya que esta familia es frecuente en sedimentos azoicos o de elevada actividad bacteriana (Ólafsson et al., 1990).

Parece por tanto que, al menos para los rizomas, no sería tanto el declive de la comunidad de *L. ochroleuca* sino las condiciones generadas como consecuencia del mismo alrededor de las plantas o en el sedimento retenido por ellas las que produjesen cambios en la composición y las abundancias de los copépodos asociados a este alga.

El ANOVA de medidas repetidas también muestra resultados diferentes para los dos grupos de especies identificados por el ACP, es decir, ente aquellas especies que experimentaron una disminución de sus abundancias en 1999 (*P. clausi* y *D. vulgaris*), y aquellas que se concentraron sobre todo en los rizomas y cuya abundancia se incrementó con el declive de la comunidad de *L. ochroleuca* (*D. tisboides*, *A. rufocinta*, y sobre todo, *Paradactylopodia* sp. n. 1) (Figura 4).

Sólo *P. clausi* tuvo una presencia notable en los frondes en los dos años de estudio. Se ha visto que esta especie utiliza el mucílago secretado por *Fucus*, y por medio de las antenas y otras piezas bucales, lo acumula junto con sus bacterias, diatomeas, algas verde-azules y células fúngicas, en una especie de bolo, que luego ingiere progresivamente (Hicks, 1980). Las especies laminariales son por lo general muy mucosas, por lo que *P. clausi* podría estar haciendo un uso similar de la planta, lo que explicaría su éxito, y por tanto predominancia, sobre todo en los frondes de *L. ochroleuca*. La tendencia decreciente en su abundancia en 1999 podría estar directamente ligada a la reducción en la superficie disponible del alga.

Por otro lado, las otras cuatro especies son típicamente euritopas, y probablemente tengan una relación menos estrecha con *L. ochroleuca* que *P. clausi*. La tendencia creciente en la abundancia de *D. tisboides*, *A. rufocinta* y *Paradactylopodia* sp. n. 1, podría estar relacionada también con los cambios producidos en las características del sedimento de los rizomas o un aumento en la carga bacteriana asociados al declive del alga, o responder a otro tipo de factores independientes del mismo.

#### Patrones de distribución a nivel de mancha (mesohábitat)

El hecho de que la comunidad de copépodos aparezca dominada por una o varias especies de harpacticoides como ocurre en nuestro estudio con los “Taléstridos”, parece ser un fenómeno común, que también ha sido descrito en comunidades habitantes del sedimento (Coull y Fleeger, 1977; Fleeger, 1985; Coull y Dudley, 1985), de otras

macroalgas (Colman, 1940; Hicks, 1977 a; Hicks, 1980; Gunnill, 1982; Johnson y Scheibling, 1987 a; Preston y Moore, 1988) y de fanerógamas marinas (Hall y Bell, 1993). La aparición de numerosas especies que ocurren en bajo número y muchas veces de forma puntual se ha atribuido generalmente a la aparición ocasional de recursos nutricionales o substratos efímeros asociados a las plantas, y su aprovechamiento por estas especies, típicamente oportunistas y que muestran secuencias de colonización y migración muy rápidas debidas a sus rápidos ritmos de reproducción (Hicks, 1980). Estas especies ocasionales están generalmente ampliamente distribuidas en las comunidades fitales (De Troch et al., 2001b) y suelen ser elementos en tránsito, que son con frecuencia ignorados en la mayoría de los estudios ecológicos y en las predicciones teóricas, pero que pueden tener un papel importante a la hora de estructurar las comunidades (Gunnill, 1982 b). En nuestro estudio, su distribución fue muy heterogénea dentro de las plantas de una misma mancha y entre manchas en un mismo año. Particularmente, las especies del género *Diarthrodes* aparecieron ampliamente distribuidas por el área de estudio (como encontraron De Troch et al. (2001b) en comunidades de fanerógamas marinas), si bien con frecuencias muy bajas y sobre todo en 1999, cuando había una menor densidad de pies de *L. ochroleuca* por superficie de muestreo.

Se podría esperar que una menor densidad de plantas propiciase el intercambio de especies entre los pies de *L. ochroleuca* y las algas adyacentes, al darse una mayor heterogeneidad de las comunidades y un mayor número de especies invasoras potenciales, lo que resultaría en una mayor riqueza específica por planta. Por otro lado, una mayor densidad de plantas también podría propiciar el intercambio de especies entre algas, dada la menor distancia entre las mismas, lo que facilitaría la colonización de estos espacios por un número mayor de especies (Gunnill, 1982b). Sin embargo, nuestros resultados no ofrecen suficiente evidencia como para aseverar que exista una relación clara entre el número de plantas contenido en una mancha determinada (la densidad de la agregación) y el número de especies que aparecen por planta en dicha mancha.

En la Isla de Mouro, la composición específica de las especies de “Talétridos” de muchas plantas se parecía más a la de manchas diferentes que a las del propio (Figuras 6 y 7), sobre todo en 1999, cuando el bajo número de plantas, especialmente de frondes, resultó en que algunas no tenían ningún “Talétrido” entre su epifauna (Figura 7). Estas diferencias

pueden deberse al diferente tamaño de las plantas contenidas en un mancha dado (Gunnill, 1982 a,b), pero podrían también obedecer al acusado carácter migratorio y la elevada movilidad típicos de los copépodos harpacticoides, y en concreto los fitales (Dahl, 1948; Wieser, 1952; Hicks, 1986; Walters y Bell, 1986; Service y Bell, 1987; Bell et al., 1988; Gibbons, 1989; Walters, 1988, 1991, 1994; Service y Walters, 1991). Los fenómenos de natación nocturna mencionados anteriormente pueden influir particularmente sobre la abundancia y la distribución de las distintas especies, ya que los animales que se “reinstalan” al alba podrían concentrarse en algas aisladas, aparentemente porque esas plantas actuarían como un “sumidero” de organismos zooplanctónicos provenientes de un volumen de agua mayor de la que rodea a cada planta individual dentro de una agregación (Edgar et al., 1994).

La dispersión y la deriva pueden por tanto ocasionar redistribuciones diarias de las poblaciones de harpacticoides, y las relaciones potenciales entre las especies variar cada día (Service y Bell, 1987), por lo que mientras que las especies dominantes de la comunidad tenderán a mantener abundancias elevadas a pesar de fluir entre las distintas plantas, las especies en tránsito u ocasionales mostrarán distribuciones muy heterogéneas y parcheadas, y su aparición en una muestra será casi fortuita.

En cualquier caso, no parece que exista una relación clara entre el tamaño o la densidad de la agregación de *L. ochroleuca* sino que cada planta actuaría como una unidad independiente, en la que se establecerían las distintas especies de acuerdo con la mayor o menor adecuación de sus requerimientos a los recursos ofrecidos por los distintos microhábitat de la planta.

#### Distribución a nivel de planta (microhábitat)

En los pies de *L. ochroleuca*, la composición específica fue diferente entre las dos fracciones del alga, concentrándose la mayoría de las especies en los rizomas. A pesar de que esta distribución podría verse determinada por fenómenos de interacción interespecífica, o la marcada diferencia en las abundancias de las especies “dominantes” y aquellas que aparentemente transitaban por las algas, los resultados del análisis de co-ocurrencia no apoyan la hipótesis de que sea la competencia entre las especies de “Talétridos” la que explique su distribución en las plantas de *L. ochroleuca*. Por otro lado,

el solapamiento de nicho fue mayor que el esperado si se dieran fenómenos de competencia entre estas especies, si bien cuando se analizaron las 5 especies predominantes por separado algunas de ellas parecieron no interactuar (Tabla 6). Cabe destacar en particular el bajo solapamiento de nicho presentado por *Paradactylopodia* sp. n.1 y *D. vulgaris*, o entre *P. clausi* y *A. rufocinta*, que podría contribuir a explicar la tendencia contraria en sus respectivos incrementos o descensos en abundancia entre los dos años de estudio.

Es posible, por tanto, que se de competencia entre determinadas especies, pero ésta no parece explicar la distribución global de los “Taléstridos” dentro de la planta.

Hicks (1977b, 1979), sugirió que la competencia directa entre las especies de harpacticoides fitales es improbable, ya que en estos ambientes casi siempre existe una fuente continua y abundante de alimento. Los harpacticoides que co-existen generalmente se alimentan a diferentes niveles espaciales dentro de un hábitat alguícola, y por lo tanto consiguen una partición eficaz de los recursos y contribuyen a aminorar las interacciones competitivas (Hicks, 1977 b; Ustach, 1982).

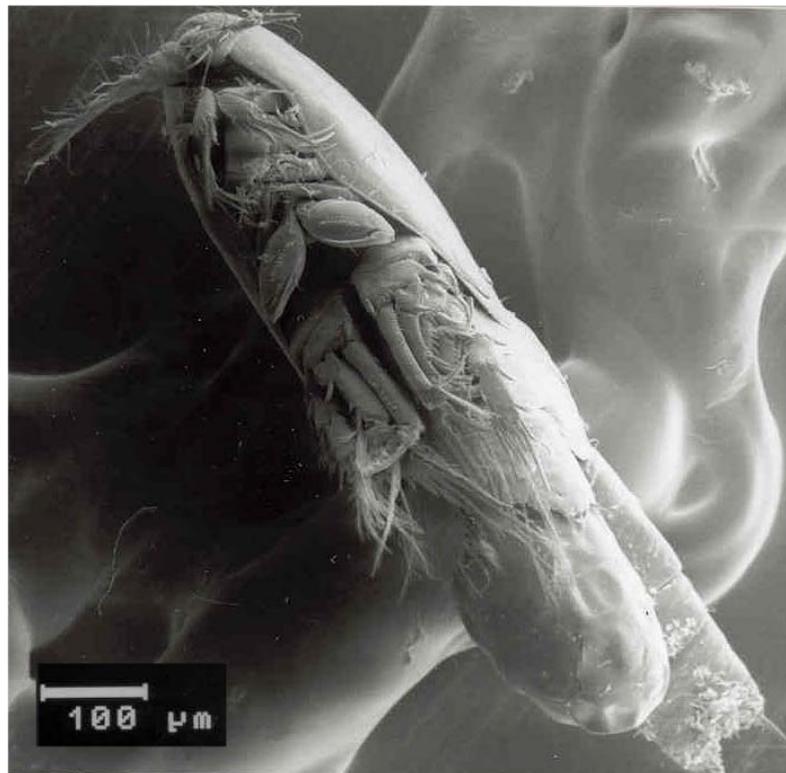
Estas preferencias (o restricciones) por distintos estratos, seguramente influyen sobre la selección de diferentes especies de algas o de diferentes microambientes dentro de las plantas (Hicks, 1980; De Troch et al, 2001b) por parte de las distintas especies de copépodos. Los harpacticoides asociados a algas generalmente se alimentan de las diatomeas y la capa bacteriana que forma el *aufwuchs* de estas plantas (Rieper, 1978, 1982; Hicks y Coull, 1983; Webb, 1990; Bufan-Dubau y Karman, 2000), pero también pueden utilizar el detrito que queda atrapado en los epífitos (Heinle et al., 1977; Ustach, 1982; Hicks y Coull, 1983; Meyer y Bell, 1989) o en los rizomas (Moore, 1973; Preston y Moore, 1988). Por otro lado, Dean y Connell (1987c), en un amplio estudio acerca de los macroinvertebrados asociados a una sucesión algal, sugirieron que la competencia puede ser indetectable utilizando sólo las abundancias como factor evaluador y que el crecimiento o la reproducción (factores no incluidos en nuestro análisis) pueden verse más afectados por fenómenos de competencia por el alimento. Finalmente, las diferencias comportamentales pueden ser suficientes para permitir la coexistencia de especies diferentes pero que compartan tamaño, tipo de alimento y nichos (Ivester y Coull, 1977; Hicks, 1980).

Sin embargo, no hay que descartar la posibilidad de que los “Taléstridos” estuviesen interactuando con especies de otras familias, y que esto afectase a su distribución en las

plantas. Hicks (1980), encontró correlaciones negativas entre *D. vulgaris* y dos especies de Harpacticidae (*Zaus spinatus spinatus* y *Harpacticus chelifera*), que estuvieron presentes en nuestras muestras y no fueron incluidos en los análisis. Además, encontró que *Zaus spinatus spinatus* compartía dominancias con *P. clausi*, y que las dos especies exhibían una distribución asincrónica de sus estados vitales o de máximo de abundancias.

#### Patrones de distribución de *Parathalestris clausi*

Los machos fueron la fase vital predominante en las dos fracciones de la planta en los dos años de estudio, y fueron el único grupo que pareció verse afectado por el declive de la comunidad de *L. ochrolueca*, ya que sus abundancias disminuyeron por mancha en 1999. No obstante, este grupo no presentó una relación significativa con el peso seco de los frondes o los rizomas (a pesar de que el total de individuos de *P. clausi* sí lo hizo), por lo



**Figura 13.** Micrografía de microscopio electrónico de barrido de una hembra ovígera de *Parathalestris clausi*.

que el declive en sus abundancias no podría relacionarse *a priori* con el del alga. Sin embargo, el descenso en la abundancia global de la población sí podría haber incidido sobre

la proporción de machos en las algas. Se ha visto que en algunas especies, el sex ratio varía en función de la densidad total de la población, de modo que las hembras son más abundantes cuando la población está cercana a sus niveles más bajos (Johnson y Scheibling, 1987b), mientras que en otras, son más numerosas cuando el nivel de la población alcanza valores máximos (Hicks, 1977c; Castel, 1979). Según Hicks (op. cit.) éste puede ser un mecanismo homeostático para mantener la población a niveles viables a lo largo del año, y las hembras predominarían en periodos de baja densidad poblacional (para asegurar un número suficientemente grande de hembras en condición reproductora), mientras que los machos predominarían en periodos de alta densidad poblacional, como fue nuestro caso. Sin embargo, Hall y Bell (1993) no encontraron ninguna influencia de la densidad de la población en los sex-ratios de los copépodos harpacticoides asociados a fanerógamas. En su estudio, los copepoditos fueron el estado vital predominante durante todo el muestreo, y aparecieron fundamentalmente en las hojas de las plantas. Estas autoras sugirieron que las hojas podrían proporcionar hábitat guardería más apropiados que los sedimentos subyacentes. Nosotros no hemos encontrado diferencias significativas en la distribución de los copepoditos dentro de la planta, sino que su abundancia parecía directamente dependiente de la de los estados adultos.

De hecho, no se encontraron diferencias significativas en la distribución de ningunas de las fases vitales en la planta. Se podría decir que *P. clausi* era la única especie de “Talétrido” directamente asociada a *L. ochroleuca*, en cuyos frondes era la especie de copépodo harpacticoide dominante (obs. pers.). Cabe señalar que incluso cuando el declive de *L. ochroleuca* fue severo y las plantas escasas, todavía había una cantidad notable de hembras ovígeras, incluso en los frondes. La presencia de copepoditos y larvas nauplio en estas muestras sugiere que *P. clausi* todavía se reproducía en el alga.

En nuestras muestras, la distribución de las distintas fases vitales de *P. clausi* varió no sólo entre las diferentes manchas, sino también entre las plantas de una misma mancha en los dos años de estudio (Figuras 11 y 12). Sin embargo, siempre se dio cierta similitud en cuanto al número de hembras ovígeras y copepoditos presentes en las plantas de una misma mancha, por lo menos en 1997 (Figura 11). En 1999, la escasa cantidad de plantas por mancha hizo difícil aseverar esta tendencia, puesto que muchas veces sólo una planta, o incluso una fracción contaba con representantes de la especie (Figura 12).

Gunnill (1982 a,b), sugirió que las especies de harpacticoides se reproducen a nivel de las diferentes manchas de plantas, y quizá incluso dentro de colonias en plantas individuales. A pesar de que en nuestro estudio la proporción de hembras ovígeras siempre fue alta y estaban bien representadas en la mayoría de los cuadrados de muestra, la distancia entre las diferentes manchas muestreadas (Figura 1), y el hecho de que se dieron abundancias de estas hembras diferentes en las diferentes manchas en un mismo año, parece corroborar esta independencia de los copépodos habitantes de manchas distantes y que se dan fenómenos reproductivos asincrónicos o al menos independientes, entre ellas (Figuras 11 y 12).

Hicks (1977c, 1979) encontró que *P. clausi* se reproducía sobre *Fucus* durante todo el año, y que generalmente más del 30% de las hembras adultas portaba sacos ovígeros en cualquier época. Como ya se indicó anteriormente, para este autor, el biotopo fital representa una fuente de recursos inagotable, y los harpacticoides habrían desarrollado una estrategia de reproducción durante todo el año, en respuesta a este hecho. Así, cabría esperar que los niveles poblacionales de estos organismos se mantuviesen cerca de la capacidad de carga en ausencia de perturbaciones u otras influencias estructurantes de mayor peso.

Nuestros resultados sugieren que la distribución de los copépodos harpacticoides en *L. ochroleuca* está condicionada por variaciones producidas a nivel de microhábitat, tanto de las características estructurales de las plantas como de parámetros ligados indirectamente a ellas como puedan ser pequeños cambios en las condiciones abióticas que las rodean.

Por otro lado, nuestro estudio parece apoyar la conclusión de Gunnill (1982 b) de que las comunidades de macrófitos representan hábitat isla para determinadas especies, que viven y se reproducen dentro de manchas concretas e incluso en plantas de un mancha, pero no para otras, que sólo se refugian o alimentan en ellas de forma temporal. El estudio de la distribución de estas especies “en tránsito” quizá tenga que realizarse a escalas más amplias, englobando a varias especies de algas en los casos en los que las comunidades fitales se distribuyan en forma de mosaico o áreas más grandes en los casos en que éstas sean de carácter monoespecífico. Además, es necesaria una mejor comprensión de la

biología y el comportamiento de dispersión de las especies antes de que se puedan extraer conclusiones respecto al rango espacial en el que habitan.

### 5.5. REFERENCIAS

1. Bell S.S. y Hicks, G. R. F. (1991). Marine landscapes and faunal recruitment: a field test with seagrasses and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **73**, 61-68.
2. Bell S.S., Hicks, G.R.F. y Walters, K. (1988). Active swimming in meiobenthic copepods of seagrass beds: geographic comparisons of abundances and reproductive characteristics. *Mar. Biol.* **98**, 351-358.
3. Bell S.S., Hicks, G.R.F. y Walters, K. (1989). Experimental investigations of benthic reentry by migrating meiobenthic copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **130**, 291-303.
4. Bell S.S., Walters, K. y Kern, J.C. (1984). Meiofauna from seagrass habitats: a review and prospectus for future studies. *Estuaries* **7**, 331-338.
5. Bell S.S., Walters, K. y Hall, M.O. (1987). Habitat utilization by harpacticoid copepods: a morphometric approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35**, 59-64.
6. Bocquet, C. (1953). Sur un Copépode Harpacticoïde mineur, *Diarthrodes feldmanni* n.sp. *Bull. Soc. zool. Fr.* **78**, 101-105.
7. Buffan-Dubau E. y Carman, K. R. (2000). Diel feeding behavior of meiofauna and their relationships with microalgal resources. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 381-395.
8. Castel, J. (1978). Adaptation and reproductive cycle of the harpacticoid copepod *Amonardia normani* (Brady, 1872) in semi-enclosed laggons of Arcachon Bay, France. In *Cyclic Phenomena in Marine Plants y Animals* (ed. N. Hartnoll), pp. 131-138: Pergamon Press.
9. Clarke K.R. y Warwick, R. M. (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. (ed. U. Natural Environment Research Council), pp. 144 pp. Bournemouth, UK: Bourne Press Limited.
10. Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* **18**, 117-143.
11. Colman, J. (1940). On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **24**, 129-183.

12. Connor E.F. y Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance o competition? *Ecology* **60**, 1132-1140.
13. Coull B. C. y Dudley, B. W. (1985). Dynamics of meiobenthic copepod populations: a long term study (1973-1983). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **24**, 219-229.
14. Coull B.C. y Fleeger, J. W. (1977). Long term temporal variation and community dynamics of meiobenthic copepods. *Ecology* **58**, 1136-1143.
15. Coull B.C., Creed, E.L., Eskin, R. A., Montagna, P.A., Palmer, M.A. y Wells, J.B.J. (1983). Phytal meiofauna from the rocky intertidal at Murrells Inlet, South Carolina. *Transcr. Am. Microsc. Soc.* **102**, 380-389.
16. Dahl, E. (1948). On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters off the Swedish west coast. Dissertation, Lund. *Undersöningar över Öresund* **35**, 1-193.
17. De Troch M., Gurdebeke, S., Friers, F. y Vincx, M. (2001a). Zonation and structuring factors of meiofauna communities in a tropical seagrass bed (Gazi Bay, Kenya). *J. Sea Res.* **45**, 45-61.
18. De Troch M., Friers, F. y Vincx, M. (2001b). Alpha and beta diversity of harpacticoid copepods in a tropical seagrass bed: the relation between diversity and species' range size distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **215**, 225-236.
19. Dean R.L. y Connell, J. H. (1987c). Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **109**, 249-273.
20. Edgar G.J., Shaw, C., Watson, G.F. y Hammond, L.S. (1994). Comparisons of species richness, size- structure and production of benthos in vegetated and unvegetated habitats in Western Port, Victoria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **176**, 201-226.
21. Edgar, G. J. (1990a). Population regulation, population dynamics and competition amongst mobile epifauna associated with seagrass. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **144**, 205-234.
22. Edgar, G. J. (1990b). The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **137**, 215-240.
23. Fahrenbach, W. H. (1962). The biology of a harpacticoid copepod. *Cellule* **62**, 303-376.

24. Fava G. y Volkmann, B. (1975). *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida) species from the lagoon of Venice 1. Seasonal fluctuations and ecology. *Mar. Biol.* **30**, 151-166.
25. Fleeger, J. W. (1985). Meiofaunal densities and copepod species composition in a Louisiana, U.S.A., estuary. *Trans. Am. microsc. Soc.* **104**, 321-332.
26. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994a). Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103**, 141-150.
27. Gee J.M. y Warwick, R. M. (1994b). Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 247-259.
28. Gibbons M.J. y Griffiths, C. L. (1988). An improved quantitative method for estimating intertidal meiofaunal standing stock on an exposed rocky shore. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **6**, 55-58.
29. Gibbons, M. J. (1988a). The Impact of Wave Exposure on the Meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales: Rhodophyta). *Est. Coast. Shelf Sci.* **27**, 581-593.
30. Gibbons, M. J. (1988b). The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122**, 225-241.
31. Gibbons, M. J. (1989). Tidal migration of *Porcellidium* (Copepoda: Harpacticoida) on fronds of the rocky shore alga *Gigartina radula* (Esper) J. Agardh (Gigartinales:Rhodophyta). *S. Afr. J. Mar. Sci.* **8**, 3-7.
32. Gotelli N. J. y Entsminger, G.L. (2001). Ecosim: Null models Software for ecology. Version 7.0. Burlington, VT 05465.: Acquired Intelligence Inc. y Kesey-Bear.
33. Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**, 2606-2621.
34. Green, J. (1958). *Dactylopusioides macrolabris* (Claus) (Copepoda: Harpacticoida) and its frond mining nauplius. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **131**, 49-54.
35. Gunnill, F. C. (1982a). Macroalgae as habitat patch island for *Scutellidium lamellipes* (Copepoda: Harpacticoida) and *Amphitoë tea* (Amphipoda: Gammaridae). *Mar. Biol.* **69**, 103-116.

36. Gunnill, F. C. (1982b). Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. *Mar. Biol.* **69**, 263-280.
37. Hagerman, L. (1966). The macro- and microfauna associated with *Fucus serratus* L., with some ecological remarks. *Ophelia* **3**, 1-43.
38. Hall M.O. y Bell, S. S. (1988). Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *J. Mar. Res.* **46**, 613-630.
39. Hall M.O. y Bell, S. S. (1993). Meiofauna on the seagrass *Thalassia testudinum*: population characteristics of harpacticoid copepods and associations with algal epiphytes. *Mar. Biol.* **116**, 137-146.
40. Harding, J. P. (1954). The copepod *Thalestris rhodymeniae* (Brady) and its nauplius, parasitic in the seaweed *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **124**, 153-161.
41. Heck K.L. y Wetstone, G. S. (1977). Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeogr.* **4**, 135-142.
42. Heinle D.R., Harris, R.P., Ustach, J.F. y Flemer, D.A. (1977). Detritus as food for for estuarine copepods. *Mar. Biol.* **40**, 341-353.
43. Hicks G.R.F. y Coull, B. C. (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21**, 67-175.
44. Hicks G.R.F. y Grahame, J. (1979). Mucus production and its role in the feeding behaviour of *Diarthrodes nobilis* (Copepoda: Harpacticoida). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **59**, 321-330.
45. Hicks, G. R. F. (1977a). Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution to total phytal meiofauna. *N.Z. Mar. Freshwater Res.* **11**, 441-469.
46. Hicks, G. R. F. (1977b). Species associations and seasonal population densities of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, **11**, 621-643.
47. Hicks, G. R. F. (1977c). Breeding activity of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Zl. Jl mar. Freshwat. Res* **11**, 645-666.

48. Hicks, G. R. F. (1977d). Observations on substrate preference of marine phytal harpacticoids (Copepoda). *Hydrobiologia* **56**, 7-9.
49. Hicks, G. R. F. (1979). Pattern and strategy in the reproductive cycles of benthic harpacticoid copepods. In *Cyclic phenomena in marine plants and animals. 13th Eur. Mar. Biol. Symp.* (ed. E. N. R. G. Hartnoll), pp. 139-147: Pergamon Press, Oxford.
50. Hicks, G. R. F. (1980). Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **44**, 157-192.
51. Hicks, G. R. F. (1985). Meiofauna Associated with rocky shore algae. In *The Ecology of Rocky Coasts* (ed. P. G. M. R. Seed). London: Hodder y Stoughton.
52. Hicks, G. R. F. (1986). Distribution and behaviour of meiofaunal copepods inside and outside seagrass beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31**, 159-170.
53. Ho J-S. y Hong, J-S. (1988). Harpacticoid copepods (Thalestridae) infesting the cultivated Wakame (brown alga, *Undaria pinnatifida*) in Korea. *J. Nat. Hist.* **22**, 1623-1637.
54. Huys, R. (1990). A new harpacticoid copepod family collected from Australian sponges and the status of the subfamily Rhynchothalestrinae Lang. *Zool. Journ. Linn. Soc.* **99**, 51-115.
55. Huys R., G., J.M., Moore, C.G. y Hamond, R. (1996). Marine and Brackish Harpacticoid Copepods. In *Synopses of the British Fauna (New Series)*, vol. 51 (ed. E. R.S.K Barnes y J.H. Crothers): Linnean Society, London.
56. Ingólfsson A. y Ólafsson, E. (1997). Vital role of drift algae in the life history of the pelagic harpacticoid *Parathalestris croni* in the northern North Atlantic. *J. Plankt. Res.* **19**, 15-27.
57. Inger R.F. y Colwell, R. K. (1977). Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Mon.* **47**, 229-253.
58. Ivester M.S. y Coull, B. C. (1977). Niche fractionation studies of two sympatric species of *Enhydrosoma* (Copepoda: Harpacticoida). *Mikr. Meer.* **61**, 137-151.
59. Jarvis S.C. y Seed, R. (1996). The meiofauna of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis: characterization of the assemblages associated with two common epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **199**, 249-267.

- 
60. Jarvis, S. C. (1994). Phytal meiofauna as biomonitors of environmental water quality. PhD Thesis, University of Wales, Bangor. .
  61. Johnson S.C. y Scheibling, R. E. (1987a). Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **37**, 209-227.
  62. Johnson S.C. y Scheibling, R. E. (1987b). Reproductive patterns of harpacticoid copepods on intertidal macroalgae (*Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*) in Nova Scotia, Canada. *Can. J. Zool.* **65**, 129-141.
  63. Kurdziel J.P. y Bell, S. S. (1992). Emergence and dispersal of phytal-dwelling meiobenthic copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **163**, 43-64.
  64. Lang, K. (1948). Monographie der Harpacticiden. 2 vols., pp. 1682. Lund: Hakan Ohlsson.
  65. Lang, K. (1965). Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific Coast. (ed. F. a. S. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Band 10, Nr. 2), pp. 560. Stockholm, Goteborg, Uppsala: Almqvist y Wiksell.
  66. Legendre L. y Legendre, P. (1983). Numerical Ecology., pp. 419. Amsterdam: Elsevier.
  67. Lewis J.B. y Hollingworth, C. E. (1982). Leaf epifauna of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* **71**, 41-49.
  68. Marcotte B.M. y Coull, B. C. (1974). Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie Mil.* **24**, 281-330.
  69. Menge B.A. y Sutherland, J. P. (1976). Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* **110**, 351-369.
  70. Meyer H.A. y Bell, S. S. (1989). Response of harpacticoid copepods to detrital accumulation on seagrass blades: a field experiment with *Metis holothuriae* (Edwards). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **132**, 141-149.
  71. Meyer, H. A. (1990). Ecology of the harpacticoid *Metis holothuriae*: patterns of population structure, detrital relationships and synchronization of recruitment. Ph. D. dissertation: University of South Florida, Tampa.
  72. Moore, P. G. (1972a). Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Mar. Biol. Ecol.* **10**, 59-80.

73. Moore, P. G. (1972b). The kelp fauna of northeast Britain. I. Introduction and the Physical Environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 97-125.
74. Moore, P. G. (1973). The kelp fauna of northeast Britain. II Multivariate Classification: turbidity as an ecological factor. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **13**, 127-163.
75. Moore, P. G. (1974). The kelp fauna of northeast Britain. III. Qualitative and Quantitative ordinations, and the utility of a multivariate approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **16**, 257-300.
76. Novak, R. (1982). Spatial and seasonal distribution of the meiofauna in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Netherlands J. Sea Res.* **16**, 380-388.
77. Ohm, G. (1964). Die Besiedlung der *Fucus*-Zone der Kieler Bucht und der westlichen Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Mikrofauna. *Kieler Meeresforsch.* **1**, 1-48.
78. Ólafsson, E., Moore, C.G. y Bett, B.J. (1990). The impact of *Melinna palmate* Grube, a tube-building polychaete, on meiofaunal community structure in a soft-bottom subtidal habitat. *Est. Coast. and Shelf Sci.* **31**, 883-893.
79. Ólafsson E., Ingólfsson, A. y Steinarsdóttir, MB. (2001). Harpacticoid copepod communities of floating seaweed: controlling factors and implications for dispersal. *Hydrobiologia* **453/454**, 189-200.
80. Pallares, R. E. (1975). Copépodos harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina) I. Isla de los Estados. *Contr. Cient. CIBIMA* **122**, 1-34.
81. Pallares, R. E. y Hall, M.A. (1974a). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera*. *Physis (Buenos Aires)* **33**, 275-319.
82. Pallares, R. E. y Hall, M.A. (1974b). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Conclusion). *Physis (Buenos Aires)* **33**, 409-432.
83. Palmer, M. A. (1986). Hydrodynamics and structure: interactive effects on meiofauna dispersal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **104**, 53-68.
84. Palmer, M. A. (1988). Epibenthic predators and marine meiofauna: separating predation, disturbance, and hydrodynamic effects. *Ecology* **69**, 1251-1259.

85. Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**, 53-74.
86. Preston A. y Moore, P. G. (1988). The flora and fauna associated with *Cladophora albida* (Huds.) Kütz. from rockpools on Great Cumbrae Island, Scotland. *Ophelia* **29**, 169-186.
87. Rieper, M. (1978). Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol* **45**, 337-345.
88. Rieper, M. (1982). Feeding Preferences of Marine Harpacticoid Copepods for Various Species of Bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **7**, 303-307.
89. Rutledge P.A. y Fleeger, J. W. (1993). Abundance and Seasonality of Meiofauna, including Harpacticoid copepod species, associated with stems of the salt-marsh cord grass, *Spartina alterniflora*. *Estuaries* **16**, 760-768.
90. Sánchez-Jerez P, Barberá-Cebrián, C. y Ramos-Esplá, A. (1999). Daily vertical migrations in the epifauna associated with *Posidonia oceanica* meadows. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **79**, 971-977.
91. Sale, P. F. (1974). Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* **17**, 245-256.
92. Service K. y Bell, S. S. (1987). Density-influenced active dispersal of harpacticoid copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **114**, 49-62.
93. Service S.K. y Walters, K. (1991). Use of null models to assess patterns of size class migrations in the copepod *Zausodes arenicolus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**, 17-23.
94. Stone L. y Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**, 74-79.
95. Thorson, G. (1957). Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Am.* **67**, 461-534.
96. Trotter D.B. y Webster, J.M. (1983). Distribution and abundance of marine nematodes on the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Biol.* **78**, 57-64.
97. Trotter D.B. y Webster, J.M. (1984). Feeding preferences and seasonality of free-living marine nematodes inhabiting the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **14**, 151-157.

98. Ustach, J. F. (1982). Algae, bacteria and detritus as food for the harpacticoid copepod *Heteropsyllus pseudonunni* Coull and Palmer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **64**, 203-214.
99. Viejo, R. M. (1999). Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aq. Bot.* **64**, 131-149.
100. Villano N. y Warwick, R. M. (1995). Meiobenthic Communities Associated with the Seasonal Cycle of growth and decay of *Ulva rigida* Agardh in the Palude Della Rosa, Lagoon of Venice. *Est. Coast. Shelf Sci.* **41**, 181-194.
101. Walters, K. (1988). Diel vertical migration of sediment associated meiofauna in subtropical sand and seagrass habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **117**, 169-186.
102. Walters, K. (1991). Influences of abundance, behavior, species composition, and ontogenetic stage on active emergence of meiobenthic copepods in subtropical habitats. *Mar. Biol.* **108**, 207-215.
103. Walters K. y Bell, S. S. (1986). Diel patterns of active vertical migration in seagrass meiofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **34**, 95-103.
104. Walters K. y Bell, S. S. (1994). Significance of copepod emergence to benthic, pelagic, and phytal linkages in a subtidal seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **108**, 237-249.
105. Walters K., Jones, E. y Etherington, L. (1996). Experimental studies of predation on metazoans inhabiting *Spartina alterniflora* stems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **195**, 251-265.
106. Webb, D. G. (1990). Intrashoot distributions of leaf dwelling harpacticoid copepods on the seagrass *Zostera marina* L.: implications for sampling design. *Hydrobiologia* **206**, 155-162.
107. Wells, J. B. J. (1976). Keys to the aid in the identification of marine harpacticoid copepods., pp. 215pp: Department of Zoology. University of Aberdeen, UK.
108. Wieser, W. (1952). Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **31**, 145-174.
109. Winemiller K.O. y Pianka, E. R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol. Mon.* **60**, 27-55.

110. Woodin, S. A. (1978). Refuges, disturbance, and community structure: a marine soft-bottom example. *Ecology* **59**, 274-284.
111. Yeatman, H. C. (1962). The problem of dispersal of marine littoral copepods in the Atlantic Ocean, including some redescrptions of species. *Crustaceana* **4**, 253-272.

5.6. APÉNDICE I

Relación de algunos estudios realizados sobre comunidades fitales y las especies de Taléstridos registradas en ellos.

AUTOR/ES	AÑO	LOCALIDAD	PLANTA HOSPEDADORA	ESPECIE
Moore	1972	Gran Bretaña (Norte)	rizomas de <i>Laminaria hyperborea</i>	<i>Thalestris longimana</i> <i>Thalestris brunnea</i> <i>Thalestris purpurea</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris sp.</i> <i>Ambunguipes rufocinta</i> <i>Dactylopodia tisboides</i> <i>Dactylopodia vulgaris</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Dactylopodella flava</i> <i>Idomene sp.1</i> <i>Idomene sp. 2</i> <i>Amenophia peltata</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Diarthrodes minutus</i> <i>Diarthrodes pygmaeus</i> <i>Diarthrodes major</i>
Hagerman	1966	Mar Báltico (Öresund)	<i>Fucus serratus</i>	<i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Dactylopodia vulgaris</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Amenophia peltata</i>
Colman	1940	Gran Bretaña (Plymouth)	<i>Fucus spiralis</i>  <i>Fucus vesiculosus</i>  <i>Ascophyllum nodosum</i> y <i>Polysiphonia lanosa</i>	<i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Thalestris purpurea</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Anbunguipes rufocinta</i> <i>Microthalestris forficula</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Thalestris purpurea</i> <i>Thalestris sp.</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Microthalestris forficula</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i>

				<i>Paradactylopodia brevicornis</i>
				<i>Diarthrodes nobilis</i>
			<i>Fucus serratus</i>	<i>Diarthrodes pygmaea</i>
				<i>Parathalestris clausi</i>
				<i>Parathalestris harpacticoides</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
			<i>Gigartina stellata</i>	<i>Dactylopusia vulgaris</i>
				<i>Parathalestris clausi</i>
				<i>Parathalestris harpacticoides</i>
			rizomas de <i>Laminaria</i>	<i>Dactylopusia tisboides</i>
			<i>digitata</i>	<i>Parathalestris harpacticoides</i>
				<i>Ambungiipes rufocinta</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
Hicks	1977	Nueva Zelanda (Cook Strait)	<i>Enteromorpha intestinalis</i>	<i>Paradactylopodia brevicornis</i>
				<i>Paramenophia</i>
			<i>Corallina officinalis</i>	<i>Idomene novaezealandiae</i>
				<i>Parathalestris sp.</i>
				<i>Diarthrodes imbricatus</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Dactylopusia frigida</i>
				<i>Paradactylopodia brevicornis</i>
			<i>Zonaria turneraria</i>	<i>Idomene novaezealandiae</i>
				<i>Parathalestris sp.</i>
				<i>Diarthrodes imbricatus</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Dactylopusia frigida</i>
				<i>Paramenophia sp.</i>
				<i>Idomene novaezealandiae</i>
			<i>Xiphophora chondrophylla</i>	<i>Parathalestris sp.</i>
				<i>Diarthrodes imbricatus</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Paramenophia sp.</i>
				<i>Idomene novaezealandiae</i>
			<i>Pterocladia lucida</i>	<i>Parathalestris sp.</i>
				<i>Diarthrodes imbricatus</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Dactylopusia frigida</i>
				<i>Idomene novaezealandiae</i>
			<i>Ecklonia radiata</i>	<i>Parathalestris sp.</i>
				<i>Diarthrodes imbricatus</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Idomene novaezealandiae</i>
Hall y Bell	1993	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Dactylopusia sp.</i>
				<i>Idomene purpurocinta</i>
Yeatman	1962	Océano Atlántico	<i>Sargassum flotante</i>	<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Paradactylopodia oculata</i>
Walters	1991	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Paradactylopodia brevicornis</i>
				<i>Dactylopusia tisboides</i>
				<i>Idomene forficata</i>

Kurdziel y Bell	1992	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Thalestrid sp. A</i> <i>Thalestrid sp. B</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Idomene forficata</i>
Webb	1990	Canadá (British Columbia)	<i>Zostera marina</i>	<i>Dactylopusia crassipes</i>
Hall y Bell	1988	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Idomene forficata</i>
Walters y Bell	1994	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Dactylopusia spp.</i> <i>Idomene forficata</i>
Walters	1988	EE.UU. (Florida)	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Idomene forficata</i> <i>Thalestrid sp. A</i>
Pallares y Hall	1974a	Argentina (Puerto Deseado)	frondes de <i>Macrocystis pyrifera</i>	<i>Parathalestris patagonica</i> <i>Parathalestris vinosa</i> <i>Dactylopusia pectenis</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Dactylopusia decostata</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Idomene scotti</i>
Pallares	1975	Argentina (Tierra del Fuego)	<i>Macrocystis + Durvillea + Delesseriaceae</i>	<i>Parathalestris patagonica</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Dactylopusia pectenis</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Idomene cookensi</i> <i>Parathalestris ganio</i>
Hicks	1980	Gran Bretaña (Norte)	<i>Cladophora + Ulva + Enteromorpha</i> <i>Laminaria digitata</i> fronds  <i>Fucus</i>  <i>Gigartina stellata</i>  <i>Palmaria</i>  <i>Ceramium</i>	<i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i>

			<i>Ulva</i>	<i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris clausi</i>
			<i>Corallina officinalis</i>	<i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Paradactylopodia latipes</i>
			<i>Cladophora</i>	<i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Thalestris purpurea</i>
Johnson y Scheibling	1987	Canadá (Nova Scotia)	<i>Ascophyllum nodosum</i> y <i>Fucus vesiculosus fronds</i>	
Jarvis y Seed	1996	Gran Bretaña (Anglesey)	<i>Pilayella littoralis</i> (on <i>Ascophyllum nodosum</i> )	<i>Parathalestris clausi</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Diarthrodes major</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Dactylopusia sp.1</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Diarthrodes major</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Dactylopusia sp. 1</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i>
			<i>Polysiphonia lanosa</i> (on <i>A. nodosum</i> )	<i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Ambunguipes rufocinta</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Idomene forficata</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Dactylopusia mycronix</i> <i>Thalestris purpurea</i> <i>Thalestris rufoviolascens</i> <i>Phyllothalestris mysis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Amenophia peltata</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i>
Dahl	1948	Suecia (costa Oeste)	<i>Furcellaria</i>	
			Algas arbustivas	
			<i>Delesseria+Phyllophora</i>	

			<i>Fucus</i>	<i>Amenophia peltata</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Amenophia peltata</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Thalestris longimana</i>
			<i>Delesseria</i>	<i>Parathalestris clausi</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Idomene forficata</i> <i>Amenophia peltata</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i>
			<i>Laminaria</i> sp.	<i>Thalestris longimana</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Amenophia peltata</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i>
			<i>Halidrys</i>	<i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Ambungiipes rufocinta</i> <i>Phyllothalestris mysis</i> <i>Parathalestris clausi</i> <i>Paradactylopodia latipes</i> <i>Dactylopusia tisboides</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i> <i>Thalestris longimana</i> <i>Paradactylopodia brevicornis</i>
			<i>Chorda</i>	<i>Thalestris longimana</i> <i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i>
			<i>Ascophyllum</i>	<i>Parathalestris harpacticoides</i> <i>Parathalestris clausi</i>
Coull et al.	1983	EE.UU. (Carolina del Sur)	<i>Ulva lactuca</i>	<i>Thalestris</i> sp.
Ólafsson et al.	2001	Islandia	<i>Enteromorpha</i>	<i>Paradactylopodia</i> sp.
			<i>Ascophyllum nodosum</i> y	<i>Thalestris longimana</i>
			<i>Fucus vesiculosus</i> flotantes	<i>Parathalestris clausi</i> <i>Parathalestris croni</i> <i>Parathalestris intermedia</i> <i>Rhynchothalestris helgolandica</i> <i>Diarthrodes major</i> <i>Diarthrodes nobilis</i> <i>Dactylopusia vulgaris</i>



## 6. CAPÍTULO IV.

### Una nueva especie de Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) de la costa norte española: *Laophontodes mourois* sp. n.<sup>1</sup>

#### 6.1. RESUMEN

En este capítulo se describen el macho y la hembra de una nueva especie de la familia Ancorabolidae Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida), *Laophontodes mourois* sp. n. que fue hallada entre los rizomas de *Laminaria ochroleuca*. Su inclusión en el género *Laophontodes* Scott, 1894 queda justificada por los caracteres diagnósticos del género: 3 sedas externas en el segmento terminal de los exopoditos de los pares de apéndices P2-P4; presencia de 2 segmentos endopodiales en cada uno de los apéndices nadadores; endopodito del primer par de apéndices prensil y basis de los pares de apéndices P2 a P4 alargada transversalmente. *L. mourois* se distingue de todas las otras especies del género ya que es la única que presenta una única seda interna en el tercer segmento del exopodito, mientras que los segmentos restantes de todos los apéndices nadadores carecen de sedas en este lado.

**Palabras clave:** *Laophontodes mourois*; Ancorabolidae; *L. ochroleuca*; copépodos fitales, España.

<sup>1</sup>Este capítulo reproduce de forma íntegra el texto y las figuras del artículo “A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the Northern coast of Spain: *Laophontodes mourois* sp. n.”, pendiente de admisión en la revista Hidrobiología (ver carta de recepción adjunta).

## 6.2. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the Northern coast of Spain: *Laophontodes mourois* sp. n.

Nina-Larissa Arroyo<sup>1</sup>, Kai George<sup>2</sup>, Jesús Benito<sup>1</sup>, Manuel Maldonado<sup>3</sup>.

<sup>1</sup>Dept. Biología Animal I (Invertebrados); Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain.

<sup>2</sup> Arbeitsgruppe Zoomorphologie, Fachbereich 7/Biologie, Carl von Ossietzky-Universität, D-26111 Oldenburg, Germany.

<sup>3</sup>Department of Aquatic Ecology, Centro de Estudios Avanzados (CSIC), Blanes 17300, Spain.

### 6.2.1. ABSTRACT

Both sexes of a new species of the family Ancorabolidae Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida), *Laophontodes mourois* sp.n. were collected from *Laminaria ochroleuca* holdfasts and are described in this paper. Its inclusion in the genus *Laophontodes* Scott, 1894 is justified by the diagnostic characters of the genus: three outer setae on the terminal exopod segment of P2-P4; presence of two endopod segments in each swimming leg; prehensile P1 endopod and, transversely elongated basis of P2-P4. *L. mourois* sp. n. differs from all the other described species of the genus in that it is the only one with only 1 inner setae on exopod 3, while the two other segments of every swimming appendage remain unarmed.

Key words: *Laophontodes mourois* sp. n., Ancorabolidae, *Laminaria ochroleuca*, phytal copepods, Spain.

### 6.2.2. INTRODUCTION

Harpacticoid copepods remain a neglected component of the fauna of the Iberian Peninsula. Taxonomic studies are restricted to the works of Galhano (1966, 1968, 1970) and to the description of three new Superornatiremid species from anchihaline caves in the Balearic Islands (Jaume, 1997). Some other studies have dealt with the ecology of these animals, but they are only general surveys on meiobenthic communities from sedimentary habitats (Giere, 1979; Anadón, 1982; Tenore et al., 1984; Villora-Moreno et al., 1991, 1993; Austen

et al., 1989, Palacín et al., 1992), none providing exhaustive species listings or detailed focus on harpacticoids.

During a study of the meiobenthic community associated to the macroalga *Laminaria ochroleuca*, in the northern coast of Spain, several harpacticoids belonging to the family Ancorabolidae were recovered from the holdfast fraction. This family is not within those considered typically phytal (Hicks, 1977b; Hicks and Coull, 1983), but has been repeatedly reported from phytal habitats, usually from holdfasts, lower parts of the thallus and those fractions of the plants retaining sediment or being colonized by macroepifauna (Pallares & Hall, 1974 a,b; Hicks, 1977c). Members of the genus *Laophontodes* are no exception and species have been described or reported from algae. *Laophontodes bicornis* Scott has been found among seaweeds (Brian, 1923, 1928; Monard, 1928) and on *Laminaria digitata* (L.) Lamoroux holdfasts together with a species "similar to *Laophontodes expansus* Sars" and *Laophontodes typicus* Scott (Roe, 1958). The latter species was also found by Jakubisiak (1933) among algae attached to *Maia squinado* Bose, while *Laophontodes hedgpethi* Lang was rinsed from holdfasts at Dillon beach (Lang, 1965) and *Laophontodes whitsoni* Scott was found associated to *Macrocystis* forests in Argentina (Pallares & Hall, 1974 a,b). In this study we describe male and female of a new species of *Laophontodes* from *Laminaria ochroleuca* holdfasts.

### 6.2.3. MATERIAL AND METHODS

We obtained 20 specimens from the same sample at the Island of Mouro, Cantabric Sea (43°28'24"N, 3°45'22"W) at a depth of 12.1 metres. The specimens were found in the holdfast fraction of a *Laminaria ochroleuca* sample containing 8 plants. 10 males and 10 females were recovered. No ovigerous females were found among them. The animals, along with the algae were initially frozen and then fixed in 4% formalin. After sorted, the specimens were kept in 70% alcohol. Two males and one female were dissected and mounted on 25 slides and labeled LMOUROIS 2001/1- LMOUROIS 2000/25, using glycerol as embedding medium. The type material (holotype and allotype, labeled MNCN 20.04/5341a and MNCN 20.02/5341b, respectively) is stored in the Museo Nacional de Ciencias Naturales, José Gutiérrez Abascal 2, Madrid, Spain.

Drawings were made with the aid of a camera lucida on a LEICA DMLB interference contrast microscope.

The morphological terminology has been adopted from Huys & Boxshall (1991). The terminology related to systematics is used according to Ax (1984). Abbreviations used in the text: cphth: cephalotorax, A1: antennule, mx: maxilla, mxp: maxilliped, enp: endopod, exp: exopod, exp1: first segment of exopod, GDS: genital double somite, CR: caudal ramus, P1-P6: swimming legs 1-6, benp: basoendopod.

#### 6.2.4. DESCRIPTION

##### **Genus *Laophontodes* Scott, 1894**

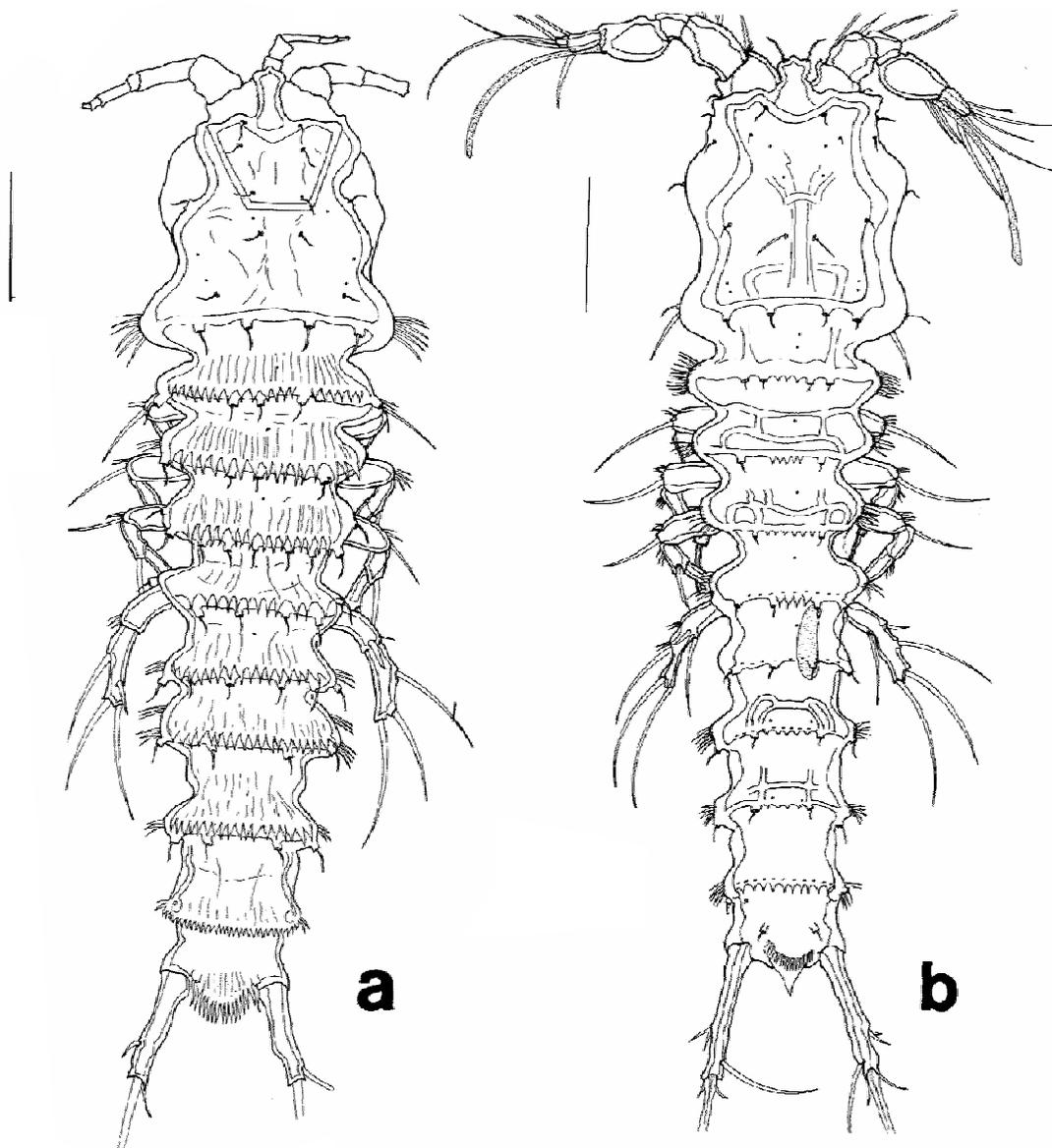
##### **Species *Laophontodes mourois*, sp. n.**

**Etymology.** The name *mourois* is latin for “of Mouro” the island at the entrance of the Bay of Santander where the species was found.

##### **Description of male.**

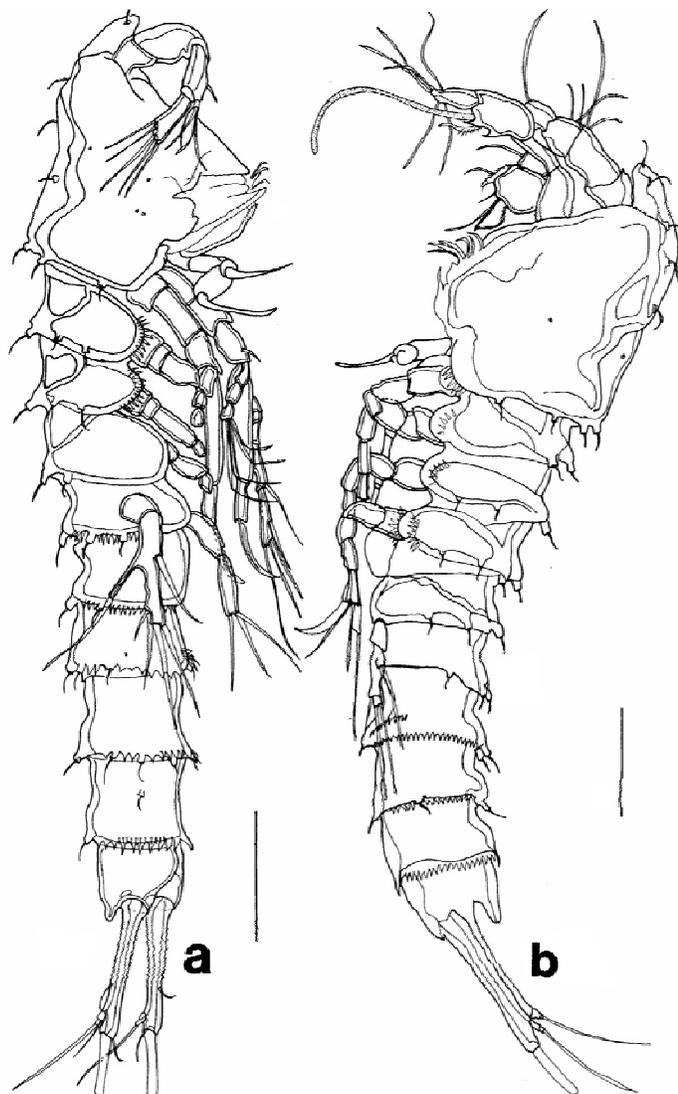
Length ranged from 250.04 to 272.65  $\mu\text{m}$  (average: 258.02  $\mu\text{m}$ ). Body slender, slightly tapering behind (Figures 1b and 2b). No clear distinction of prosome-urosome articulation. Somites quite rounded when compared to those of other members of the genus. Cepth as long as three succeeding somites combined, sub-quadrangular in outline, posterolateral corners only slightly produced. Cepth with sensilla and pores in lateral and dorsal surface; lateral edges with slender spinules. Rostral projection not very prominent, tripartite in dorsal view and obtuse at the point, with one seta on each side. Cepth expanded dorsally with 2 lateral, more or less rounded processes. Bordering ridge near border. First 5 free prosomites with large medial pore, last 2 before pre-anal somite, with 2 symmetrical mid-lateral pores.

Urosome tapering distally, being more or less the same width as the preceeding division. Lateral expansions of the segments well defined and more conspicuously spinulose at the edges. All somites with sensilla at posterior border and serrate edges, except the pre-anal somite, which lacks sensilla. Anal somite with 2 sensilla on either side of the operculum.



**Figure 1.** *Laophontodes mourois* sp.n. Habitus, dorsal view. **a.** Female, **b.** Male. Scale bars: 35  $\mu$ m.

Genital somites distinct. Urosomites with rows of spinules at ventral posterior edge. Body ornamentation conspicuous, with cuticular ridges making patterns on the dorsal region (Figure 1b).



**Figure 2.** *Laophontodes mourois* sp. n. Habitus, lateral view. **a.** Female, **b.** Male. Scale bars: **a:** 35  $\mu\text{m}$ , **b:** 30  $\mu\text{m}$ .

Caudal rami approximately 5 times longer than wide, with one spine on base of terminal caudal setae. Anterolateral accessory seta I small, II simple, slender and spiniform; seta III subterminal, spinulose; setae IV and VI together with strong terminal seta V. Seta VII dorsal (Figure 3).

**A1 (figure 4).** Five-segmented. Sub-chirocer. Segment I rounded with rows of spinules on outer and proximal margins, one seta on distal margin. Segment II longer than wide, with several rows of spinules, 4 setae on anterior and near posterior margins. Segment III

smallest, with three setae on anterior margin. Segment IV swollen, with 2 long, slender setae, one short seta and a strong claw-like spine near proximal edge; two more setae (one slender, the other spiniform) on anterior margin; three long setae, and aesthetasc arising from process near distal margin. Segment V with 3 short setae on anterior margin, 8 setae and aesthetasc fused basally with two setae on distal margin, many setae articulated basally.



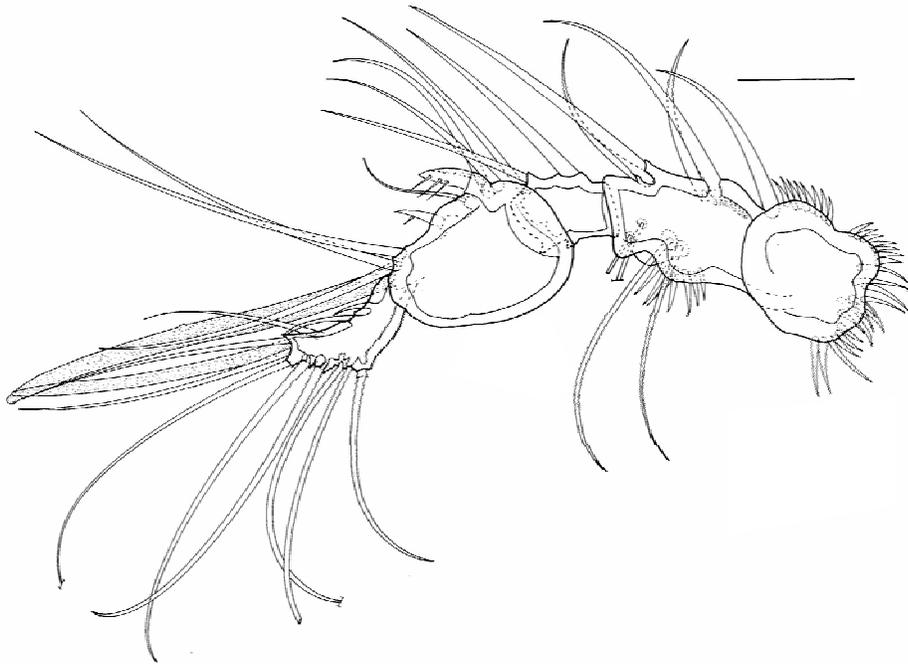
**Figure 3.** *Laophontodes mourois* sp. n. Male, Telson and CR, dorsal view. Scale bar:10  $\mu$ m.

**Antenna (figure 5a).** Allobasis with one row of spinules. Exp absent. Enp with several rows of spinules on anterior edge and on distal margin; with 3 subterminal strong setae and one pinnate, one spiniform and one slender terminal seta and three terminal geniculate setae (one spinulose). On posterior terminal margin, one small cuticular spiniform outgrowth.

**Mandible (figure 5d).** Coxa well developed. Gnathobase with only two big teeth. Palp longer than wide with 1 subapical, 2 simple subterminal and 4 terminal (3 spinulose) setae.

**Maxillule** not described, due to loss in the dissected specimens.

**Maxilla (figure 5c, described from female).** Syncoxa with rows of spinules on proximal and distal margin. Basis prolonged and transformed into strong claw, with two setae representing the endopod. Syncoxa with two endites, with 3 and 2 setae respectively. Exopod completely reduced.

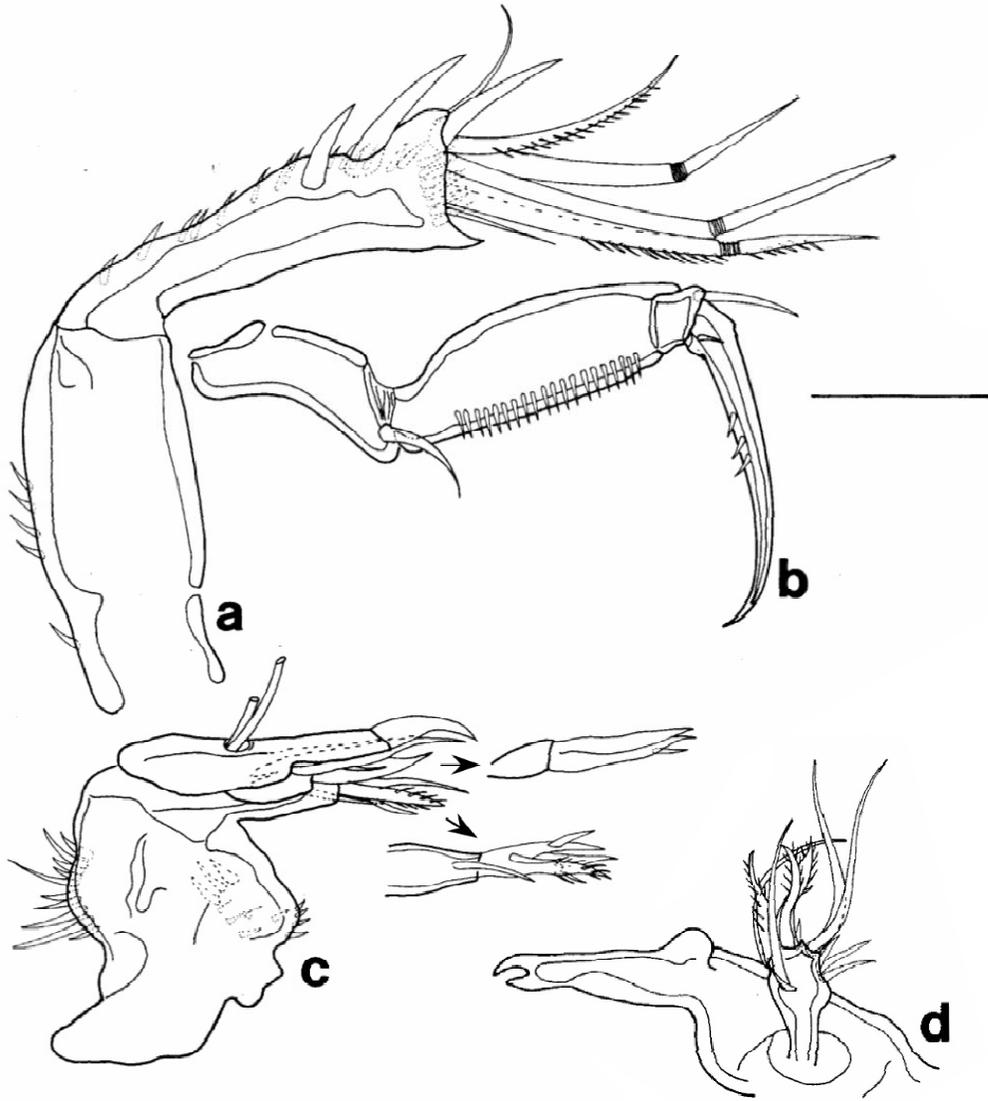


**Figure 4.** *Laophontodes mourois* sp. n. Male, A1. Scale bar: 10  $\mu$ m.

**Maxilliped (figure 5b).** Subchelate. Syncoxa well-developed, with seta on distal margin. Basis elongate, with one row of spinules on anterior margin and one seta on distal margin. Endopod one segmented, bearing an ornamented claw which is shorter than basis.

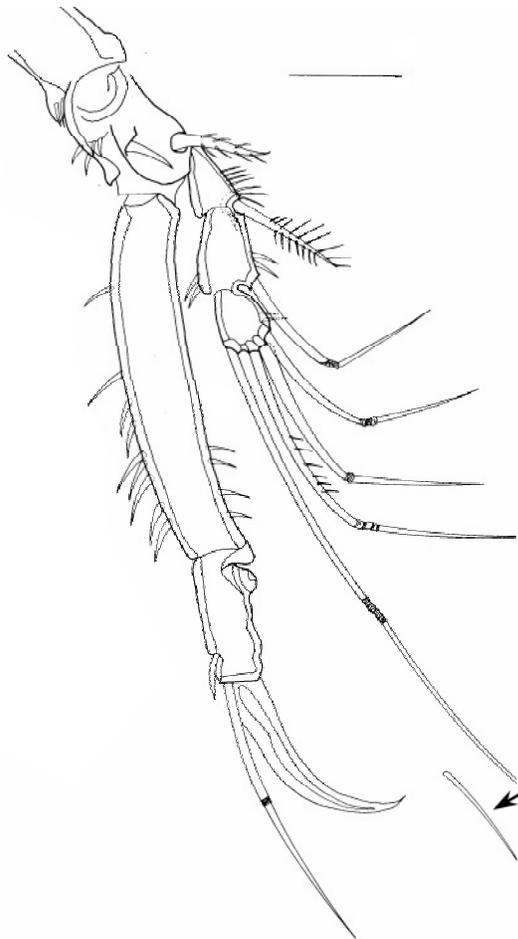
**P1 (figure 6).** Prehensile. Exp three segmented, all segments with spinules on outer margins. Exp1 with spinulose spine, exp2 with geniculate seta; exp3 with 4 geniculate

setae. Enp two segmented with proximal segment about twice as long as exp; enp1 with row of spinules on inner and outer margins; enp2 with strong claw, long seta and small accessory seta.



**Figure 5.** *Laophontodes mourois* sp. n. **a.** Male, antenna. **b.** Male, maxilliped. **c.** Female, mx. **d.** Male, mandible. Scale bar: 10  $\mu$ m.

**P2-P4 (figures 7b,c & 8).** Intercoxal sclerite prominent, semi-ellipsoid, without ornamentation. Praecoxa small, with spinules on outer and distal margins. Coxa well developed, wider than long and with row of spinules on outer margin. Basis transversely elongated, P4 with row of spinules near basis of outer simple seta. P2 and P3 basis with few spinules on outer margin. Exps 3-segmented and enps two-segmented. Exopodal spines stout and spinulose. Exp1-exp3 with small spinules in both inner and outer margins. Exp3 with slender inner pinnate setae. Enps with two long, slender and pinnate setae. P3 enp 3-segmented, enp2 with small apophysis. Enp3 with slight swollen outer margin and two terminal pinnate setae.

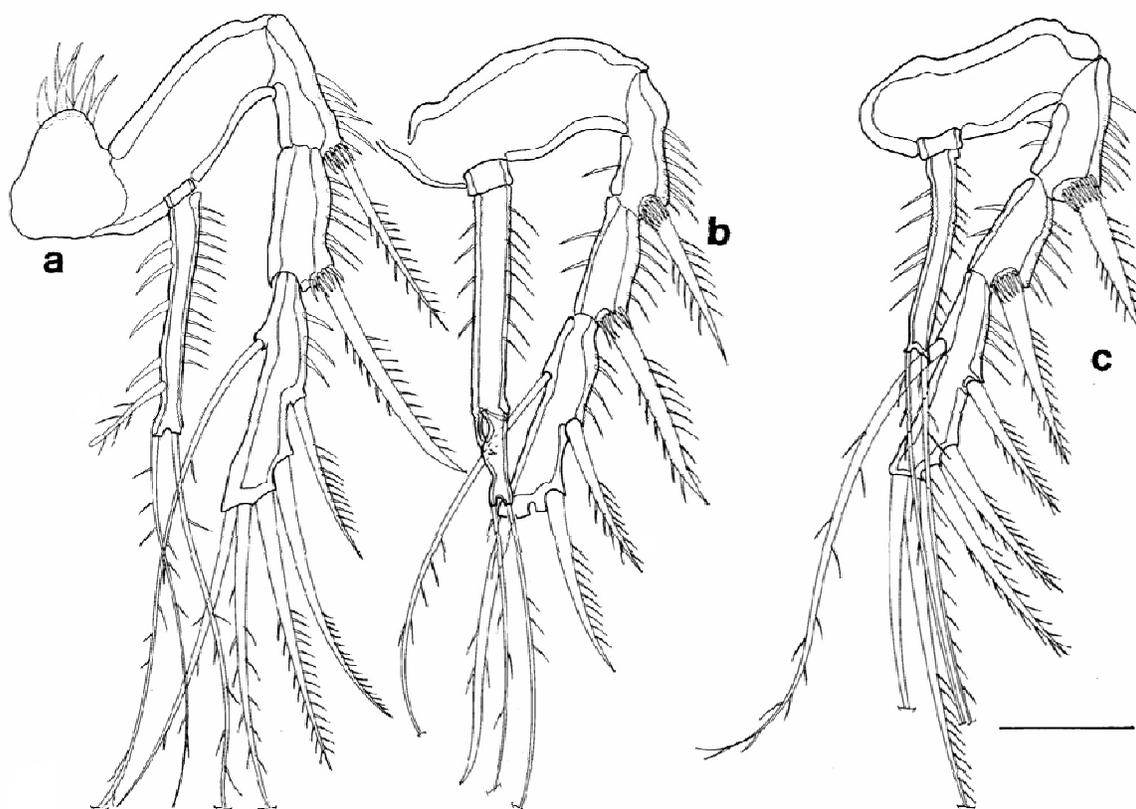


**Figure 6.** *Laophontodes mourois* sp. n. Male, P1. Scale bar: 10  $\mu$ m.

Setal formula as follows:

	Exopod	Endopod
P2	0.0.123	0 0.2.0
P3	0.0.123	0 0.2.0
P4	0.0.123	0 0.2.0

**P5 (figure 10b).** Basal setae simple, arising from setophore. Exopod fused to basis. One subterminal and two terminal pinnate setae and a small terminal spine. Endopodal lobe represented by pinnate setae.



**Figure 7.** *Laophontodes mourois* sp. n. **a.** Female, P3. **b.** Male, P3. **c.** Male, P2. Scale bar: 10  $\mu$ m.

### Description of female.

Similar to male except for body size, A1, P3 endopod, P5 and genital somites.

Body slightly larger than male. Length of holotypic female from tip of rostrum to posterior edge of caudal rami 281.96  $\mu\text{m}$ . Average: 289.56  $\mu\text{m}$ . Body ornamentation less conspicuous than that of the male, lacking the cuticular ridges of the dorsal region (Figures 1a and 2a), but with dorsal striated ornamentation.

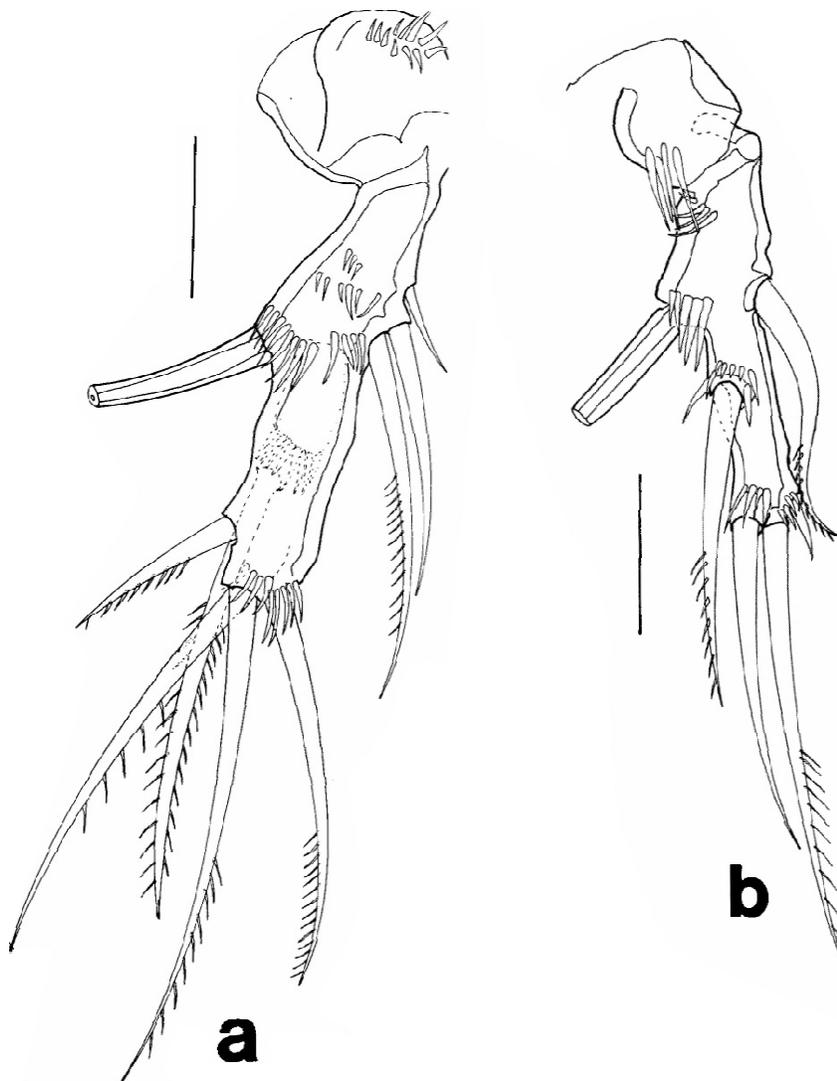
**A1 (figure 10).** Five-segmented. Segment I longer than wide, covered with spinules and with pinnate seta at anterior distal corner. Segment II approximately twice longer than wide, with row of spinules at anterior edge and a cluster of thicker spinules on slight “bump” of posterior edge, with 4 simple setae and 1 pinnate seta on anterior edge; 3 more setae half-way through the segment. Segment III, three times longer than wide, with a short row of spinules on both anterior and posterior edges, 4 setae on mid-anterior edge and 2 setae originating from the same process as aesthetasc. Segment IV smallest, with one seta. Segment V about three times longer than wide with 11 simple setae (most setae articulate basally) and aesthetasc.



**Figure 8.** *Laophontodes mourois* sp. n. Male, P4. Scale bar: 10  $\mu\text{m}$ .

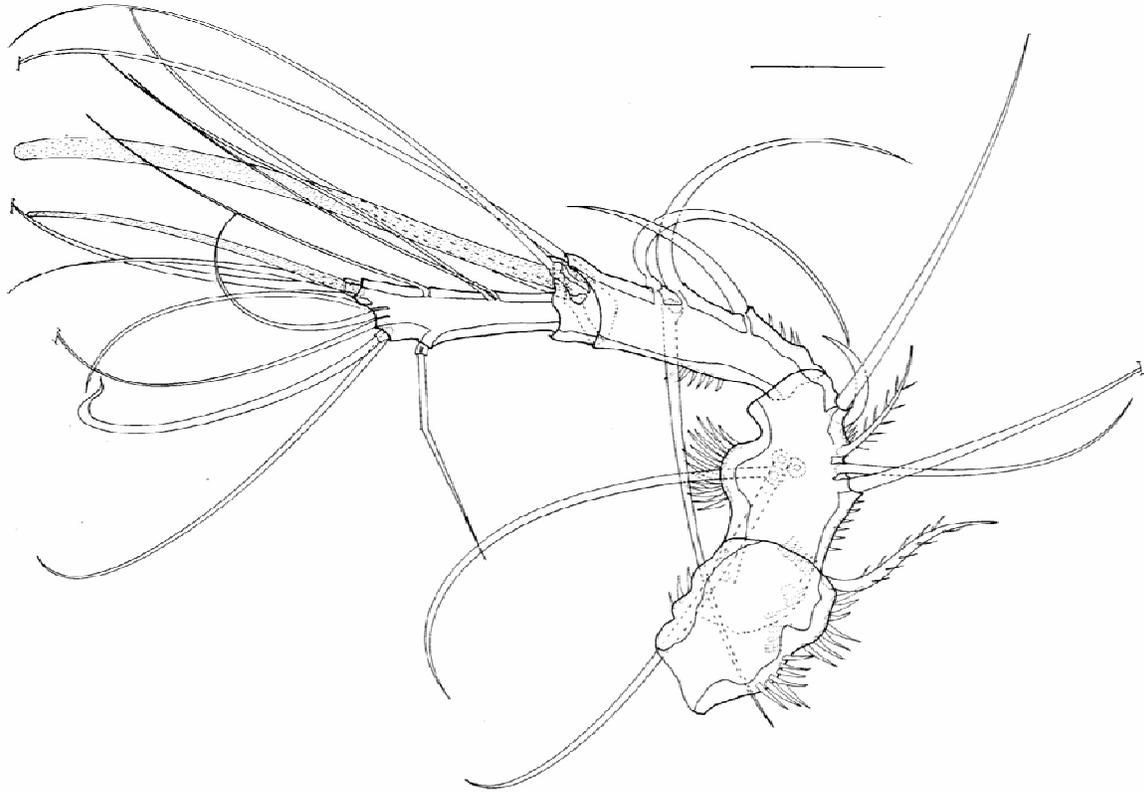
**P3 (Figure 7a).** Enp 2 without small apophysis presented by male, enp 3 lacking swollen outer margin. Otherwise, same as male.

**P5 (Figure 9a).** Coxa with cluster of spinules on outer margin. Basis with several rows of small spinules surrounding the origin of the setae. Basal seta simple, originating from setophore. Small projection anterior to endopodal lobe. Exopod one-segmented, with dense spinules at the origin of subterminal and terminal setae. Two subterminal pinnate setae and three terminal pinnate setae.



**Figure 9.** *Laophontodes mourois* sp. n. **a.** Female, P5. **b.** Male, P5. Scale bars: 10 $\mu$ m.

Genital somite and first abdominal somite completely fused ventrally. Genital area with two setae on either side reproducing vestigial P6, otherwise as shown in figure 11a. Three last somites furnished with serrate edges. Ventrally, posterior edge of genital double-somite and two subsequent urosomites with spinules and with tubes bearing sensilla.

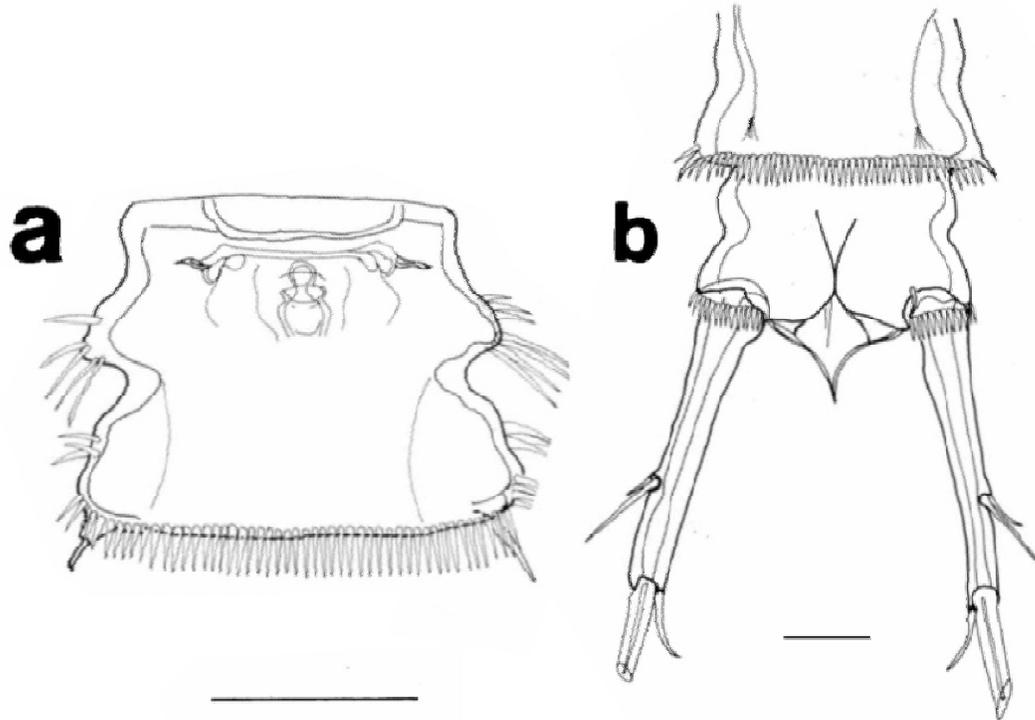


**Figure 10.** *Laophontodes mourois* sp. n. Female, A1. Scale bar: 10  $\mu$ m.

### 6.2.5. DISCUSSION

*Laophontodes mourois* sp. n. presents all the characters necessary that allocate it to the genus *Laophontodes* (namely, 3 outer setae on the terminal exp segment of P2-P4; presence of 2 enp segments in each swimming leg; prehensile P1 enp and, transversely elongated basis of P2-P4). However, *Laophontodes mourois* sp. n. is the only hitherto described species of the genus with only 1 inner setae on exp 3, while the two other segments of every swimming appendage remain unarmed. *L. spongiosus* Schizas & Shirley,

1994, presents this situation only in P4, while *Laophontodes psammophilus* (found among sandy sediments in Norway) Soyer, 1974, lacks this configuration in P2.



**Figure 11.** *Laophontodes mourois* sp. n. Female. **a.** Genital field. **b.** Telson and CR, ventral view. Scale bars: a.: 25  $\mu$ m, b.: 10  $\mu$ m.

Furthermore, the slight swelling of enp2 in the third swimming leg of males is found in no other species, though the strong apophysis of the first segment appears also in *Laophontodes armatus* (reported from the Falkland islands, the Patagonian coast and the Pacific coast of the U.S.) Lang, 1936, *L. hedgpethi* Lang 1965 (found in the Pacific coast of the U.S.), *Laophontodes macropodia* Gee & Fleeger, 1986 (found in Antarctica), and *L. typicus* Scott, 1907 (widely distributed in the North Atlantic).

All the other species within the genus which show an accessory small seta together with the claw and the long seta in P1, enp2, have a different setation of the swimming appendages.

*L. mourois* sp.n. resembles *L. spongiosus* in general appearance and body ornamentation. However, besides having a different setal formula, the latter species lacks the strong apophysis on P3. Lack of hairs in the cephalotorax, together with the body shape and the two processes of the cephalotorax born by *L. hedgpethi* distinguishes *L. mourois* sp. n. from *L. hedgpethi* and *L. armatus*, despite all having ridges and sensilla in the cephalotorax. *L. mourois* sp. n. does not have the prominent abdominal processes presented by these species. The setal formula is different and the third leg, although presenting an apophysis in the male, lacks the particular swelling presented by *L. mourois* sp. n.

*L. mourois* sp. n. also resembles *L. typicus* in general appearance, but the latter species lacks the small accessory seta on P1, the swelling on P3, the setae on the third segment of the exp of the swimming legs and has a one-segmented endopod on P4, while the enp of *L. mourois* sp.n. is two-segmented. Additionally, the enp of P4 of *L. typicus* is very plumose, and that is not so in the newly described species.

The holdfasts of *Laminaria* species have been repeatedly identified as a particular habitat in which many different biocenes are encountered (Colman, 1940; Wieser, 1952; Moore, 1971, 1973). In the holdfasts of *L. ochroleuca*, ancorabolids accounted for 1% of the total copepod abundance and they were restricted to this fraction (Arroyo et al., unpublished data). In this fraction of the macrophytes, several habitats appear combined, together with the phytal provided by the host algae and the epiphytes which are associated to it, there are big amounts of sediment, sponges and other sessile macrofauna such as barnacles, bryozoans or ascidians which provide possible habitats for copepod fauna. Most species within the genus *Laophontodes* have been reported from sedimentary habitats and some were found associated to sponges in Antarctic waters (*Laophontodes macklintocki* and *L. spongiosus*) (Schizas & Shirley, 1994), so it is unclear whether *Laophontodes mourois*, as those other members of the genus encountered previously on similar habitats, belongs to the psammal or was detached from some other substrate during processing and sorting of the samples.

#### 6.2.6. ACKNOWLEDGEMENTS

Dissection and drawing of the specimens was performed at the Zoosystematic and Morphology department, Carl von Ossietzky University in Oldenburg. First author is very

much indebted to the staff and researchers of this department for their willing help during her stay there. This study was carried out within the frame of the projects “Biodiversidad y estructuración de los fondos marinos en la Isla de Mouro” and “El entorno marino de la Isla de Mouro: biodiversidad y propuestas para su gestión como espacio protegido”, developed by ACEM and funded by the Marcelino Botín Foundation. First author also acknowledges a pre-doctoral scholarship from the Universidad Complutense de Madrid.

### 6.2.7. REFERENCES

1. Anadón, R. (1982). Variación anual y distribución de la meiofauna en el estuario de La Foz (NW de España) (año 1974). *Oecologia aquatica* **6**, 19-35.
2. Austen M.C., Warwick, R.M. & Rosado, M.C. (1989). Meiobenthic and Macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in Southern Portugal. *Mar. Poll. Bull.* **20**, 398-405.
3. Ax, P. (1984). *Das Phylogenetische System.*, pp. 1-349. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
4. Brian, A. (1923). Elenco di copepodi marini bentonici provenienti da Rovigno e descrizione di una n. varietà di *Parathalestris clausi* Norm. *Mon. Zool. Ital.* **34**, 126-132.
5. Brian, A. (1927). Descrizione di specie nuove o poco conosciute di copepodi bentonici del mare Egeo. *Estratto dal Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia comparata della R. Università di Genova* **7**, 36-37.
6. Brian, A. (1928). I copepodi bentonici marini. *Arch. Zool. Ital.* **12**, 293-297.
7. Colman, J. (1940). On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **24**, 129-183.
8. Galhano, M. H. (1968). Two new interstitial Ameiridae (Copepoda Harpacticoidea) from Portugal. *Publ. Inst. Zool. “ Dr. A. Nobre ”*, Porto, **104**, 7-21
9. Galhano, M. H. (1970). Contribução para o conhecimento da fauna intersticial em Portugal. *Publ. Inst. Zool. A. Nobre* , Porto 110: 1-207
10. Gee J. M. & Fleeger, J. W. (1986). Two new species of harpacticoid copepod from the south Orkney Islands, Antarctica, and a redescription of *Idyellopsis typica* Lang (Tisbidae). *Zool. J. Linn. Soc.* **88**, 143-165.

11. Giere, O. (1979). The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field studies after the la Coruña-spill, May 1976. *Cahiers du Biologie Marine* **20**, 231-251.
12. Hicks G.R.F. & Coull, B. C. (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21**, 67-175.
13. Hicks, G. R. F. (1977a). Species associations and seasonal population densities of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. *N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, **11**, 621-643.
14. Hicks, G. R. F. (1977b). Observations on substrate preference of marine phytal harpacticoids (Copepoda). *Hydrobiologia* **56**, 7-9.
15. Huys R. & Boxshall, G. A. (1991). Copepod Evolution., vol. 159, pp. 1-468. London: Ray Society Publishers.
16. Jakubisiak, S. (1933). Sur les harpacticoides hébergés par *Maia squinado*. *Bull. Soc. Zool. France* **57**, 506.
17. Jaume, D. (1997). First record of Superornatiremidiae (Copepoda: Harpacticoida) from Mediterranean waters, with description of three new species from Balearic anchihaline caves. *Scientia marina* **61**, 131-152.
18. Lang, K. (1936). "Copepoda Harpacticoida", Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. **3**, 64-65.
19. Lang, K. (1965). Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific Coast. (ed. F. a. S. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Band 10, Nr. 2), pp. 560. Stockholm, Goteborg, Uppsala: Almqvist & Wiksell.
20. Monard, A. (1928). Les harpacticoides marins de Banyuls. *Arch. Zool. exp. gén.* **67**, 259.
21. Moore, P. G. (1971). The nematode fauna associated with holdfasts of kelp (*Laminaria hyperborea*) in N.E. Britain. *J.exp. mar. biol. Ass. U.K.* **51**, 589-604.
22. Moore, P. G. (1973). The kelp fauna of northeast Britain. II Multivariate Classification: turbidity as an ecological factor. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **13**, 127-163.
23. Palacín C., Gili, J.M. & Martin, D. (1992). Evidence for coincidence of meiofauna spatial heterogeneity with eutrophication processes in a shallow-water Mediterranean Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **35**, 1-16.

24. Pallares, R. E. & Hall, M.A. (1974a). Analisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera*. *Physis (Buenos Aires)* **33**, 275-319.
25. Pallares, R. E. & Hall, M.A. (1974b). Análisis bioestadístico-ecológico de la fauna de copépodos asociados a los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Conclusion). *Physis (Buenos Aires)* **33**, 409-432.
26. Roe, K. (1958). The littoral harpacticids of the Dalkey (Co. Dublin) area with descriptions of six new species. *Proceedings of the Royal Irish Academy* **59**, 221-225.
27. Schizas N. V. & Shirley, T. C. (1994). Two new species of *Laophontodes* (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from McMurdo Sound, Antarctica. *Zoologica Scripta* **23**, 205-216.
28. Scott, T. (1907). Some additional notes on copepoda from the Scottish Seas. *25th Ann. Rep. Fish. Board Scotland. Part III.* .
29. Soyer, J. (1974). *Laophontodes psammophilus* sp. n. Harpacticoides (Crustacés Copépodes) de l'archipel de Kerguelen 1. Quelques formes mésopsammiques. *Bull. Mus. Hist. Nat.* **168**, 1214-1217.
30. Tenore, K.R., Cal, M.R., Hanson, R.B., López-Jamar, E., Santiago, G. & Tietjen, J.H. (1984). Coastal upwelling off the Rias Bajas, Galicia, Northwest Spain II. Benthic studies. *Rapp. P. v. Réunn. Const. int. Explor. Mer.* **183**, 91-100.
31. Villora-Moreno, S. (1993). Heterogeneidad del Ambiente Intersticial y Biodiversidad de la Meiofauna: El meiobentos de las islas Chafarinas. PhD. *Facultad de Ciencias Biológicas*, pp. 325. Valencia: Universitat de València.
32. Villora-Moreno S., Cappaccioni-Azzati, R., García-Carrascosa, A.M. (1991). Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): Ecology interstitial polychaetes. *Bull. mar. Sci.* **48**, 376-385.
33. Wieser, W. (1952). Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **31**, 145-174.



## 7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES DE LA TESIS.

Este apartado resume de forma general los resultados y conclusiones extraídos de la tesis en los diferentes capítulos y no pretende ser más que una discusión integradora de los mismos.

### 7.1. Discusión

El estudio revela que la comunidad de meiofauna asociada a *Laminaria ochroleuca* en la isla de Mouro corresponde a una comunidad fital típica. La caracterización de la meiofauna total a nivel taxonómico alto (Capítulo I), junto con el análisis de los copépodos harpacticoides como grupo más representativo (Capítulo IV), sugieren que la comunidad de meiofauna estudiada se ajusta a la teoría de paralelismo geográfico (*sensu* Thorson, 1957). Según esta hipótesis, el mismo tipo de substrato aparece ocupado por los mismos grupos alrededor del mundo. Asimismo, no se han detectado diferencias notables entre la composición de esta comunidad fital y las encontradas a niveles intermareales, realizadas sobre otras algas u otras especies de laminariales, al menos a nivel taxonómico grosero.

La composición de dicha fauna parece estar íntimamente ligada a la cantidad de sedimento retenido por las distintas fracciones de la planta. Mientras en el fronde se encuentra meiofauna típicamente alguícola, en los rizomas predominan los taxones más propios de ambientes sedimentarios bentónicos. Los rizomas parecen jugar, por tanto, un papel de ecotono, un microhábitat de transición entre el fital y el psámmico. Se hipotetiza (Capítulos I y III) que en el rizoma la meiofauna general encuentra una mayor protección frente a los depredadores y la acción del hidrodinamismo y una variedad de nichos mayor que en los frondes y el hábitat puramente psámmico.

El rizoma no alberga sólo una gran abundancia de organismos, sino también una enorme diversidad, un aspecto que queda reflejado sobre todo en la variedad de familias de copépodos que aparecen representadas (Capítulo III). En general, los rizomas de las especies del género *Laminaria* representan un microhábitat rico y complejo tanto en meiofauna como en macrofauna que ha atraído la atención de numerosos investigadores (Jones, 1971; Moore, 1978; Hayward, 1980). El capítulo IV, en el que se describe una especie nueva de copépodo harpacticoides, perteneciente a una familia en principio no

ligada a los ambientes fitales, pone de manifiesto la riqueza específica de estas estructuras y lo particular de las poblaciones a ellas ligadas.

Los resultados de esta tesis sugieren también que la distribución de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* en la isla de Mouro responde a factores que dependen de la complejidad estructural ofrecida por las distintas fracciones de la planta. En el capítulo I, se pone de manifiesto la relativa independencia de la comunidad de factores ambientales groseros como la exposición a las corrientes y al oleaje, mientras que en el capítulo III, se comprueba que la distribución de los copépodos se produce a nivel de cada planta de forma individual, sin que exista una relación estrecha aparente entre las plantas de una misma mancha ni su grado de agregación. Ambos, parecen confirmar que la meiofauna, por su pequeño tamaño, está íntimamente ligada a los espacios proporcionados por su planta hospedadora, sin que medien en su distribución, factores ambientales o de complejidad del hábitat a mayor escala.

La falta de una dependencia clara de la meiofauna global de las características fisiológicas de su planta hospedadora (capítulo II), es consistente con la teoría de que estos animales mantienen una asociación sobretodo estructural con el macrófito, y en la medida en que ésta les proporcione acceso al alimento y un nivel aceptable de refugio. No obstante, al abordar en relativo detalle la distribución de los copépodos harpacticoides (capítulo III), se observó la existencia de diferencias en los factores que determinan la distribución de las distintas especies a nivel de microhábitat, así como el grado de dependencia que mantienen con su planta hospedadora. Mientras existen especies que “habitan” en *Laminaria* y que se reproducen en la misma, apareciendo de forma más o menos constante, hay también una amplia variedad de especies que en apariencia transitan por la comunidad, y cuya presencia en la misma es muchas veces ocasional. Esto sugiere que las comunidades de organismos fitales, sobre todo en casos como el de la Isla de Mouro, en el que los macrófitos de distintas especies aparecen formando un mosaico, deberían ser estudiadas de forma global.

Por lo que respecta a la distribución temporal, la comunidad meiobentónica estudiada muestra una relativa estabilidad en cuanto a su composición taxonómica a nivel grosero y a las abundancias de los distintos taxones. En los cuatro años de estudio, la variación en la estructura de la comunidad ha sido despreciable y, en su mayoría,

ocasionada por fluctuaciones en las abundancias como consecuencia de procesos reproductivos y/o llegadas masivas de juveniles de especies de la macrofauna. Por tanto, dichas fluctuaciones temporales no pueden ser consideradas propiamente como parte de la dinámica temporal de la meiofauna asociada al alga.

Por lo que respecta a los copépodos harpacticoides, también se mantiene esta estabilidad en la dinámica temporal. Resulta de especial interés el hecho de que el declive de la comunidad de *L. ochroleuca* no parece haber afectado de forma importante a la composición de la meiofauna total (Capítulo II), ni tampoco a la de los copépodos harpacticoides. No obstante, el declive del alga parece estar asociado a una tendencia al predominio de especies o géneros más oportunistas y ligados a fenómenos de descomposición orgánica, y un declive de los taxones ligados de forma más estrecha al alga (Capítulo III).

## 7.2. Conclusiones

1. La comunidad de meiofauna asociada a *Laminaria ochroleuca* en la isla de Mouro puede considerarse una comunidad meiobentónica fital típica, con taxones propios de estos hábitat dominando en las fracciones puramente algales y organismos más propios del sedimento y de biomas bentónicos en los rizomas.
2. Los taxones dominantes son copépodos, nematodos y poliquetos en los frondes y nematodos, copépodos y poliquetos por este orden, en los rizomas. También aparecieron de forma generalizada ostrácodos, ácaros y tanaidáceos.
3. La distribución de la meiofauna asociada a *L. ochroleuca* parece responder a diferencias a nivel de microhábitat dentro de la planta, mientras que los factores ambientales groseros o las variaciones a nivel de mesoescala, dentro de la comunidad, no parecen tener una incidencia grande en la estructura de la comunidad.
4. El declive de la comunidad de *L. ochroleuca* incidió sobre la meiofauna aparentemente sólo en la medida en que se vio reducida la superficie de colonización disponible para los animales o se pudieron alterar las condiciones abióticas que rodeaban a las plantas como consecuencia del mismo. Por tanto, la

meiofauna parece tener una asociación principalmente estructural (refugio), más que trófica, con *L. ochroleuca*.

5. La población de copépodos harpacticoides asociados a *L. ochroleuca* está dominada por Thalestridae, Harpacticidae y Tisbidae en los frondes y Diosaccidae, Ameiridae y Ectinosomatidae en los rizomas.
6. Las especies predominantes de la familias Thalestridae y Ambunguipedidae son *Parathalestris clausi*, *Dactylopusia tisboides*, *Dactylopusia vulgaris*, *Paradactylopodia* sp. n. 1 y *Ambunguipes rufocinta*, con *Parathalestris clausi* dominando tanto en los frondes como en los rizomas de la misma.
7. La distribución de los copépodos también está principalmente determinada por variaciones en la complejidad estructural a nivel de microhábitat.
8. El alga *Laminaria ochroleuca* parece representar un hábitat idóneo y estable para algunas especies de copépodos harpacticoides, cuyas poblaciones se desarrollan en el alga. A la vez, el alga ofrece un refugio temporal para otras muchas especies en tránsito que habitan en comunidades o substratos adyacentes.

## REFERENCIAS

1. Hayward, P. J. (1980). Invertebrate Epiphytes of Coastal Marine Algae. In *The Shore Environment, vol. 2: Ecosystems*, vol. 2 (ed. D. E. G. I. a. W. F. F. J. H. Price), pp. 761-787. London & New York: Academic Press.
2. Jones, D. J. (1971). Ecological studies on macroinvertebrate populations associated with polluted kelp forests in the North Sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters* **22**, 417-441.
3. Moore, P. G. (1978). Turbidity and kelp holdfasts. amphipoda. 1. Wales and S.W. England. *J. exp. mar. biol. Ecol.* **32**, 53-96.
4. Thorson, G. (1957). Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Am.* **67**, 461-534.

