

¿ES AFECTADA LA EXPECTATIVA DE VIDA DE LOS MODULOS POR SU POSICION EN LA COLONIA? ESTUDIO COMPARATIVO EN BRIOZOOS.

M.R. Muñoz, P.H. Manríquez, B. Castañeda y J.M. Cancino*

ABSTRACT. Is the life-expectancy of modules affected by its position within the colony? A comparative study on Bryozoans.

The commonest bryozoans in Central Chile form encrusting unilaminar colonies which grow by budding new modules (zooids) at the colonial edge. Since modules are genetically identical they usually are regarded as having the same physiological potential. However, basic parameters such as life-expectancy of modules as a function of their position within the colony are unknown. In the present study we compared both the longevity and the potential for sexual reproduction showed by zooids of 3 encrusting bryozoan species as a function of location within the colony.

Colonies of *Fenestrulina malusii*, *Hippaliosina* sp. and *Membranipora isabelleana*, were reared from larvae in the laboratory and observed during 6 months. The colonies were mapped weekly and each zooid was classified as active, degenerated or dead. All new zooids budded during the week were regarded as a cohort. Life tables were used to compare the life-expectancy of zooids in each cohort.

The survival curves obtained for zooids of the 3 species were of type I (physiological). The life-expectancy of the modules increased toward the periphery of the colony; zooids generated when the colony was smaller lasted for a shorter time than zooids generated when the colony was larger. However, zooid life-expectancy increased only until a maximum longevity of 15 to 16 weeks. The fecundity of the colony (sexually produced gametes) depended almost exclusively on the modules with the

* Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago, Chile.

higher life-expectancy. The increase on zooid life-expectancy as colonies get larger could be related to the reduction of zooid metabolic rate as colony size increases, as previously reported for bryozoans.

Key words: Colony, Bryozoa, modular survival, life tables.

INTRODUCCION

La demografía clásica se ha desarrollado teniendo en consideración las características de los organismos unitarios. Esta queda definida por la entrada (natalidad e inmigración) y salida (mortalidad y emigración) de individuos de la población. Las generalizaciones existentes hoy en día en ecología evolutiva están basadas en estos organismos unitarios (Begon et al. 1986), no obstante que existe una gran diversidad de organismos modulares los que suelen dominar muchos de los ambientes terrestres y marinos (Jackson 1983).

Los organismos modulares, al igual que los unitarios, conforman poblaciones de colonias sobre la base de relaciones conespecíficas en un tiempo y espacio delimitables, pero, con una peculiaridad. Cuando un genotipo es copiado, a través del proceso de clonación, se adiciona a la demografía poblacional un nuevo nivel estructural. Este es el de entrada (gemación) y salida (mortalidad) de módulos, (Harper 1980).

Debido a que no todos los módulos son gemados simultáneamente luego del reclutamiento de la larva, existe una estructura de edades de módulos. Así, en cada uno de estos dos niveles pobla-

cionales se manifiesta una: (a) estructura etárea de individuos genéticamente distintos (colonias) o "genets" y (b) estructura etárea de módulos (copias genéticamente idénticas). Respecto del nivel colonial, sabemos que éstas no pueden ser fácilmente asignadas a clases de edades específicas (Hughes & Jackson 1980). En estos términos se ha desarrollado un modelo demográfico que modifica la matriz de Leslie incorporando el tamaño de las colonias (Hughes & Jackson 1980, Hughes 1984, Hughes & Connell 1987).

En briozoos incrustantes una colonia se produce a partir del asentamiento de una larva, la cual metamorfosea y gema por su periferia módulos que permanecen unidos. Así, el momento en la vida de la colonia en que un módulo es generado tiene estricta relación con su posición radial en ella. Respecto de este nivel modular sabemos que módulos de las zonas centrales de una colonia presentan menor capacidad de regeneración que aquellos de la periferia (Palumbi & Jackson 1982, 1983). Así, es posible preguntarse si (a) ¿pueden todos los módulos de un "genet" ser tratados como unidades idénticas? y (b) ¿está relacionado el ciclo de vida de cada módulo con el momento en la vida del "genet"?

en que es gemado?

Es en el nivel modular donde está centrado este trabajo y su objetivo es responder estas interrogantes empleando organismos coloniales. Así, el problema planteado se traduce en si el ciclo

vital de un módulo está determinado por su posición en la colonia. Siendo que cada módulo es una copia genética, podemos presumir que para un mismo ambiente no existirán diferencias en el ciclo de vida de los módulos de la colonia.

MATERIALES Y METODOS

Colonias de tres especies de briozoos incrustantes fueron cultivadas en porta-objetos y placas de vidrio de 10x10 cm mantenidos en acuarios con agua de mar circulante. Durante el primer semestre de 1985 se mantuvo en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM - Las Cruces) colonias de *Fenestrulina malusii* (Audouin 1826) e *Hippaliosina* sp., ambas especies son muy frecuentes bajo los discos de macroalgas y sobre rocas en el litoral de Chile central. La tercera especie utilizada, fue *Membranipora Isabelleana* (d'Orbigny 1847), la cual durante 1988 fue cultivada en Santiago, en la Sala de Acuarios del Departamento de Ecología, según la metodología descrita en Cancino et al. (en prensa). A esta última se le encuentra comúnmente sobre frondas de macroalgas.

Todas las colonias fueron mantenidas sin interacción por contacto con otros organismos. El crecimiento colonial y la actividad de cada módulo en la colonia (activo, reproductivo, degenerado o muerto) fue seguida semanalmente, du-

rante 6 meses, mediante dibujos con cámara lúcida y por fotografía. El período de vida de un módulo incluye todos sus ciclos de degeneración y regeneración.

Definimos cohortes semanales, las que quedaron constituidas por todos aquellos módulos generados durante cada semana a partir de la fecha de asentamiento de la larva. La edad asignada a cada cohorte corresponde a la edad en semanas de la colonia al momento de ser formada la cohorte. Usamos tablas de vida para representar la trayectoria vital de un módulo promedio en cada cohorte. Se comparó la distribución acumulada de cada par sucesivo de curvas de sobrevivencia en cada colonia utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel & Castellan 1988). Por razones de claridad en las figuras de curvas de sobrevivencia se han graficado sólo algunas cohortes y por razones de espacio sólo se presentan las tablas de vida que tienen valores de fecundidad.

RESULTADOS

La expectativa de vida se refleja en el área bajo las curvas de sobrevivencia. Así, hasta la sexta cohorte de *Fenestrulina malusii* (Fig. 1) se presenta un incremento significativo en las expectativas de vida a medida que se observan cohortes generadas a una mayor edad colonial (cohortes más periféricas). Sin embargo, a partir de la 9ª cohorte las expectativas de vida dejan de incrementarse significativamente (Kolmogorov-Smirnov, $P > 0.50$). Además, para esta especie módulos de la 6ª a la 15ª cohorte produjeron larvas entre la 8ª y 17ª semana de vida colonial (Tabla 1-4).

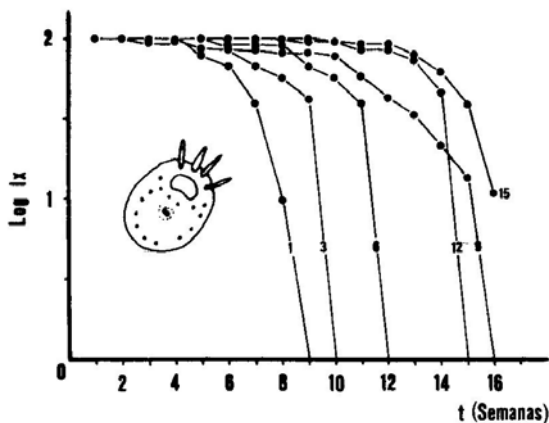
Las curvas de sobrevivencia para cohortes de *Hippallosina* sp. son muy similares a las de *F. malusii*, pero aquí existe una menor diferencia en las expectativas de vida entre cada cohorte (Fig. 2). Los incrementos en expectativas de vida dejan de ser significativos a partir de la 6ª cohorte (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.50$). En *Hippallosina* sp. la reproducción sexual se realizó en módulos de las cohortes 12ª a la 14ª, entre la 21ª y la 23ª semana de vida colonial (Tabla 5). No se presentan las tablas de vida para las cohortes 13ª y 14ª.

Membranipora isabelleana presenta las diferencias en expectativas de vida más marcadas entre los módulos de cohortes centrales (1ª a 3ª) y periféricas (6ª a 12ª) (Fig. 3). Para cohortes semanales de esta especie el incremento en expectativa de vida deja de ser significativo a contar de la 6ª cohorte (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.50$). Módulos de *M. isabelleana* correspondien-

tes a la 9ª y 10ª cohorte produjeron huevos entre la 13ª y 16ª semana de vida colonial (Tabla 6-7). No se presenta la tabla de vida para los módulos de la 10ª cohorte.

Dos resultados comunes a las tres especies en estudio deben ser resaltados de las curvas de sobrevivencia: a) la expectativa de vida de los módulos de cada nueva cohorte que es adicionada en la periferia colonial se incrementa con respecto a aquellos de la cohorte que le precede; b) este aumento en expectativas de vida no incrementa indefinidamente en las sucesivas cohortes semanales de módulos en la colonia y tiende a alcanzar un máximo.

Finalmente, dos aspectos de la fecundidad colonial han quedado pendientes producto de que sólo se ha presentado la información (tablas de vida y curvas de sobrevivencia) para algunas cohortes escogidas de módulos. Así, en primer lugar la cantidad total de larvas producidas por *F. malusii* es muy superior a la producida por *Hippallosina* sp. (Tabla 8). Debido a que *M. isabelleana* posee fecundación externa, sólo es posible contabilizar huevos y no tenemos manera de estimar la fracción de ellos que será fecundada. En segundo lugar, no obstante las diferencias en larvas totales para *F. malusii* y *Hippallosina* sp., la cohorte promedio en que se centró el esfuerzo reproductivo fue básicamente la misma para ambas especies (Tabla 8). Sin embargo, *M. isabelleana* centró su esfuerzo reproductivo en cohortes de menor edad colonial (Tabla 8).



Fenestrulina malusii

Fig. 1. Curvas de sobrevivencia para 6 cohortes semanales de módulos de *Fenestrulina malusii*. Los números en cada curva indican la semana de edad colonial a la cual corresponde cada cohorte.

TABLA 1. *Fenestrulina malusii*. Tabla de vida para la cohorte de la sexta semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	10	1.00	0	9.40	0
2	10	1.00	0	8.40	0
3	10	1.00	0	7.40	0.40
4	10	1.00	0	6.40	0.60
5	10	1.00	0.10	5.40	0.20
6	9	0.90	0	4.89	0
7	9	0.90	0	3.89	0
8	9	0.90	0.22	2.89	0
9	7	0.70	0.14	2.43	0
10	6	0.60	0.33	1.67	0
11	4	0.40	1.00	1.00	0

$$R_0 = 1.2$$

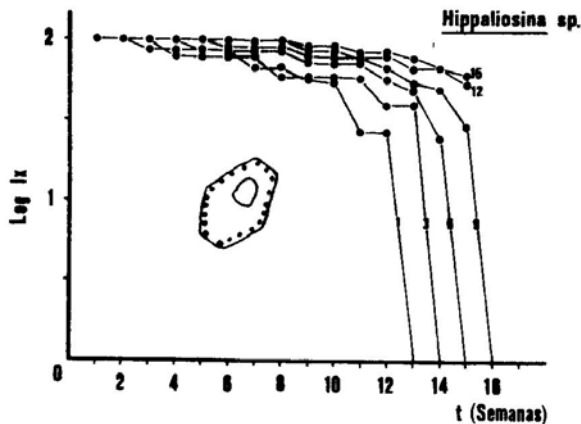


Fig. 2. Curvas de sobrevivencia para 6 cohortes semanales de módulos de *Hippaliosina* sp. Los números en cada curva indican la semana de edad colonial a la cual corresponde cada cohorte.

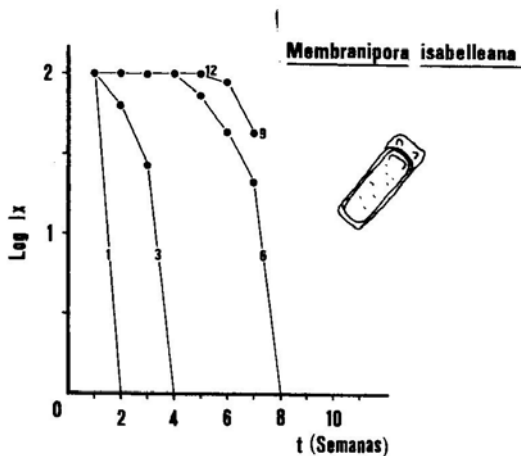


Fig. 3. Curvas de sobrevivencia para 5 cohortes semanales de módulos de *Membranipora isabelleana*. Los números en cada curva indican la semana de edad colonial a la cual corresponde cada cohorte.

TABLA 2. *Fenestrulina malusii*. Tabla de vida para la cohorte de la novena semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	57	1.00	0	10.78	0
2	57	1.00	0.04	9.78	0
3	55	0.96	0	9.14	0
4	55	0.96	0.08	8.14	0.64
5	50	0.88	0	7.79	0.42
6	50	0.88	0	6.79	0.38
7	50	0.88	0.04	5.79	0.60
8	48	0.84	0	5.02	0.37
9	48	0.84	0.06	4.02	0
10	45	0.79	0.23	3.21	0
11	35	0.61	0.28	2.87	0
12	25	0.44	0.20	2.59	0
13	20	0.35	0.40	2.00	0
14	12	0.21	0.33	1.67	0
15	8	0.14	1.00	1.00	0

$R_0 = 2.16$

TABLA 3. *Fenestrulina malusii*. Tabla de vida para la cohorte de la decimosegunda semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	159	1.00	0	12.91	0
2	159	1.00	0	11.91	0.40
3	159	1.00	0	10.91	0.24
4	159	1.00	0	9.91	0.29
5	159	1.00	0	8.91	0.33
6	159	1.00	0	7.91	0
7	159	1.00	0	6.91	0
8	159	1.00	0.03	5.91	0
9	155	0.97	0	5.06	0
10	155	0.97	0.09	4.06	0
11	140	0.88	0.02	3.37	0
12	137	0.86	0.10	2.43	0
13	123	0.77	0.40	1.60	0
14	73	0.46	1.00	1.00	0

$R_0 = 1.26$

TABLA 4. *Fenestrulina malusii*. Tabla de vida para la cohorte de la decimoquinta semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	225	1.00	0	13.71	0
2	225	1.00	0	12.71	0.33
3	225	1.00	0	11.71	0.23
4	225	1.00	0	10.71	0
5	225	1.00	0	9.71	0
6	225	1.00	0	8.71	0
7	225	1.00	0	7.71	0
8	225	1.00	0	6.71	0
9	225	1.00	0.03	5.71	0
10	219	0.97	0.02	4.86	0
11	214	0.95	0.02	3.94	0
12	209	0.93	0.16	3.00	0
13	175	0.78	0.19	2.38	0
14	143	0.63	0.36	1.71	0
15	90	0.40	0.87	1.12	0
16	11	0.05	1.00	1.00	0

Ro = 0.56

TABLA 5. *Hippaliosina* sp. Tabla de vida para la cohorte de la decimosegunda semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	24	1.00	0	13.38	0
2	24	1.00	0	12.38	0
3	24	1.00	0	11.38	0
4	24	1.00	0.04	10.38	0
5	23	0.96	0	9.77	0
6	23	0.96	0	8.77	0
7	23	0.96	0	7.77	0
8	23	0.96	0	6.77	0
9	22	0.92	0	6.02	0
10	22	0.92	0.10	5.02	0.40
11	20	0.83	0	4.46	0.65
12	20	0.83	0.05	3.46	0
13	19	0.79	0.10	2.58	0
14	17	0.71	0.17	0.76	0
15	13	0.54	1.00	1.00	0

Ro = 0.91

TABLA 6. *Membranipora isabelleana*. Tabla de vida para la cohorte de la novena semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	1521	1.00	0	6.32	0
2	1521	1.00	0	5.32	0
3	1521	1.00	0	4.32	0
4	1521	1.00	0	3.32	0
5	1521	1.00	0.10	2.32	17
6	1365	0.90	0.53	1.47	20
7	634	0.42	1.00	1.00	20

$$R_0 = 43.40$$

TABLA 7. *Membranipora isabelleana*. Tabla de vida para la cohorte de la decimo-segunda semana.

x	n	lx	qx	ex	mx
1	703	1.00	0	4	0
2	703	1.00	0	3	3
3	703	1.00	0	2	0
4	703	1.00	0	1	0

TABLA 8. Cantidad total de unidades reproductivas sexuales (Nl) producidas por cada colonia al cabo de 27 semanas y cohorte promedio en la cual se centró el esfuerzo reproductivo (C). "ni" corresponde a la cantidad de unidades reproductivas producidas por una cohorte particular; "ci" a la edad de una cohorte particular.

	Nl	C
<i>Fenestrulina malusii</i>	1.119(a)	12,03
<i>Hippaliosina</i> sp.	42(a)	12,62
<i>Membranipora isabelleana</i>	152.780(b)	9,57

$$Nl = ni; \quad C = (ni \times ci) / Nl$$

(a): larvas; (b): huevos

DISCUSION

Los resultados aquí presentados para colonias de 3 especies de briozoos incrustantes mantenidas sin interacción por contacto con otros organismos, llevan a dos generalizaciones: (a) las expectativas de vida tienden a ser mayores para módulos correspondientes a cohortes generadas a una mayor edad colonial. Sin embargo, este incremento alcanza un máximo luego de un cierto número de cohortes. (b) sólo módulos de algunas cohortes en la colonia producirán derivados sexuales, los cuales conforman una banda de módulos reproductivos. Los módulos en los que se inicia la reproducción sexual pertenecen a las primeras cohortes en las que la expectativa de vida de los módulos deja de incrementarse significativamente. Nuestros resultados indican, que en ausencia de colonias vecinas los módulos centrales de las colonias no llegan a producir gametos. Consideramos que más allá del tiempo de registro experimental de este estudio, nuevas cohortes periféricas podrían adicionarse a la banda de módulos reproductivos.

Sobre estas generalizaciones surge una conclusión general que responde a la pregunta del título de este trabajo: La posición del módulo en la colonia tiene un efecto significativo sobre su ciclo de vida. Entendemos esta posición como relativa a la cantidad de módulos preexistentes. Muñoz & Cancino (1989) han mostrado que a medida que nuevos módulos son adicionados por gemación en la colonia, disminuye significativamente tanto el consumo de oxígeno como la ingestión de alimento por zoolide. Esta disminución en la actividad meta-

bólica podría estar relacionada con un aumento de la expectativa de vida para los módulos y además con la posibilidad de canalizar energía a reproducción. No existe evidencia en la literatura que nos permita considerar en más detalle la relación entre la tasa metabólica de los módulos, sus expectativas de vida y su reproducción sexual.

La menor longevidad de los módulos de las colonias de *M. isabelleana*, mantenidas en laboratorio, se debe a que a diferencia de lo que ocurre en las otras dos especies estudiadas, en estas no se registró ningún ciclo de degeneración-regeneración de zoolides. El hecho que *M. isabelleana* haya centrado su esfuerzo reproductivo en cohortes de menor edad que las otras dos especies, podría estar relacionado con la menor longevidad de los zoolides y esto asociado con un menor tiempo de vida colonial debido a lo efímero del sustrato utilizado por esta especie (frondas de algas).

En este trabajo se ha descrito que en tres especies de organismos coloniales incrustantes la reproducción sexual se relaciona con aquellos módulos de mayor tiempo de vida en la colonia. Este aporte abre nuevas preguntas sobre el nivel modular de estas poblaciones, por ejemplo: ¿Cuánto puede variar el ciclo de vida de los módulos cuando son incorporadas interacciones con y aloespecíficas entre colonias?

AGRADECIMIENTOS. El primer autor agradece al Dr. Eduardo Fuentes las discusiones y sugerencias sobre este trabajo. Los autores agradecen los comentarios de dos revisores anónimos. Este se realizó gracias al financiamiento del Programa de Investigación DIUC Facultad de Ciencias Biológicas 89-91 y al proyecto FONDECYT 0616-89. M.R. Muñoz es becario de Fundación Andes.

LITERATURA CITADA

- Begon, M., Harper, J.L. & C.R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 876 págs.
- Cancino, J.M., Castañeda, B. & M.C. Orellana (en prensa). Reproductive strategies in bryozoans: experimental test of the effects of conspecific neighbours. Memoires hors Series de la Société des Sciences Naturelles de L'Ouest de la France.
- Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos*, 35: 244-253.
- Hughes, I.P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: A general model with a reef coral example. *American Naturalist*, 123: 778-795.
- Hughes, I.P. & J.H. Connell. 1987. Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *American Naturalist*, 129: 818-829.
- Hughes, I.P. & J.B.C. Jackson. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission and fusion. *Science*, 209: 713-715.
- Jackson, J.B.C. 1983. Biological determinants of present and past sessile animals distributions. In: Tevesz, M.J.C. & P.L. McCall (eds.). Biotic interactions in recent and fossil benthic communities, chapter 2: 39-119. Plenum Publishing Corporation.
- Muñoz, M.R. & J.M. Cancino. 1989. Consecuencias del tamaño colonial en la tasa metabólica de *Cauloramphus spiniferum* (Bryozoa). *Revista Chilena de Historia Natural*, 62: 205-216.
- Palumbi, S.R. & J.B.C. Jackson. 1982. Ecology of cryptic coral reef communities. II Recovery from small disturbance events by encrusting Bryozoa: The influence of "host" species and lesion size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 64: 103-115.

- Palumbi, S.R. & J.B.G. Jackson. 1983. Aging in modular organisms: Ecology of zooid senescence in *Steginoporella* sp. (Bryozoa: Cheilostomata). *Biological Bulletin*, 164: 267-278.
- Siegel, S. & N.J. Castellan, Jr. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill Book Company, U.S.A. Second edition. 399 págs.