

Estudio comparativo de la macrofauna bentónica de un fondo de *Zostera marina* y un fondo arenoso libre de cubierta vegetal

A. Currás, A. Sánchez-Mata & J. Mora

Departamento de Biología Animal, Universidad de Santiago de Compostela
15706 Santiago (La Coruña) Spain.

Résumé : L'étude comparée de la macrofaune benthique en deux stations de la ría de l'Eo (NW Espagne) montre la réelle influence de l'herbier à *Zostera marina*. Le peuplement vivant au sein de l'herbier est caractérisé par des densités, une richesse spécifique et une biomasse plus élevées que celui des sables moyens sans couverture végétale. L'influence de l'herbier se traduit aussi dans la structure trophique des peuplements : les dépositivores montrent des densités plus élevées dans les fonds à *Zostera marina* pendant que les carnivores et suspensivores sont plus abondants dans les sables fins.

L'analyse multivariable et les corrélations entre les paramètres physico-chimiques et les peuplements mettent en évidence que la matière organique, le taux de sable fin, de limons et d'argile sont les facteurs déterminants de la distribution spatiale des espèces ; de plus une évolution temporelle des peuplements en fonction de la saison a été clairement mise en évidence.

Abstract : Intertidal samples were collected from sediments within a seagrass bed (*Zostera marina*) and an adjacent unvegetated area in the Eo estuary (NW Spain) during one year. The vegetated site was characterized by the highest densities, species richness and biomass of the macrofauna from that found at bare substrate. Sediments were coarser in the bare sand than in the grassbed.

Trophic structure is also influenced by the eelgrass : deposit-feeders showed their highest abundance in the seagrass bed whilst carnivores and suspension-feeders were more abundant in the unvegetated area.

Ordination analysis and correlations between physico-chemical parameters and samples reveal that organic matter, fine sands, silt and clay contents, are the discriminant factors in species spatial distribution. Species temporal fluctuation as a function of seasonality has been found as well.

INTRODUCCION

Las relaciones entre la complejidad del hábitat y la riqueza específica y abundancia animal en fondos vegetados, han sido estudiadas ampliamente (Heck & Wetstone, 1977, Orth, 1977 ; Orth & Heck, 1980 ; Young, 1981 ; Stoner, 1983 ; Stoner & Lewis, 1985). En general, incrementos en ambos parámetros están normalmente ligados con un aumento en la complejidad del medio (Orth, 1973 ; Thayer *et al.*, 1975 ; Stoner & Lewis, *op. cit.*). Kikuchi (1980) opina que la estructura de las comunidades animales está relacionada con la diferenciación de la comunidad vegetal en una serie de elementos estructurales (hojas, tallos, etc.) que incrementan el número de hábitats. Pero además, otros factores deben ser tenidos en cuenta, tales como la predación y la competición, la diferencia en la calidad y cantidad de alimento, el tipo de sedimento, etc.

Las costas de Galicia presentan dos especies de zosteráceas : *Zostera marina* L. y *Zostera noltii* Hornem. En un trabajo previo (Currás & Mora, 1991), se delimitaron los fon-

dos ocupados por ambas fanerogamas en la ría del Eo. El objetivo del presente estudio es conocer la influencia de *Zostera marina* sobre la macrofauna de un fondo arenoso, en relación a otro libre de cubierta vegetal, evaluando la influencia de los factores físico-químicos del medio en la distribución de las especies.

LOCALIZACION Y CARACTERISTICAS DE LAS ESTACIONES DE ESTUDIO

Una vez realizada la cartografía de las comunidades bentónicas de la ría del Eo, hemos elegido dos áreas intermareales cercanas representativas de dos fondos distintos (Fig. 1).

La estación 1 (43° 31' 53" N ; 7° 01' 33" W) se encuentra situada en la mayor ensenada de la margen oriental de la ría, y se caracteriza porque su sedimento está colonizado por *Zostera marina*. Aunque se localiza en un área protegida del estuario, está bajo la influencia del agua oceánica, como se pone de manifiesto por las características hidrológicas reflejadas en la Fig. 2.

La estación 2 (43° 31' 39" N ; 7° 02' 13" W) se localiza en un banco de arenas limpias sin cubierta fanerogámica, pero influida por los fondos vegetados próximos. Es un fondo arenoso más expuesto a las corrientes que el precedente.

MATERIAL Y METODOS

Los muestreos se llevaron a cabo entre septiembre de 1984 y septiembre de 1985 con periodicidad bimensual. Se realizaban en marea alta mediante una draga Van Veen de 0,05 m² de superficie de ataque. Se extraían cinco réplicas, de las cuales una se destinaba a los análisis sedimentológicos, y las cuatro restantes se tamizaban en una malla de 1 mm de luz para retener la fauna, que se teñía con rosa de bengala (100 mg/l), y se conservaba en formol al 4 %. Los cálculos efectuados sobre área mínima, haciendo uso de la diversidad específica, ponen de manifiesto como dos muestras extraídas con dicha draga son suficientes en ambas estaciones (Currás, 1990).

La identificación de los diferentes grupos faunísticos se ha hecho a nivel de especie, a excepción de los oligoquetos y nemertinos, que eran tenidos en cuenta en las abundancias pero no identificados.

La diversidad se calculó a partir del índice de diversidad (H) de Shannon-Weaver (Margalef, 1974), y la equitatividad (J) según la fórmula $J = H/H_{\text{máx}}$ (Daget, 1976).

La biomasa se determinó como peso seco libre de cenizas (PSLC). El peso seco era obtenido manteniendo los organismos en una estufa a 110 °C durante veinticuatro horas ; posteriormente, la combustión durante otro tiempo igual, a 550 °C, permitía conocer el peso de las cenizas. Los moluscos y crustáceos eran descalcificados previamente con HCl al 20 %.

El estudio sedimentológico se ha basado en el análisis granulométrico y en la valoración del carbono orgánico. La determinación del carbono se hizo mediante un analizador automático ; según Trask (1932), representa un 58 % de la materia orgánica.

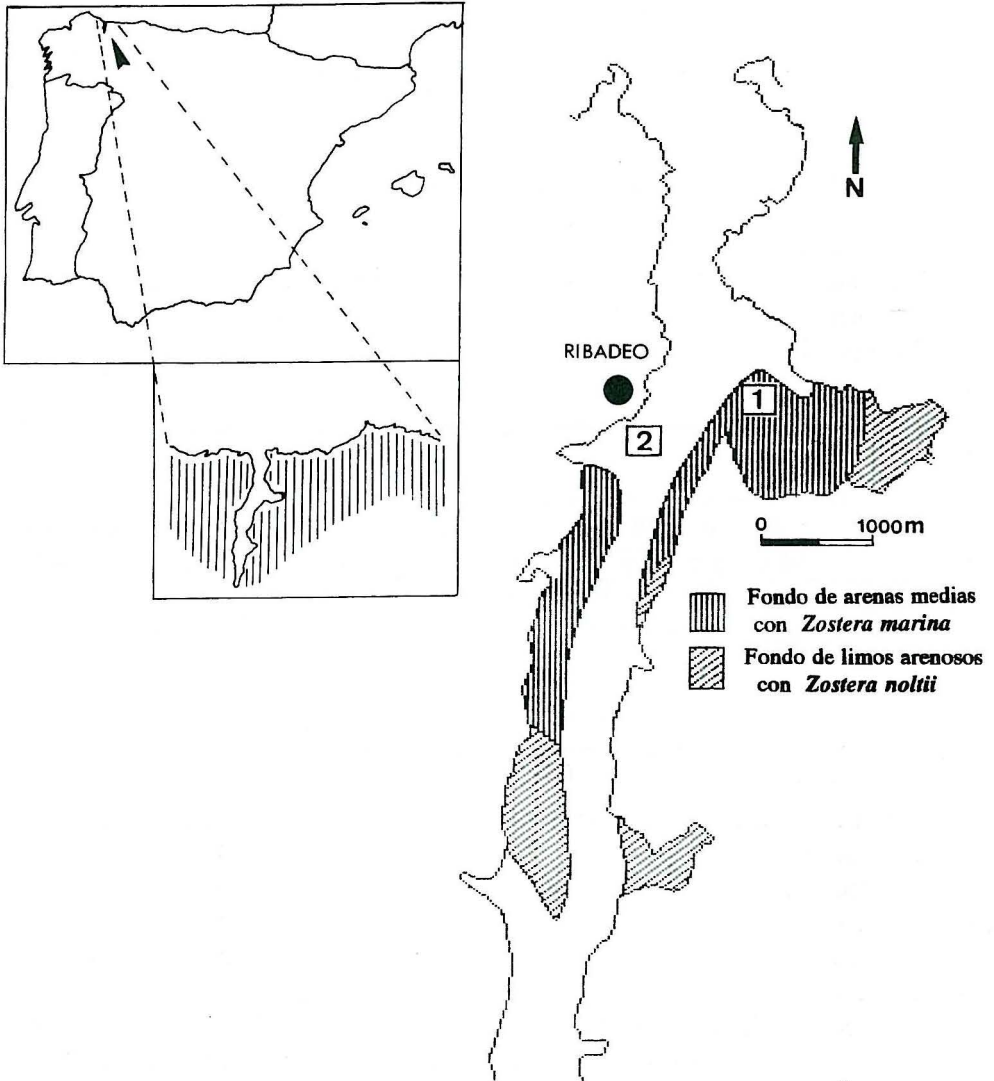
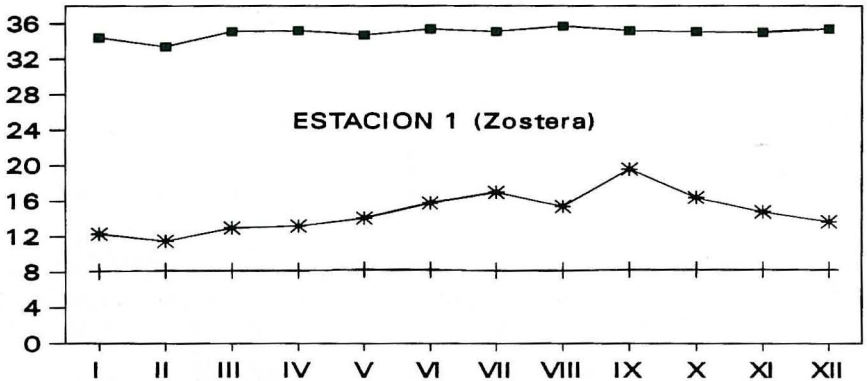


Fig. 1 : Distribución de *Zostera* spp. en la ría del Eo, y localización de las estaciones de muestreo.

Grupos tróficos :

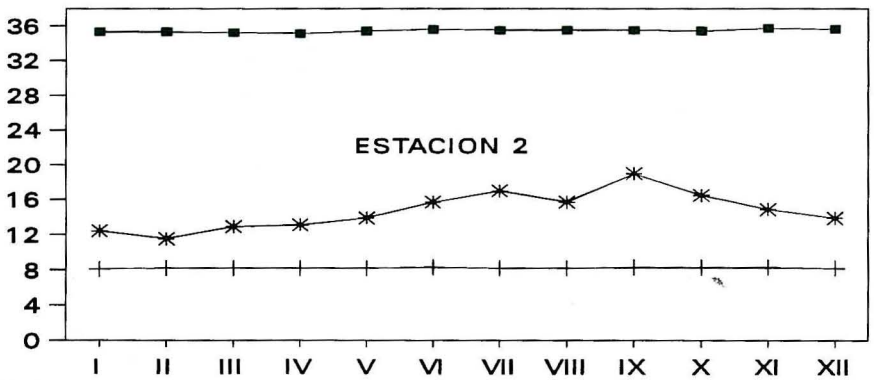
La capacidad de muchas especies de variar su sistema alimentario adaptándose a los cambios de nutrientes, hace muy compleja su clasificación trófica. Hemos optado por referirnos a la dieta preferente, incluyendo en el Anexo I la categoría trófica de las principales especies en ambos fondos. Los grupos establecidos han sido los adoptados por Fauchald y

† pH * ° C ■ SALINIDAD



pH	8,1	8,2	8,2	8,2	8,3	8,3	8,2	8,2	8,3	8,3	8,3	8,3
° C	12,3	11,5	13	13,2	14,1	15,8	17	15,4	19,6	16,4	14,8	13,7
SALINIDAD	34,4	33,4	35,1	35,2	34,7	35,4	35,1	35,7	35,2	35,1	35	35,4

† pH * ° C ■ SALINIDAD



pH	8,1	8,2	8,2	8,2	8,2	8,3	8,2	8,2	8,3	8,3	8,3	8,2
° C	12,4	11,5	12,9	13,1	13,9	15,7	17	15,7	19	16,5	14,9	13,9
SALINIDAD	35,3	35,3	35,2	35,1	35,4	35,6	35,5	35,5	35,5	35,4	35,7	35,6

Fig. 2 : Variación de la temperatura, salinidad, y pH, en el agua de fondo de las estaciones de muestreo, durante 1991. Las medidas se han tomado en pleamar.

Jumars (1979) para los anélidos poliquetos : depositívoros de superficie, depositívoros de subsuperficie, suspensívoros, carnívoros, herbívoros y omnívoros.

Análisis multivariante :

Las muestras estudiadas se compararon en base a su composición específica. La ordenación de muestras y especies se efectuó mediante el programa estadístico Canoco (*canonical community ordination*) de Ter Braak (1988), utilizando el análisis de correspondencias Decorana -DCA- (Hill, 1979) con la opción *detrending* mediante segmentos, aconsejada por Ter Braak (*op. cit.*).

Se aplicó este análisis a la matriz formada por las abundancias de las especies en las muestras, previa transformación mediante la expresión $\log(x+1)$, y prescindiendo de las especies raras. Asimismo, las coordenadas correspondientes a la ordenación de las muestras, se correlacionaron con las variables medioambientales por medio del coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Snedecor, 1956). Los parámetros físico-químicos incluidos en el análisis fueron : clase granulométrica (arenas gruesas GR, arenas medias ME, arenas finas FI, limos LI, arcillas ARC), coeficiente de selección (So), mediana (MED) y materia orgánica (MAOR).

TABLA I

Características granulométricas y contenido de materia orgánica de las muestras (GR = arenas gruesas; ME = arenas medias ; FI = arenas finas ; LI = limos ; ARC = arcillas ; So = coeficiente de selección ; MED = mediana ; MAOR = materia orgánica).

ESTACION 1	GR	ME	FI	LI	ARC	So	MED	MAOR
IX-84	4	19,7	56,7	10,9	8,7	1,78	0,1	1,5
XI-84	3	13,3	59,1	15,5	9,1	1,79	0,09	1,6
I-85	9,8	15,5	48,9	16,1	9,7	2,05	0,1	1,7
III-85	9,3	16,8	47,9	18,4	7,6	2,05	0,1	1,4
V-85	2	25	54,8	4,9	13,3	1,91	0,11	1,5
VII-85	4,5	16,4	53,2	10,7	15,2	1,98	0,09	1,4
IX-85	0,1	11,1	51,3	26,8	10,7	2,05	0,07 ^x	3,1

ESTACION 2	GR	ME	FI	LI	ARC	So	MED	MAOR
IX-84	2	60,5	36,9	0,6	---	1,45	0,26	0,34
XI-84	1,8	67,7	30	0,5	---	1,45	0,26	0,28
I-85	1,9	67,1	30,6	0,4	---	1,45	0,26	0,34
III-85	1,8	67,6	30,2	0,4	---	1,45	0,26	0,28
V-85	1,6	60,8	37,1	0,5	---	1,46	0,24	0,43
VII-85	1,7	58,8	39	0,5	---	1,5	0,23	0,29
IX-85	1	50	42,5	6,5	---	1,56	0,24	0,24

RESULTADOS

SEDIMENTOLOGICOS

Las arenas constituyen la porción textural más importante en ambos fondos, destacando las arenas finas en la estación 1 (47,9 - 59,1 %) con niveles de limos y arcillas que oscilan entre 18,2 y 37,5 %, y las arenas medias en la estación 2 (50 - 67,7 %), prácticamente desprovistas de pelitas (Tabla I). El coeficiente de selección permite considerar a los sedimentos de *Zostera marina*, en general, como pobremente seleccionados, mientras que los desprovistos de cubierta vegetal ofrecen siempre una selección moderada.

Los niveles de materia orgánica en el sedimento difieren también entre las dos áreas. Las arenas con *Zostera* alcanzan un promedio de 1,7 %, advirtiéndose incrementos desde el verano hasta el invierno. Por el contrario, las arenas limpias de la estación 2 sólo consiguen un promedio de 0,31 %, y su evolución anual es poco clara.

FAUNISTICOS

El anexo I refleja las especies más importantes de ambos fondos, incluidas en el análisis multivariante. Un total de 106 especies se han recogido en el fondo de *Zostera marina*, frente a las 58 obtenidas en las arenas no vegetadas.

Tanto la riqueza específica, como la densidad y biomasa, difieren de forma notoria entre los dos fondos, observándose siempre valores mucho más elevados en las arenas con *Zostera*. Sin embargo, la tendencia experimentada por ambas estaciones a lo largo del año, parece ser muy similar : mínima riqueza específica en los meses de invierno y primavera, y máxima durante el verano ; densidad mostrando dos picos situados en invierno y verano, y semejante comportamiento para la biomasa.

La riqueza específica media del fondo de *Zostera* (55 especies) contrasta con la encontrada en la estación 2 (28 especies). El área vegetada soporta además una mayor número de especies epifaunales, que se incrementa durante la primavera y el verano (Fig. 3).

La densidad es otro parámetro diferencial entre ambos fondos. Mientras que el fondo vegetado soporta una densidad media de 16 754 ind/m², las arenas limpias no vegetadas sólo consiguen 1 293 ind/m². Los incrementos de las especies infaunales durante el otoño e invierno, y de las epifaunales en el verano, son los responsables de los dos máximos anuales (Fig. 4).

La infauna de las arenas con *Zostera* está dominada por poliquetos (*Mediomastus fragilis*, *Capitella capitata*, *Aonides oxycephala*, *Exogone hebes*, *Euclymene oerstedii*, *Notomastus latericeus*), y un molusco (*Loripes lacteus*) ; este grupo de especies aparece en todas las muestras en gran número. La epifauna, que en este tipo de fondo supone una dominancia comprendida entre el 24,3 y el 54,7 %, está monopolizada por *Bittium reticulatum*, seguido a mucha distancia por diferentes especies de anfípodos (*Gammarella fucicola*, *Phthisica marina*, *Microdeutopus stationis*, *Amphitoe neglecta*, *Gammarus locusta*, *Dexamine spinosa*, etc.). Estas especies epifaunales parecen estar relacionadas con la

ANEXO 1

Abundancia ind/m² y categoría trófica de las especies más importantes incluidas en el análisis multivariante (CR = carnívoro ; DS = depositívoro de superficie, HR = herbívoro ; NC = necrófago ; OM = omnívoro ; PR = parásito ; DSB = depositívoro de subsuperficie ; SS = suspensívoro).

ESTACION 1	IX-84	XI-84	I-85	III-85	V-85	VII-85	IX-85	TROF.
MOLUSCOS								
<i>Abra alba</i> (ABA)	5	30	20	30	50	75	50	DS
<i>Abra ovata</i> (ABO)	---	---	---	---	---	85	25	DS
<i>Bittium reticulatum</i> (BIR)	5 680	4 090	4 590	3 320	4 120	6 700	7 420	DS
<i>Brachystomia rissoides</i> (BRR)	40	---	---	---	---	30	---	PR
<i>Calyptraea chinensis</i> (CAC)	5	---	---	---	---	20	---	SS
<i>Hiatella arctica</i> (HIA)	5	---	---	---	20	---	---	SS
<i>Hinia reticulata</i> (HIR)	30	20	30	30	50	20	50	NC
<i>Lepidochitona cinereus</i> (LEC)	5	---	10	---	---	10	---	OM
<i>Loripes lacteus</i> (LOL)	1 055	1 760	1 310	1 540	1 070	1 170	920	SS
<i>Lucinona borealis</i> (LUB)	130	160	140	170	100	180	160	SS
<i>Modiolus modiolus</i> (MOM)	20	10	30	---	---	---	---	SS
<i>Mysella bidentata</i> (MYB)	155	120	150	130	125	150	50	SS
<i>Parvicardium exiguum</i> (PAE)	5	130	40	20	---	---	30	SS
<i>Tellina fabula</i> (FAF)	20	20	---	---	---	---	20	DS
<i>Tellina tenuis</i> (ANT)	20	---	20	---	20	10	---	DS
<i>Thyasira flexuosa</i> (THF)	20	30	---	10	---	---	40	DS
<i>Thracia phaseolina</i> (THP)	65	70	50	60	20	30	55	SS
<i>Venerupis pullastra</i> (VEP)	85	160	10	40	20	150	40	SS
<i>Venerupis aurea</i> (VEA)	5	---	---	---	---	50	---	SS
POLIQUETOS								
<i>Anatides groenlandica</i> (ANG)	65	50	70	90	190	100	90	CR
<i>Aonides oxycephala</i> (AOO)	2 430	340	1 290	440	315	830	80	DS
<i>Capitella capitata</i> (CAP)	850	590	2 110	670	470	690	480	DS
<i>Cirrophorus furcatus</i> (CIF)	---	---	70	20	---	---	---	DS
<i>Euclymene oerstedii</i> (EUO)	635	970	820	1 030	620	510	630	DSB
<i>Eumida sanguinea</i> (EUS)	---	20	---	---	---	---	---	OM
<i>Exogone hebes</i> (EXH)	500	800	1 710	245	400	1 120	700	HR
<i>Exogone naidina</i> (EXN)	10	---	100	50	10	10	---	HR
<i>Glycera gigantea</i> (GLG)	5	5	5	5	---	---	---	CR
<i>Glycera tridactyla</i> (GLT)	5	10	10	20	20	---	40	CR
<i>Harmothoe sp</i> (HAR)	---	---	---	---	5	20	---	CR
<i>Heteromastus filiformis</i> (HEF)	10	10	40	20	5	60	---	DSB
<i>Lagis koreni</i> (LAR)	---	20	---	---	---	10	10	DSB
<i>Lumbrinereis impatiens</i> (LUI)	15	---	---	---	---	40	---	CR
<i>Lumbrinereis latreilli</i> (LUL)	80	30	30	35	105	---	10	CR
<i>Mediomastus fragilis</i> (MEF)	3 150	2 200	3 940	3 050	3 500	3 790	1 280	DSB
<i>Mysta picta</i> (MYP)	5	---	---	30	30	20	10	CR
<i>Nephtys hombergii</i> (NEH)	20	30	10	---	---	---	60	CR
<i>Notomastus latericeus</i> (NOL)	450	520	520	470	820	1 050	1 000	DSB
<i>Owenia fusiformis</i> (OWF)	35	20	20	460	40	30	---	DS
<i>Paradoneis armata</i> (PAA)	---	---	---	---	---	---	5	DS
<i>Pholoe minuta</i> (PHM)	10	20	60	20	10	---	---	CR
<i>Platynereis dumerilii</i> (PLD)	270	150	280	190	110	140	240	HR
<i>Polyopthalmus pictus</i> (POP)	5	5	---	---	---	---	---	DS
<i>Prionospio cirrifera</i> (PRC)	10	40	180	540	150	240	10	DS
<i>Prionospio malmgreni</i> (PRM)	5	30	40	---	---	30	20	DS
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (PRK)	5	10	20	---	10	---	---	CR
<i>Scolecopsis fuliginosa</i> (SCF)	145	50	85	100	160	140	90	DS
<i>Sphaerosyllis xarifae</i> (SPX)	---	---	15	---	5	---	---	CR

<i>Spio filicornis</i> (SPF)	40	90	510	640	410	135	55	DS
<i>Spiophanes bombyx</i> (SPB)	---	---	---	10	30	---	---	DS
<i>Sthenelais boa</i> (STB)	---	5	---	---	---	5	40	CR
<i>Syllidia armata</i> (SYA)	145	---	60	25	20	30	---	CR
<i>Syllis garciai</i> (SYG)	70	80	50	100	100	10	30	CR

CRUSTACEOS

<i>Apeudes latreillii</i> (APL)	100	110	100	125	215	190	95	DS
<i>Arylus guttatus</i> (ATG)	10	---	---	10	---	---	---	DS
<i>Amphitoe neglecta</i> (AMN)	25	20	50	20	20	50	50	DS
<i>Dexamine spinosa</i> (DES)	15	30	---	---	10	---	30	DS
<i>Gammarella fucicola</i> (GAF)	125	230	30	---	10	60	240	DS
<i>Gammarus locusta</i> (GAL)	505	10	---	---	---	---	20	DS
<i>Liocarcinus arcuatus</i> (LIA)	15	5	---	30	---	40	---	CR
<i>Microdeutopus stationis</i> (MIS)	65	40	40	---	20	10	200	DS
<i>Perioculodes longimanus</i> (PEL)	---	10	---	---	30	10	10	DS
<i>Phtisica marina</i> (PTM)	70	160	---	---	10	30	50	CR

EQUINODERMOS

<i>Amphipholis squamata</i> (AMS)	25	40	50	10	30	100	110	DS
-----------------------------------	----	----	----	----	----	-----	-----	----

OTROS GRUPOS

<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (ANP)	---	30	30	10	---	---	---	CR
<i>Anoplodactylus pigmaeus</i> (ANY)	---	---	140	---	20	---	---	CR
<i>Anemonia viridis</i> (ANV)	20	70	10	10	10	40	30	CR
<i>Cereus pedunculatus</i> (CEP)	---	---	---	5	5	---	---	CR
<i>Golfingia minuta</i> (GOM)	5	---	5	10	10	---	---	DS
<i>Nemertinos spp.</i> (NEM)	165	160	120	50	60	50	85	CR
<i>Oligoquetos spp.</i> (OLI)	370	1 720	900	940	270	990	390	DS

ESTACION 2	IX-84	XI-84	I-85	III-85	V-85	VII-85	IX-85	TROF.
------------	-------	-------	------	--------	------	--------	-------	-------

MOLUSCOS

<i>Brachystomia rissoides</i> (BRR)	---	---	---	50	5	5	5	PR
<i>Cerastoderma edule</i> (CEE)	80	80	130	95	30	70	60	SS
<i>Cylichna cylindracea</i> (CYC)	5	---	---	---	10	15	---	CR
<i>Hinia reticulata</i> (HIR)	5	15	110	25	10	20	10	NC
<i>Montacuta ferruginosa</i> (MOF)	5	---	---	---	15	20	---	SS
<i>Mysella bidentata</i> (MYB)	10	5	---	40	15	90	5	SS
<i>Philine aperta</i> (PHA)	20	15	---	---	---	---	---	CR
<i>Spisula sp.</i> (SPI)	---	---	5	---	---	5	5	SS
<i>Tellina tenuis</i> (ANT)	140	195	250	340	350	240	140	SS
<i>Thracia phaseolina</i> (THP)	15	---	20	15	10	360	80	SS

POLIQUETOS

<i>Anaitides groenlandica</i> (ANG)	5	---	---	5	---	5	15	CR
<i>Capitella capitata</i> (CAP)	---	---	---	5	---	105	---	DSB
<i>Clymenura clypeata</i> (CLC)	10	45	70	125	120	355	65	DSB
<i>Eteone longa</i> (ETL)	175	90	30	65	35	35	235	CR
<i>Euclymene oerstedii</i> (EUO)	50	70	65	30	60	20	100	DSB
<i>Eumida sanguinea</i> (EUS)	10	---	---	---	---	---	35	OM
<i>Exogone hebes</i> (EXH)	---	5	---	---	---	10	5	HR
<i>Glycera tridactyla</i> (GLT)	---	---	---	---	---	---	5	CR
<i>Mediomastus fragilis</i> (MEF)	---	---	---	5	---	5	---	DSB
<i>Nephtys cirrosa</i> (NEC)	165	110	130	85	70	25	120	CR
<i>Notomastus latericeus</i> (NOL)	---	---	5	---	---	15	---	DSB
<i>Owenia fusiformis</i> (OWF)	---	---	---	5	---	---	---	DS
<i>Paradoneis armata</i> (PAA)	10	---	5	5	---	---	5	DS
<i>Phylo foetida</i> (PHP)	5	25	15	5	---	---	55	DSB
<i>Polycirrus plumosus</i> (POL)	85	55	30	50	75	320	25	DS

<i>Prionospio malmgreni</i> (PRM)	---	---	---	---	---	5	---	DS
<i>Pygospio elegans</i> (PYE)	15	---	---	---	5	35	---	DS
<i>Scolecopsis cantabra</i> (SCC)	45	65	20	30	35	35	45	DS
<i>Spio filicornis</i> (SPS)	---	20	---	---	25	395	170	DS
<i>Spiofanus bombyx</i> (SPB)	5	5	---	5	5	20	---	DS
<i>Streptosyllis websteri</i> (STW)	15	5	---	---	---	---	5	CR
CRUSTACEOS								
<i>Apeudes latreillii</i> (APL)	25	15	15	20	5	35	35	DS
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (BAG)	10	5	10	35	15	60	15	DS
<i>Leucothoe incisa</i> (LEI)	30	35	---	20	5	30	50	DS
<i>Urothoe brevicornis</i> (URB)	10	5	15	---	15	5	---	DS
<i>Urothoe poseidonis</i> (URP)	5	5	---	5	5	35	---	DS
<i>Urothoe pulchella</i> (URL)	20	30	15	25	30	35	110	DS
EQUINODERMOS								
<i>Echinocardium cordatum</i> (ECC)	5	---	---	---	5	---	45	DS
OTROS GRUPOS								
Nemertinos spp. (NEM)	40	30	20	10	15	50	35	CR

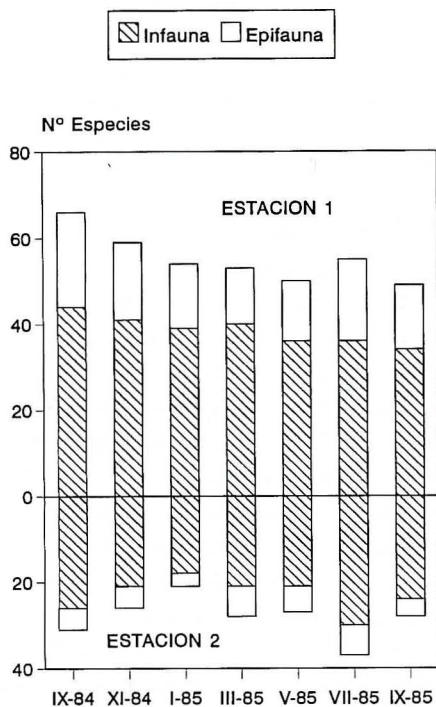


Fig. 3 : Variación de la riqueza específica en ambos fondos.

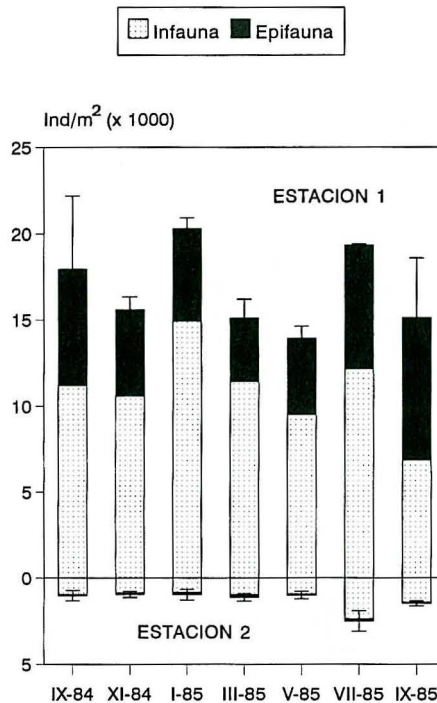


Fig. 4 : Variación de la densidad de la macrofauna en las dos estaciones, y desviación estandar de las réplicas de cada muestra.

vegetación y son responsables de las variaciones temporales de la riqueza específica, destacando solamente durante los meses estivales y otoñales.

La infauna de las arenas sin *Zostera* está constituida, basicamente, por *Tellina tenuis*, *Clymenura clypeata*, *Nephtys cirrosa*, *Eteone longa*, *Polycirrus plumosus* y *Spio filicornis*. La epifauna, poco importante, se debe a anfipodos : *Leucothoe incisa* y *Bathyporeia guilliamsoniana* son las especies que aportan mayores densidades.

La biomasa de ambos fondos en PSLC (Fig. 5), muestra un comportamiento paralelo al de la densidad, con un máximo situado en enero de 1985 (24,1 g/m² en la estación 1, y 16,2 g/m² en la estación 2), y un pico menos acusado durante el verano de 1985 (15,7 g/m² en la estación 1, y 5,9 g/m² en la estación 2). La considerable biomasa de la estación 2 en enero, es consecuencia de un aumento anormal en la densidad de *Hinia reticulata*, cuyos individuos frecuentemente aparecen agregados ; de aquí que este valor tan alto no sea significativo para el estudio de la evolución seguida por la estación libre de cubierta vegetal. Por su parte, en la estación de *Zostera marina* el pico tan acusado del mismo mes se debe a la exuberancia de poliquetos infaunales y al importante peso individual que supone *Carcinus maenas*.

La biomasa media, 16,5 g/m² en la estación 1, frente a 7 g/m² en la estación 2, refleja la mayor riqueza del fondo de *Zostera*. En este fondo, los moluscos son el grupo que mayor

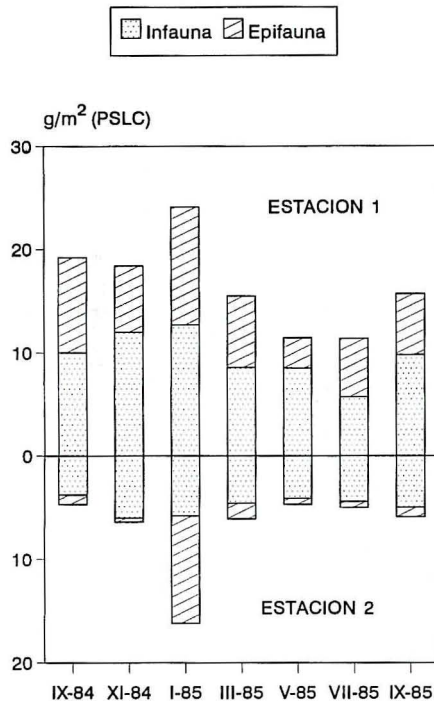


Fig. 5 : Oscilación de la biomasa de la macrofauna (peso seco libre de cenizas) en ambos fondos.

biomasa aporta (7,8 g/m² de promedio), destacando en los meses de verano ; sólo *Bittium* y *Loripes* suponen una biomasa media de 4,1 g/m². Los poliquetos deben sus altas biomásas (4,33 g/m² de biomasa media) a *Euclymene*, *Notomastus*, *Aonides* y *Mediomastus* ; sus máximos se localizan en invierno. Los crustáceos exhiben un comportamiento bastante arbitrario, aunque la tendencia es a conseguir las mayores biomásas en los meses estivales y mínimas en el invierno.

En el fondo libre de cubierta vegetal la evolución de la biomasa es prácticamente superponible a la de los moluscos. Son éstos los que predominan en todas las muestras con máximos a comienzos del invierno. Las especies de mayor biomasa son *Cerastoderma edule* y *Tellina tenuis* (3,7 y 0,42 g/m² de biomasa media, respectivamente). Los poliquetos y crustáceos poseen biomásas muy reducidas y oscilaciones poco acusadas.

Los índices de diversidad calculados alcanzan valores más altos en las arenas limpias, en las que hay una distribución más homogénea de los individuos entre todas las especies (Fig. 6). La evolución anual de H es distinta en ambas estaciones : mientras que en las arenas de *Zostera* se alcanza el máximo durante el invierno (marzo 85 = 3,8), en las arenas sin cubierta vegetal se consigue en el verano (septiembre 84 = 3,95 ; septiembre 85 = 4,08), como resultado de un incremento en el número de especies. La equitatividad es otro parámetro diferencial entre ambos fondos : la estación con *Zostera* presenta valores moderados

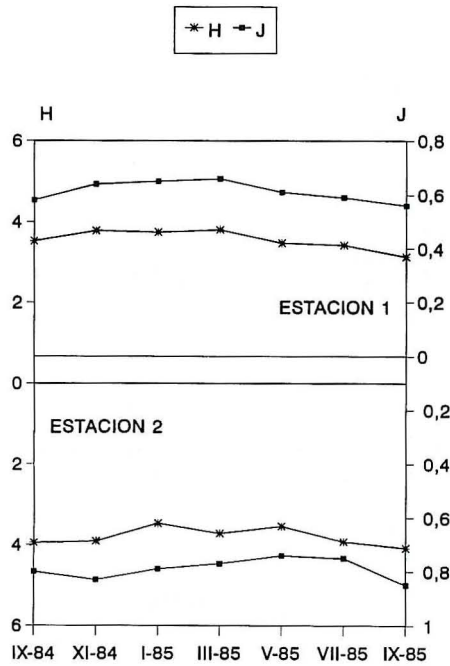


Fig. 6 : Variación de los Indices de diversidad de las muestras.

(0,56 - 0,66), y las arenas no vegetadas poseen siempre niveles mucho más altos (0,74 - 0,85).

Grupos tróficos :

El fondo de *Zostera* tiene como grupo trófico dominante a los depositívoros de superficie (Fig. 7), representados fundamentalmente por *Bittium reticulatum* y *Aonides oxycephala*. Las mayores dominancias se alcanzan en los meses estivales (54 % en septiembre de 1984 ; 60 % en septiembre de 1985). Durante el invierno, la pérdida de parte del tapiz vegetal conlleva los niveles más bajos (41 % en enero de 1985).

Los depositívoros de subsuperficie, segundo grupo en importancia en estos fondos vegetados, deben su amplia representación a las familias Capitellidae (*Mediomastus*, *Capitella* y *Notomastus*) y Maldanidae (*Euclymene*). Sus mayores abundancias tienen lugar a lo largo del invierno y primavera (37 % en enero de 1985 y 39 % en mayo de 1985), momentos en los que los depositívoros de superficie consiguen sus mínimos.

La evolución de los suspensívoros está condicionada en todo momento por los bivalvos *Loripes lacteus* y *Lucinona borealis*. Ambas especies se encuentran entre los rizomas de *Zostera marina*, apareciendo siempre como formas jóvenes. Aunque la tendencia que muestra este grupo es poco clara, parecen estar mejor representados durante el otoño e invierno (16 % en noviembre de 1984, y 13 % en marzo de 1985).

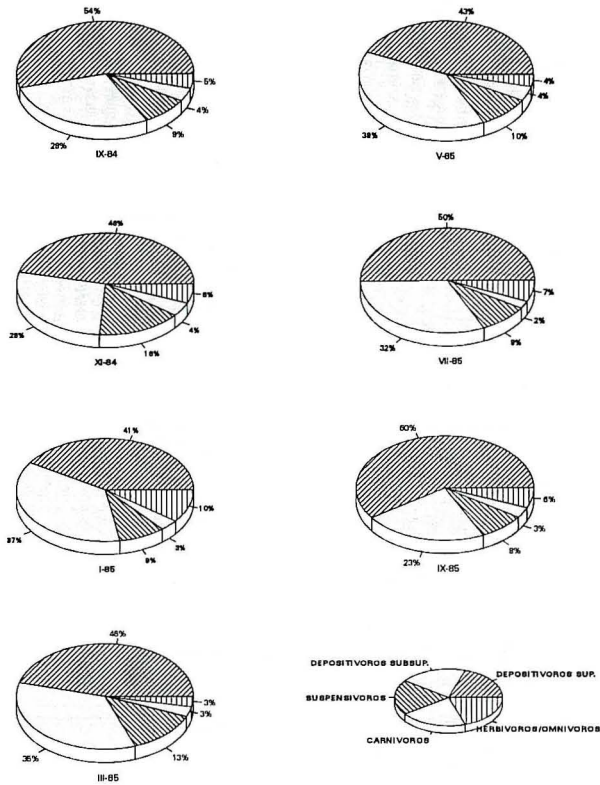


Fig. 7 : Dominancia de los distintos grupos tróficos en la estación 1, en función de sus efectivos.

Los herbívoros constituyen el cuarto grupo en importancia. La presencia de *Zostera marina* y algas asociadas hace que destaquen desde el verano hasta el invierno. Las especies más significativas son *Platynereis dumerilii* y *Exogone hebes*.

Finalmente, los carnívoros están presentes siempre, aunque con escasa dominancia (2-4 %). Se trata de poliquetos (familias Glyceridae, Nephtidae, Phyllodocidae y Syllidae) y nemertinos.

En las arenas libres de *Zostera marina*, los depositívoros de superficie son también dominantes (Fig. 8), pero, en este caso, se trata de organismos infaunales tales como *Tellina tenuis*, *Polycirrus plumosus*, *Urothoe* spp. o *Scolecipis cantabra*. Las mayores abundancias tienen lugar en primavera (mayo 1985) como consecuencia del reclutamiento de *Tellina*, alcanzando un 58 %.

Los depositívoros de subsuperficie, representados por la familia Maldanidae (*Clymenura clypeata* y *Euclymene oerstedii*), suponen en este tipo de fondo una menor dominancia (7-20 %). Su lugar es ocupado por los carnívoros y necrófagos tales como *Nephtys cirrosa*, *Eteone longa*, nemertinos, o *Hinia reticulata*, que incrementan su presencia en los meses de verano (42 % en septiembre de 1984 ; 29 % en septiembre de 1985).

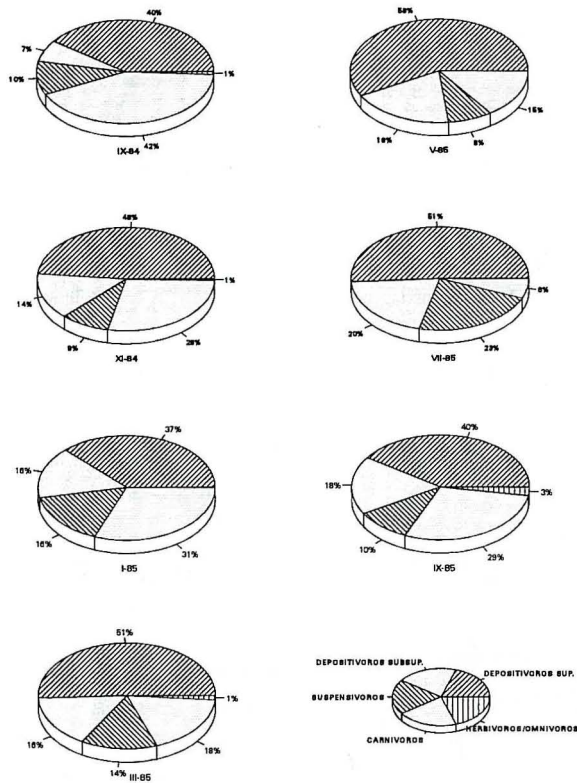


Fig. 8 : Dominancia de los distintos grupos tróficos en la estación 2, en función de sus efectivos.

Los suspensívoros son frecuentes en las arenas limpias superficiales. Son moluscos bivalvos tales como *Cetastoderma edule*, *Thracia phaseolina* y *Mysella bidentata*, que se ven favorecidos por las corrientes del medio.

ANALISIS MULTIVARIANTE

Como muestra la tabla II, los dos primeros ejes de la ordenacion decorana explican el 92 % de la varianza total acumulada, de los cuales el eje I absorbe por sí solo el 80 % ; los ejes III y IV sólo acumulan el 8 % de la varianza y no se correlacionan con ninguno de los factores físico-químicos medidos.

Las figuras 9 y 10 reflejan la ordenación de las muestras y especies con respecto a los ejes I y II. En ambas figuras se puede advertir la separación de dos grupos de estaciones-muestras bien delimitados.

Con relación a las muestras (Fig. 9) se observa que el primer eje se presenta fuertemente asociado a las variaciones ligadas a los factores edáficos del medio. Así, en la parte positiva de dicho eje se encuentran agrupadas las estaciones sin cubierta fanerogámica (B-1/B-7),

TABLA II

Autovalores y porcentajes de varianza acumulada de los cuatro primeros ejes en el AFC.

	AUTOVALOR	VARIANZA ACUMULADA
EJE I	0,654	80,05 %
EJE II	0,097	91,92 %
EJE III	0,047	97,67 %
EJE IV	0,019	100,00 %

caracterizadas por su alto contenido en arenas medias. Constituyen un grupo denso, lo que nos indica la gran homogeneidad entre todas ellas. En una posición muy próxima al origen de coordenadas, se sitúan las muestras del fondo de *Zostera marina* (A-1/A-7), caracterizadas por sus altos porcentajes de arenas finas y pelitas y coeficiente de selección elevado. Este segundo grupo de estaciones se encuentra además asociado al eje II, el cual detecta las variaciones ocasionadas por la estacionalidad ; de esta forma, en el grupo de estaciones que se distribuye a lo largo de la parte positiva del eje 2 distinguimos dos subgrupos, el superior constituido por las muestras estivales de la estación A (A-1, A-2, A-6 y A-7) y el situado en el origen, formado por las muestras invernales (A-3, A-4 y A-5).

En lo concerniente a la distribución de las especies (Fig. 10) se definen también dos grandes grupos siguiendo las mismas pautas de interpretación de los ejes que para las muestras.

Una agrupación formada por las especies de las muestras de arenas limpias sin vegetación fanerogámica ; se trata de un grupo denso correlacionado positivamente con el eje I y localizado hacia el extremo positivo de dicho eje. La notable concentración de especies nos indica que éstas se encuentran muy relacionadas entre sí, apareciendo en casi todas las muestras.

Un número de especies transicionales se sitúan entre los dos grupos principales (*Thracia phaseolina*, *Anaitides groenlandica*, *Spio filicornis*, *Euclymene oerstedii*, *Apseudes latreillii*, *Mysella bidentata*, etc.), se trata de especies representativas del fondo de *Zostera*, pero presentes también en las arenas limpias durante algunos meses del año, posiblemente por influencia de los fondos vegetados cercanos : es el caso de *Exogone hebes*, *Capitella capitata*, *Notomastus latericeus*, *Glycera trydactyla* o *Prionospio malmgreni*.

El segundo gran grupo, que asocia las especies de fondos sedimentarios fangosos, es el situado en la parte negativa del eje I y que se distribuye, al igual que las muestras, a lo largo del eje II como efecto de las variaciones estacionales : en el extremo positivo de este eje se encuentra un grupo de especies fitófagas, la mayor parte de ellas anfípodos : *Gammarus locusta*, *Dexamine spinosa*, *Perioculodes longimanus*, *Gammarella fucicola* y *Amphitoe neglecta*, que marcan su aparición y mayor abundancia en los meses estivales debido al incremento de cubierta vegetal y algal durante esta época del año ; en este núcleo positivo

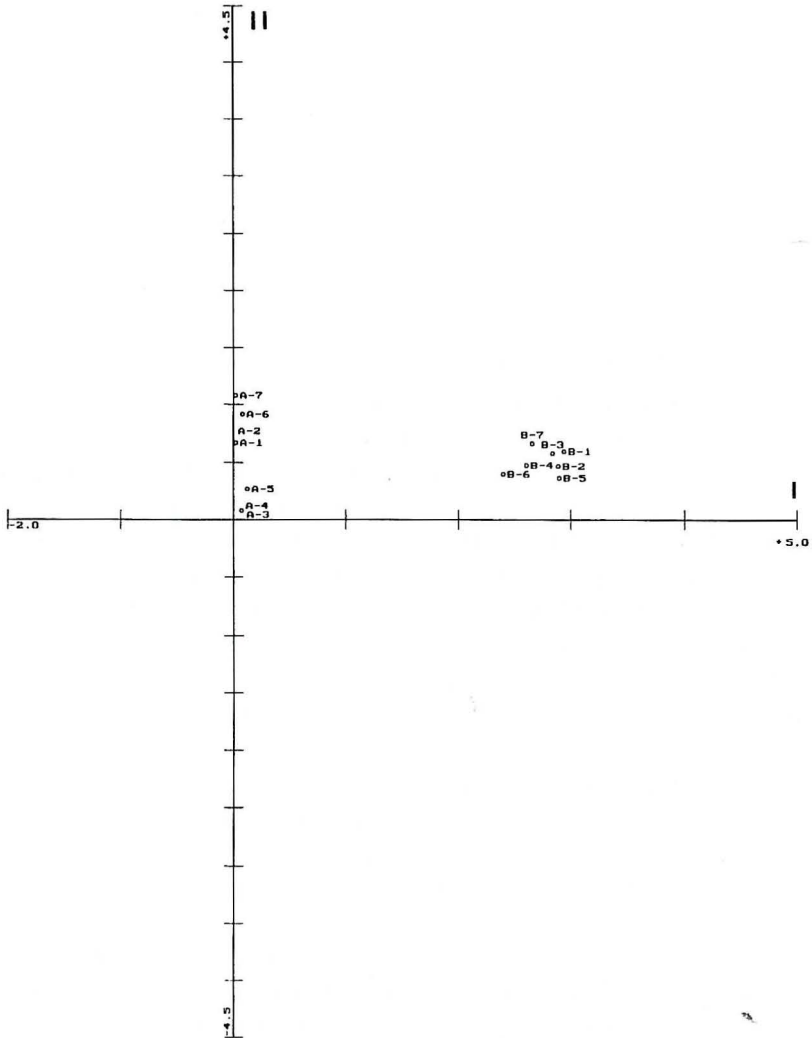


Fig. 9 : Análisis multivariante. Distribución de las muestras sobre los ejes I y II. (A = estación 1 ; B = estación 2 ; 1 = IX/84 ; 2 = XI/84 ; 3 = I/85 ; 4 = III/85 ; 5 = V/85 ; 6 = VII/85 ; 7 = IX/85).

indicador del verano, aparecen además, juveniles de bivalvos propios de las praderas de *Zostera* de fondos fangosos como *Abra ovata*, *Venerupis pullastra* y *Venerupis aurea*, así como un número de especies ocasionales : *Sthenelais boa* o *Lagis koreni* que aparecen solamente en los meses estivales en los que las fracciones de arenas gruesas y medias del sedimento son poco destacables.

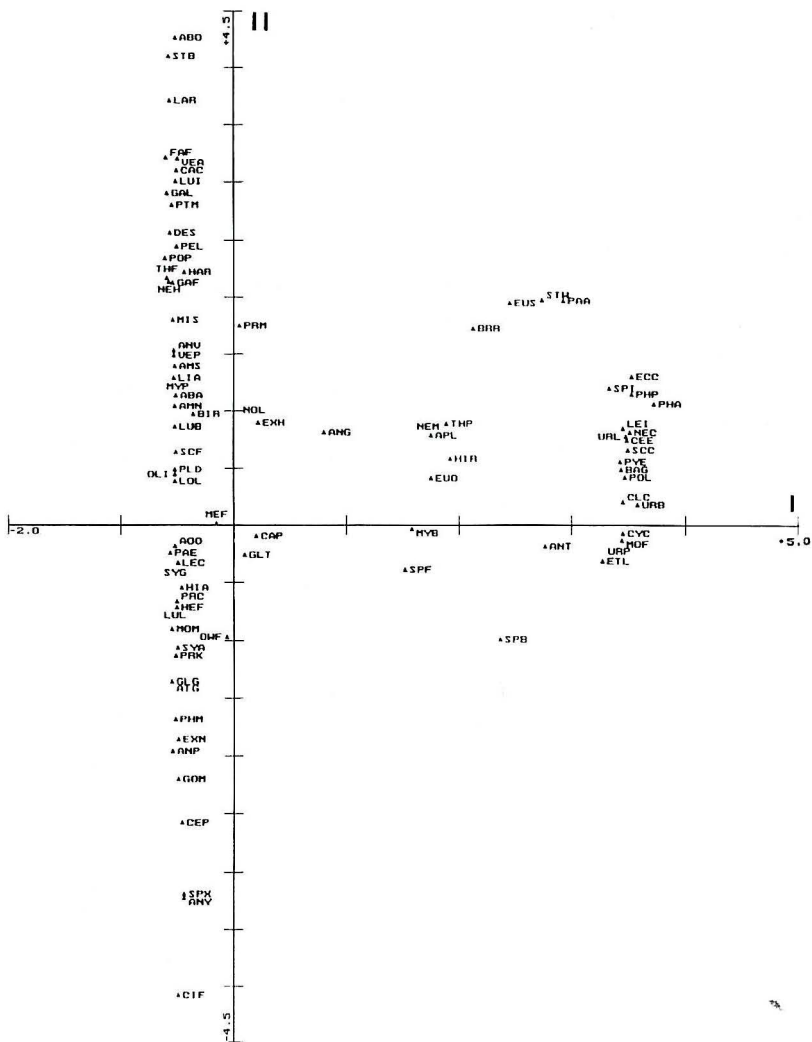


Fig. 10 : Análisis multivariante. Distribución de las especies sobre los ejes I y II.

Las especies situadas alrededor del origen de coordenadas indican, por su posición, una presencia constante durante todo el año ; se trata por lo general de especies oportunistas (Glémarec & Hily, 1981) con abundancias elevadas, que no sufren variaciones importantes en el tiempo y cuyas oscilaciones mensuales dependen de otros factores : *Mediomastus fragilis*, *Capitella capitata*, *Scolelepis fuliginosa* y *Aonides oxycephala*.

Finalmente, en el extremo negativo del eje II se localizan las especies con mayores abundancias y presencias durante el invierno y poco frecuentes en general como *Cirrophorus furcatus*, *Anoplodactylus pygmaeus*, *Sphaerosyllis xarifae*, *Cereus pedunculatus*, etc., cuya presencia se limita a muestras con porcentajes apreciables de las fracciones gruesa y media. Son representantes de la epifauna de arenas heterogéneas.

CORRELACION CON LOS PARAMETROS FISICO-QUIMICOS DEL MEDIO

La tabla III pone de manifiesto las correlaciones entre las coordenadas de los ejes I y II y los valores de los parámetros físico-químicos.

El eje I se correlacionó positivamente, a un nivel de significación del 0,01, con las arenas medias y la mediana ; negativamente muestra fuertes correlaciones con las arenas finas, las arcillas, el coeficiente de selección, la materia orgánica y los limos.

Por su parte, el eje II muestra una correlación negativa al nivel de significación del 0,05 con las arenas gruesas.

Los ejes III y IV no se correlacionaron con ninguno de los parámetros físico-químicos del medio.

TABLA III

Correlaciones entre las coordenadas de las muestras en el AFC y los parámetros del medio.

	EJE I	EJE II
AR. GRUESAS	- 0,525	- 0,597 *
AR. MEDIAS	0,977 **	- 0,141
AR. FINAS	- 0,914 **	0,201
LIMOS	- 0,820 **	0,233
ARCILLAS	- 0,939 **	0,164
MAT. ORG.	- 0,868 **	0,296
So	- 0,927 **	- 0,029
MEDIANA	0,991 **	- 0,129

**p<0.01 * p<0.05

DISCUSION

SEDIMENTOLOGICA

Los fondos de *Zostera marina* destacan por la dominancia de las fracciones finas en su sedimento. Ello se debe a que las hojas de las fanerógamas marinas reducen la velocidad de la corriente favoreciendo la deposición de sedimentos finos y materia orgánica (Fonseca *et al.*, 1982 ; Short & Short, 1984). Los niveles de materia orgánica se incrementan, además,

como consecuencia de la degradación de las porciones foliares del vegetal (Glémarec, 1964).

Por su parte, el fondo libre de cubierta vegetal carece prácticamente de limos y los niveles de materia orgánica son más bajos, lo que se explica teniendo en cuenta el mayor hidrodinamismo y frecuente movilización sedimentaria que les afecta (Hernandez Pacheco y Asensio Amor, 1965).

FAUNISTICA

La riqueza específica y la abundancia en áreas con fanerógamas, son mayores que en otras desprovistas de vegetación. Varias causas pueden explicarlo : la presencia de la macrofita causa un incremento en el número de microhábitats (Thayer & Phillips, 1977 ; Kikuchi, 1980), y una mayor diferencia en la calidad y cantidad de alimento (Ryer, 1987) ; la estabilización sedimentaria es otro factor a tener en cuenta en muchas de las especies de la endofauna que requieren sustratos estables para mantener sus tubos y galerías ; y, finalmente, la protección frente a los depredadores (Heck & Thoman, 1981 ; Peterson, 1986).

La evolución anual de la riqueza específica y de la abundancia parece estar en relación con la macrofita. Los meses estivales son los más favorables, como consecuencia del incremento de anfípodos y poliquetos predadores. Muchos anfípodos están relacionados con la fanerógama, bien por su régimen alimenticio a base de algas epifitas (*Gammarus locusta*, *Dexamine spinosa*, *Amphitoe neglecta*, etc.), o por la protección que les brindan las hojas del vegetal. Dugan & Livingston (1982) han demostrado que el incremento en la densidad de la macrofauna ocurría durante el verano, período de máximo desarrollo del vegetal. En nuestro estudio se puede advertir esa tendencia, aunque un pico destacado tiene lugar a comienzos del invierno (I-85) como resultado del aumento de poliquetos depositívoros de subsuperficie (*Capitella*, *Mediomastus*) y depositívoros de superficie (*Aonides*, *Spio*, *Prionospio*). El desarrollo de la fanerógama dificulta la penetración en el sustrato a los poliquetos depositívoros a causa del entramado de raíces y rizomas (Stoner, 1980).

En el fondo desprovisto de *Zostera*, las considerables abundancias estivales parecen deberse al espectacular aumento de poliquetos infaunales favorecidos, probablemente, por una mayor carga de material particulado en el sustrato, importado de los fondos vegetados próximos. De hecho, durante el verano, hemos observado sobre dicho fondo, la existencia de gran número de fragmentos de *Zostera marina* y algas. Para Thayer & Phillips (1977), los detritus procedentes de la destrucción de *Zostera marina*, son transportados a zonas no vegetadas y suponen una importante fuente de alimentación para sus organismos.

La biomasa sigue la misma evolución que la densidad. En el fondo vegetado un máximo invernal debido, básicamente, a la exuberancia de poliquetos infaunales, y un máximo estival a causa del incremento de poliquetos carnívoros y especies epifaunales (*Bittium*, *Gammarella*, *Microdeutopus*, etc.). La ausencia de vegetación y las características del sustrato son factores decisivos en la pobre biomasa de las arenas sin cubierta vegetal, cuya evolución es prácticamente superponible a la biomasa de *Tellina tenuis* y *Cerastoderma edule*.

Los resultados del análisis factorial de correspondencias, ponen de manifiesto la fuerte correlación entre la macrofauna del fondo de *Zostera*, los sedimentos finos asociados y su contenido en materia orgánica. El efecto de las hojas de la fanerógama frenando las corrientes, favorece la acumulación de sedimentos finos y detritus. Por ello los organismos depositívoros constituyen la categoría trófica más abundante, observación hecha también por Nagle (1968) para un área de *Thalassia*. Por una parte, en la infauna se concentra un gran número de poliquetos tales como *Mediomastus fragilis*, *Capitella capitata*, *Notomastus late-ricus* y *Aonides oxycephala*. Stoner (1983) señala una asociación entre la familia Capitellidae y los fondos vegetados debido a su régimen trófico depositívoro. Por otra parte, la epifauna va a estar dominada por *Bittium reticulatum*, relacionado directamente con las hojas de las fanerógamas marinas debido a su alimentación a base de algas epifitas situadas sobre ellas.

Para el fondo arenoso sin cubierta vegetal el hidrodinamismo es un factor decisivo que impide el depósito de limos, arcillas y materia orgánica, lo que conlleva unas menores abundancias de los depositívoros. Dobbs & Vozarik (1983), han puesto de manifiesto como el efecto de las olas y corrientes afectan menos a un área con *Zostera marina* que a otra desprovista del tapiz vegetal, debido a la estabilización sedimentaria de la primera. Por el contrario, el alto porcentaje de organismos predadores, guarda relación con la meiofauna, base de su alimentación. Hicks (1980) ha señalado que las abundancias más altas de meiofauna en las áreas sin vegetación pueden deberse a la existencia de partículas de mayores tamaños en el sedimento; las finas partículas de los fondos vegetados reducen el espacio existente entre los poros y ello dificulta la presencia de meiofauna.

La heterogeneidad creada en el medio por las fanerógamas marinas, al existir más nichos disponibles para la fauna, conlleva altos valores de diversidad. Homziak *et al.* (1982) encuentra niveles de 3,2-3,4 bits en bancos de *Zostera marina*. Jacobs & Huisman (1982) citan valores de 3,04 cerca de Roscoff. Orth (1973) y Marsh (1973) advierten valores más altos, 4,05 y 3,9, respectivamente. Nuestros valores (3,1-3,8) son del mismo orden, advirtiéndose como las altas dominancias de *Bittium* y *Mediomastus*, determinan la tendencia seguida por la diversidad en el fondo vegetado. Por el contrario, las altas diversidades del fondo sin fanerógamas, parecen debidas a la ausencia de especies muy dominantes.

En resumen y como conclusión, los resultados del análisis multivariante sobre las especies y las muestras estudiadas, así como las correlaciones establecidas entre las variables medioambientales y las coordenadas de las muestras (Figs. 9 y 10 y Tabla III), ilustran claramente la distribución de la fauna bentónica tanto en el espacio (estaciones con cobertura de *Zostera*, estaciones sin cobertura vegetal) como en el tiempo (estacionalidad verano, invierno): El gradiente de variación espacial, estrictamente edáfico, queda definido por el eje I del decorana, separando hacia la parte positiva las estaciones de arenas medias sin cobertura vegetal y, asimismo, la fauna asociada a estos fondos, y en la parte negativa las estaciones con *Zostera* de arenas finas. El eje II, por el contrario, provoca un efecto de temporalidad sobre este segundo grupo de estaciones, disponiendo la fauna de las estaciones de *Zostera* en la vertical y separando las especies que aparecen en verano (parte positiva del

eje II) de las invernales (parte negativa del eje), quedando en la parte central las presentes durante todo el año.

BIBLIOGRAFIA

- CURRÁS, A., 1990. *Estudio de la fauna bentónica de la Ría del Eo (Lugo)*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela : 450 pp.
- CURRÁS, A. & J. MORA, 1991. Comunidades bentónicas de la ría del Eo (Galicia-Asturias, NW España). *Cah. Biol. Mar.*, 32 : 57-81.
- DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. *Collection d'Écologie*, Ed. Masson, 8 : 172 pp.
- DOBBS, F.C. & J.M. VOZARIK, 1983. Immediate effects of a storm on coastal infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11 : 273-279.
- DUGAN, P.J. & R.J. LIVINGSTON, 1982. Long-term variation of macroinvertebrate assemblages in Apalache Bay, Florida. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 14 : 391-403.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- FONSECA, M.S., J.S. FISHER, J.C. ZIEMAN & G.W. THAYER, 1982. Influence of the seagrass, *Zostera marina* L., on current flow. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 15 : 351-364.
- GLÉMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. Mar.*, 5 : 33-96.
- GLÉMAREC, M. & C. HILY, 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par des effluents urbains et portuaires. *Acta Oecologica*, 2 (2) : 139-150.
- HECK JR, KL. & T.A. THOMAN, 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53 : 124-134.
- HECK, JR., KL. & G.S. WETSTONE, 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeography*, 4 : 135-142.
- HERNANDEZ PACHECO, F. & I. ASENSIO AMOR, 1965. Sobre la formación artificial de una playa en la margen occidental de la ría del Eo. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 118 : 1-37.
- 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.
- HILL, M.O., 1979. *Decorana. A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Cornell University, Ithaca, New York : 52 pp.
- HOMZIAK, J., M.S. FONSECA & J. KENWORTHY, 1982. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Mar. Ecol.*, 9 : 211-221.
- JACOBS, R.P.W.M. & W.H.T. HUISMAN, 1982. Macrobenthos of some *Zostera* beds in the vicinity of Roscoff (France) with special reference to relations with community structure and environmental factors. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, ser. C 85 : 335-356.
- KIKUCHI, T., 1980. Faunal relationship in temperate seagrass beds. *Handbook of Seagrass Biology ; An Ecosystem Perspective*. *Garland, STPM* : 153-172.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona : 951 pp.
- MARSH, G.A., 1973. The *Zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Sciences*, 14 : 87-97.
- NAGLE, J.S., 1968. Distribution of the epibiota of macroepibenthic plants. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.*, 13 : 105-144.
- ORTH, R.J., 1973. Benthic infauna of eelgrass, *Zostera marina*, beds. *Chesapeake Sciences*, 14 : 258-269.
- ORTH, R.J., 1977. The importance of sediment stability in seagrass communities. In : B.C. Coull (ed.). *Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Charleston, South Carolina, USA : 281-300.
- ORTH, R.J. & K.L. HECK JR., 1980. Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay fishes. *Estuaries*, 3 (4) : 278-288.
- PETERSON, C.H., 1986. Enhancement of *Mercenaria mercenaria* densities in seagrass beds : Is pattern fixed during settlement season or altered by subsequent differential survival ? *Limnol. Oceanogr.*, 31 (1) : 200-205.
- RYER, C.H., 1987. Temporal patterns of feeding by blue crabs (*Callinectes sapidus*) in a tidal marsh creek and adjacent seagrass meadow in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10 (2) : 136-140.

- SHORT, F.T. & C.A. SHORT, 1984. The seagrass filter : Purification of estuarine and coastal waters. *Academic Press*, 395-413.
- SNEDECOR, G.W., 1956. *Statistical Methods*. Iowa State Univ. Press, 5^e ed. : 166 167.
- STONER, A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.*, 30 (3) : 537-551.
- STONER, A.W., 1983. Distributional ecology of Amphipods and Tanaidaceans associated with three seagrass species. *J. Crust. Biol.*, 3 (4) : 505-518.
- STONER, A.W. & F.G. LEWIS, 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 94 : 19-40.
- TER BRAAK, C.J.F., 1988. *Canoco. A Fortran program for canonical community ordination by partial, detrended, canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis*. Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries. Ithaca, New York : 95 pp.
- THAYER, G.W. & R.C. PHILLIPS, 1977. Importance of eelgrass beds in Puget Sound. *Mar. Fish. Rev.*, 39 (11) : 18-22.
- THAYER, G.W., S.M. ADAMS & M.W. LACROIX, 1975. Structural and functional aspects of a recently established *Zostera marina* community. In : L.E. Cronin, ed. *Estuar. Res.*, 1 : 518-540.
- TRASK, P.D., 1932. Origin and environmet of source sediments of petroleum. *Houston, Gulf Publ. Co.* : 67 pp.
- YOUNG, P.C., 1981. Temporal changes in the vagile epibenthic fauna of two seagrass meadows (*Zostera capricorni* and *Posidonia australis*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5 : 91-102.