



Pradera de *Cymodocea nodosa*. Isleta del Moro, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -15 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

### Las praderas de *Cymodocea nodosa*

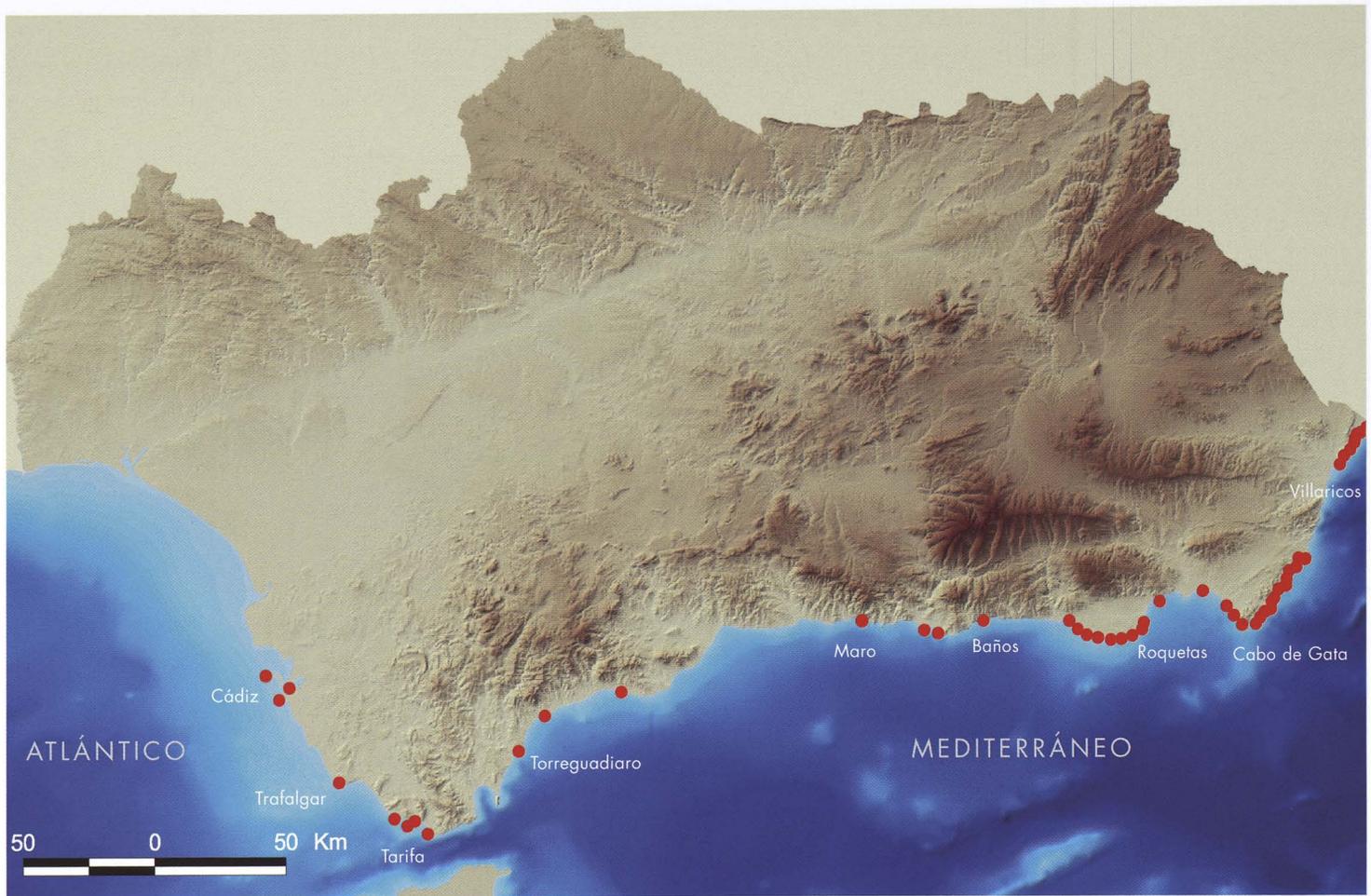
*Cymodocea nodosa* es, después de *Posidonia oceanica*, la segunda fanerógama marina en importancia en el Mediterráneo por su envergadura y por la extensión que ocupan sus praderas, y la primera en la costa noroccidental de África y Canarias, donde no aparece *Posidonia oceanica*. Pertenece a la familia Cymodoceae, que comprende los géneros *Amphibolis*, *Cymodocea*, *Halodule*, *Syringodium* y *Thalassodendron*, todos ellos exclusivamente marinos. El género *Cymodocea* reúne, a su vez, cuatro especies actuales en todo el mundo, ampliamente repartidas por los mares tropicales y templados, a excepción del continente americano (*Cymodocea angustata*, *Cymodocea rotundata* y *Cymodocea serrulata* en el Indo-Pacífico, y *Cymodocea nodosa*, en el Atlántico oriental).

#### DISTRIBUCIÓN Y REQUERIMIENTOS ECOLÓGICOS

*Cymodocea nodosa* es una especie de origen tropical, actualmente restringida al Mediterráneo (no llega a penetrar en el mar Negro), y al Atlántico nororiental, desde el sur de Portugal

hasta Senegal, incluyendo las islas Canarias, donde sus praderas reciben el nombre de «sebadales», y Madeira.

Es una planta típicamente colonizadora o pionera, con una amplia tolerancia ambiental. Crece en el piso infralitoral, desde las aguas superficiales hasta unos 30 m de profundidad. Se encuentra muy diseminada y ocupa generalmente pequeñas extensiones, casi siempre sobre sustratos arenosos o arenoso-fangosos y, más raramente, rocosos o sobre fondos de «maerl», como en el caso de las islas Columbretes. Suele ser la fanerógama dominante en las lagunas costeras poco profundas, y forma praderas cuyo desarrollo y densidad son muy variables, según las zonas. Con frecuencia, sus praderas son monoespecíficas, pero también puede formar praderas mixtas junto con el alga verde *Caulerpa prolifera* o con otras fanerógamas marinas. En zonas someras de sedimentos fangosos ricos en materia orgánica puede encontrarse junto a *Zostera noltii*. En aguas abiertas, puede colonizar los calveros o claros de las praderas de *Posidonia oceanica* o las zonas de mata muerta. Además, en algunos lugares de las costas andaluzas las praderas de *Cymodocea nodosa* se encuentran muy próximas a las de la fanerógama de origen atlántico *Zostera marina*, con la que llega a formar praderas mixtas.



Distribución en las costas de Andalucía de las praderas de *Cymodocea nodosa*, señaladas en tono verde; en amarillo se indica la presencia de praderas mixtas de *Cymodocea nodosa* con *Zostera marina* o *Zostera noltii* (MAPA: J. OJEDA. DEPARTAMENTO DE GEOGRAFÍA FÍSICA. UNIVERSIDAD DE SEVILLA - CONSEJERÍA DE MEDIO AMBIENTE. JUNTA DE ANDALUCÍA)

Como otras fanerógamas marinas, *Cymodocea nodosa* vive enraizada en el sedimento, y su ciclo de vida transcurre totalmente en el mar. Por ello, sus principales requerimientos ecológicos son estar sumergida en el agua, y disponer de suficiente iluminación y de un sustrato apropiado para enraizarse.

Al igual que el resto de las fanerógamas marinas, necesita una irradiancia de al menos el 11% de la superficial. Puede desarrollarse sobre sedimentos arenosos o fangosos, tanto pobres como enriquecidos con materia orgánica, y tolera condiciones de anoxia en el sedimento y concentraciones de sulfuro de hidrógeno en el agua intersticial mayores que otras especies de fanerógamas marinas.

Esta planta puede crecer sobre estructuras sedimentarias móviles, como las dunas sumergidas, siempre que el desplazamiento de las mismas no provoque una tasa de enterramiento superior a la del crecimiento de sus rizomas verticales, ni se erosione el sedimento con una frecuencia mayor al tiempo que necesita una semilla para desarrollar una mancha de pradera y cerrar su ciclo de vida.

#### DISTRIBUCIÓN EN ANDALUCÍA

*Cymodocea nodosa* es frecuente a lo largo de todo el litoral andaluz. En aquellos lugares donde existen praderas de *Posidonia oceanica*, es frecuente que presente una distribución batimétrica discontinua, formando un cinturón superficial por encima de ellas y otro por debajo de su límite inferior. En la costa nororiental de Almería se ha observado desde la cala de los Cocederos, en el límite con Murcia, hasta Villaricos, tanto cerca de la orilla como por fuera de la pradera de *Posidonia oceanica* y, en ocasiones, en rodales de arena en su interior. En este tramo se ha localizado entre la orilla y unos 20 m de profundidad, formando praderas relativamente extensas, sobre todo frente a San Juan de los Terreros y entre Villaricos y la desembocadura del río Almanzora. También se hallaba en el interior del puerto de Villaricos, junto a la clorofita *Caulerpa prolifera* pero, tras el dragado y la reconstrucción del puerto, la pradera se vio seriamente afectada.

Más al sur, *Cymodocea nodosa* es escasa en Macenas, en la costa de Mojácar, y abundante en Algarrobo, ya cerca de Car-



Pradera mixta de *Cymodocea nodosa* con *Zostera noltii*. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -5 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

boneras. En el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar es frecuente en todo su litoral, dominando en el centro de amplias ensenadas, como el Playazo de Rodalquilar, San José (incluido el puerto deportivo) y Los Genoveses. Es muy densa entre la pradera de *Posidonia oceanica* de Agua Amarga y la orilla, en la cala de San Pedro, entre 1 y 3 m de profundidad, y por fuera de la pradera de Punta Javana, a profundidades que superan los 15 m. Frente a la playa de Los Escullos hay algunos rodales poco densos y dispersos en los arenales próximos a las praderas de *Posidonia oceanica*, a unos 8-12 m. También existen praderas densas en el sector de costa comprendido entre la Punta de la Loma Pelada y cala Higuera, que se extienden desde la finalización del fondo rocoso con *Posidonia oceanica*, a unos 16-18 m, hasta más de 25 m de profundidad. Cerca ya del cabo de Gata, frente a cala Rajá, existe una densa pradera profunda a 21 m, y frente al Ancón de cabo de Gata llega hasta 25 m. En todo este sector de costa existen, asimismo, praderas de *Cymodocea nodosa* de escasa entidad en pequeños enclaves someros protegidos, entre los roquedos o las praderas de *Posidonia oceanica*.

En la parte oriental de la bahía de Almería, desde el mismo cabo de Gata hasta Torregarcía, *Cymodocea nodosa* forma un cinturón continuo entre 6 y 10 m de profundidad. Es también abundante por dentro de la pradera de *Posidonia oceanica* en distintos puntos del Cañarete, y en la laguna interior del arrecife barrera de *Posidonia* de los Bajos de Roquetas, donde forma una pradera mixta con *Zostera noltii*. También está presente frente a la playa de la Romanilla, en esta misma zona, entre 6 y 15 m de profundidad, formando en este caso praderas mixtas con *Zostera marina*. Se encuentra en rodales de arena entre *Posidonia oceanica* en Cerrillos, Punta Entinas y en la ensenada de Almerimar. En la zona de Balerma y Balanegra forma un cinturón continuo entre 5 y 12 m de profundidad. No ha sido detectada en la costa de Adra, pero no hay que descartar su presencia. Sí aparece formando una pradera no muy densa frente al castillo de Baños, en Granada, entre 6 y 10 m de profundidad.

En las costas de Málaga la especie se encuentra bastante diseminada y compete en muchos casos con *Zostera marina*. Las principales praderas de esta planta en el litoral malagueño se encuentran en la zona de los acantilados de Maro, entre unos 4



Pradera profunda de *Cymodocea nodosa*. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -19 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

y 10 m de profundidad. Ya en las costas de Cádiz, se encuentra una pequeña pradera en una cala al norte de Torreguadiaro, de unos 3 m<sup>2</sup> a 2 m de profundidad. En la parte más interna de la bahía de Algeciras y en el puerto de Gibraltar existían pequeñas praderas de esta especie, que parecen haber desaparecido en la actualidad. Entre Tarifa y Algeciras se han detectado tres grandes praderas, como se detalla en el capítulo del cartografiado. Una se encuentra al oeste de la isla de Tarifa entre 5 y 15 m de profundidad, es muy densa y su localización coincide con la almadraba de Tarifa. Otra pradera densa se encuentra en la ensenada de Valdevaqueros, en el mismo rango batimétrico que la anterior, y en los roquedos superficiales próximos a Punta Paloma aparecen pequeñas manchas. Finalmente, existen manchas dispersas por toda la ensenada de Bolonia, entre 5 y 10 m de profundidad.

En la zona de Barbate también se encuentran pequeñas praderas entre 2 y 6 m de profundidad. En los Caños de Meca, al este del cabo Trafalgar, existe una pradera poco densa, pero que ocupa una amplia superficie a unos 3 m. Frente al litoral de la ciudad de Cádiz, y hacia San Fernando, se encuentran, asimismo, diversas praderas de escasa entidad en torno a 3-4 m. Las citas de *Zostera marina* en el interior de la bahía de Cádiz corresponden en realidad a *Cymodocea nodosa*.

En el litoral de Huelva no se conoce con certeza la presencia de esta especie. Existen algunas referencias en la desembocadura del río Piedras, pero precisan ser confirmadas.

#### CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

*Cymodocea nodosa* tiene una estructura muy similar a la del resto de fanerógamas marinas y un tamaño intermedio, en relación al de todas ellas, pero notablemente inferior al de *Posidonia oceanica*. Presenta un sistema de rizomas horizontales largos, y verticales más cortos y bien diferenciados, enterrados en el sedimento. Los rizomas son delgados, herbáceos (no lignificados), de color rosado o anaranjado y presentan una serie de nudos a intervalos más o menos regulares. Los rizomas horizontales están formados por entrenudos de 2-3 mm de grosor (unos 2,75 mm de promedio) y unos 25 mm de longitud. Los entrenudos de los rizomas verticales son algo más finos que los horizontales y notablemente más cortos (en promedio, 1,4 mm de longitud).

Las hojas se disponen agrupadas en haces que se sitúan en los extremos de los rizomas verticales y horizontales. Son acinadas, con meristemos basales, tienen el extremo apical redondeado y una leve denticulación en el margen, presentan de 7 a 9 nerviaciones paralelas, que confluyen en la zona apical, y miden entre 10 y 45 cm de longitud y entre 2 y 4 mm de anchura. La vaina foliar que envuelve la base de las hojas mide entre 2,5 y 7 cm, y cuando ésta se desprende de la planta, una vez muerta la hoja, deja una cicatriz circular en forma de anillo en el rizoma, formando un nudo.

Las raíces se insertan tanto en los rizomas horizontales como en los verticales a nivel de los nudos, y pueden estar poco



Las praderas de *Cymodocea nodosa* con frecuencia forman un cinturón superficial por encima de las de *Posidonia oceanica*. El Calón, costa de la Sierra Almagrera, Almería, -1 m (FOTO: Á. LUQUE)

o muy ramificadas. Son blanquecinas y llegan a penetrar en el sedimento hasta más de 35 cm de profundidad. El diámetro de las raíces puede alcanzar 2,25 mm en las primarias y disminuir progresivamente en las de orden sucesivo. Las más gruesas suelen formarse en los rizomas horizontales y son las que fijan

más eficazmente la planta al fondo sedimentario. Los extremos terminales de las raíces son extraordinariamente finos (hasta 0,08 mm de diámetro), en forma de pelos absorbentes. La longitud total de una raíz (longitud de la raíz principal + longitud de las ramas) puede alcanzar los 97 cm, y en un metro cuadrado de

**TABLA 5**  
Características morfológicas de *Cymodocea nodosa*.

Variable	Promedio ± Error estándar	Rango	Referencia	Localidad
Diámetro del rizoma horizontal (mm)	2,37	–	MARBÀ y DUARTE, 1998	*
	3,98 ± 0,12	–	MARBÀ ET AL., 2002	Blanes (NE España)
	1,92	–	DUARTE ET AL., 1998	Jonquet (NE España)
Longitud del entrenudo horizontal (mm)	25	6–53	MARBÀ y DUARTE, 1998	*
Longitud del entrenudo vertical (mm)	1,4	0,1–2,5	MARBÀ y DUARTE, 1998	*
Diámetro de la raíz (mm)	0,77 ± 0,13	0,08–2,25	MARBÀ y DUARTE, 2001	Blanes (NE España)
	–	0–1,65	CAYÉ y MEINESZ, 1985	Port-Cros (S Francia)
	0,78	–	DUARTE ET AL., 1998	Jonquet (NE España)
Longitud de la raíz (cm)	12,0 ± 0,85	0,11–97	MARBÀ y DUARTE, 2001	Blanes (NE España)
	–	0–17,9	CAYÉ y MEINESZ, 1985	Port-Cros (S Francia)
	21,3	–	DUARTE ET AL., 1998	Jonquet (NE España)
Número de raíces por entrenudo horizontal.	0,6	–	DUARTE ET AL., 1998	Jonquet (NE España)
Número de raíces por entrenudo vertical	0,36 ± 0,03	–	DUARTE ET AL., 1998	Jonquet (NE España)
Número de hojas por haz	3,14 ± 0,08	2–5	DUARTE ET AL., NO PUBLICADO	**
Longitud foliar (cm)	15,29 ± 1,63	4,6–40,0	DUARTE ET AL., NO PUBLICADO	**
		20–45	PÉREZ ET AL., 1994	Delta del Ebro (E España)
Anchura foliar (mm)	0,30 ± 0,02	0,13–0,62	DUARTE ET AL., NO PUBLICADO	**

\* Estimaciones procedentes de 23 praderas de las costas del sur de Portugal, este de España y sur de Francia.

\*\* Estimaciones procedentes de 25 praderas de las costas del sur de Portugal y del este de España.

pradera hay en promedio alrededor de 600 m de raíces, cuando ocupan cerca del 2% del volumen del sedimento. La rizosfera de las praderas de esta planta puede llegar a tener un espesor de hasta 30-35 cm. Este entramado de rizomas y raíces desempeña un importante papel en la nutrición, el anclaje y la expansión de las praderas, y su biomasa supera a la de las hojas, como se verá más adelante.

*Cymodocea nodosa* es una especie dioica, que presenta, por lo tanto, individuos genéticos (clones) masculinos y femeninos diferenciados, cuyas flores son solitarias, terminales, desnudas y con una gran simplicidad en su estructura. Las flores se desarrollan a partir de una yema situada en la axila de una hoja (bráctea floral) no modificada, cuya vaina las envuelve. La flor masculina está formada por dos llamativos estambres, situados en el extremo de un pedúnculo cilíndrico, blanco, de alrededor de 1 mm de anchura y 3-10 cm de longitud. Las anteras en desarrollo miden entre 11 y 15 mm de longitud y tienen un color rosado, que cambia a blanquecino-amarillento-castaño tras la maduración y liberación del polen. Cada antera posee dos sacos polínicos que se abren longitudinalmente y liberan el polen, el cual tiene el aspecto de una masa algodonosa y está formado por granos filiformes. La flor femenina es inconspicua y consta de dos carpelos situados sobre un pedúnculo muy corto (1-2 mm). Está envuelta casi completamente por la vaina de la bráctea floral, lo que dificulta su detección. Los ovarios, con un único óvulo, tienen forma irregularmente cilíndrica y una longitud de unos 3 mm. El estilo es corto (1-10 mm) y se divide en dos estigmas filiformes, de 7-10 cm de longitud y una anchura inferior a 1 mm, que sobresalen 1-3 cm de la vaina de la bráctea floral. Los frutos se producen por pares (si se polinizan los dos ovarios y ambos frutos se desarrollan), son lenticulares, algo ovalados, externamente duros y con una prolongación apical puntiaguda. Miden unos 8-10 mm de largo, 6-7 mm de ancho y 1,5-2 mm de grosor. Permanecen unidos a la planta durante un cierto tiempo, hasta que finalmente se desprenden. El fruto presenta un pericarpo carnoso y un endocarpo duro de color castaño. Las semillas son muy comprimidas, externamente duras, de tamaño inferior a 1 cm y poseen una cresta dorsal crenulada, que se abre parcialmente para dar salida al embrión en desarrollo durante la germinación.

En los haces fértiles, tanto masculinos como femeninos, se forma una yema vegetativa al lado de la flor, en la parte axial de la hoja situada inmediatamente próxima a la hoja floral. Dicha yema porta dos hojas jóvenes, la primera de las cuales tiene forma de bráctea transparente. La organización del haz fértil muestra, por lo tanto, una flor en posición terminal y una yema vegetativa en desarrollo de origen axial. El crecimiento de los rizomas verticales es, por ello, simpodial en el momento de la floración. La yema axial que precede a la flor continúa el crecimiento del rizoma vertical y de las hojas del haz cuando el meristemo terminal se ha transformado en flor. Las flores y los frutos dejan unas cicatrices características en el rizoma cuando se despren-

den de éste, que permiten estimar de forma retrospectiva los distintos eventos de floración que ha sufrido la planta.

#### ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO CLÓNICO

El principal mecanismo de proliferación de *Cymodocea nodosa*, como ocurre en el resto de las fanerógamas marinas, es el crecimiento clónico, que se basa en la generación ordenada de unidades o «ramets». La mayoría de los vástagos de la pradera se producen a medida que se extienden los rizomas horizontales y, en ocasiones, los verticales. Por lo tanto, el crecimiento del rizoma regula la tasa de formación y la distribución espacial de los haces dentro de las praderas, así como la productividad de las mismas.

Aunque la longevidad de los clones de las fanerógamas marinas puede ser muy elevada (más de 10 años en *Cymodocea nodosa*), la vida media de los distintos «ramets» que los componen es mucho menor (inferior a un año en esta especie). El intervalo de plastocrono en esta fanerógama, es decir, el periodo de tiempo que transcurre entre la producción de dos módulos o componentes consecutivos de un «ramet», es de unos 31 días, como promedio, para las hojas, de unos 28 días para los rizomas y de unos 23 días para los vástagos. La tasa de adición de módulos varía, y supone una producción de unas 11 ó 16 hojas por vástago y año. Los rizomas horizontales producen un haz, en promedio, cada 4 cm. Anualmente, un rizoma horizontal de *Cymodocea nodosa* puede extenderse longitudinalmente desde unos 10 cm hasta alrededor de 2 m (Tabla 6), mientras que un rizoma vertical crece sólo entre 0,1 y 16 cm al año. Los rizomas horizontales se ramifican a una tasa de unas 0,1 ramas por rizoma y año, similar a la tasa de ramificación de los rizomas verticales cuando crecen en el interior de la pradera; esa tasa suele ser mayor en los bordes de la pradera. Los rizomas horizontales tienden a ramificarse formando ángulos de unos 45°, aunque pueden variar desde 10° hasta 80° (Tabla 6). Como se comentó en el apartado introductorio a las praderas de fanerógamas, la ramificación es un proceso regulado internamente, que sirve de mecanismo modificador del patrón de crecimiento clónico. El ápice del rizoma en crecimiento parece inhibir la ramificación en los haces contiguos (proceso conocido como «dominancia apical»); sin embargo, la dominancia apical es menos intensa en los bordes de la pradera. Algunos rizomas verticales pueden convertirse en horizontales cuando se altera la dominancia apical del rizoma horizontal en el que se insertan los rizomas verticales, ya sea, por ejemplo, porque el rizoma horizontal se daña, o porque la planta soporta tasas de enterramiento elevadas.

Las reglas del crecimiento clónico condicionan la tasa de expansión y la forma del clon, así como la eficiencia del mismo para ocupar el espacio. Diversas estimas de campo, utilizando técnicas retrospectivas de la tasa de crecimiento radial de los



Planta femenina de *Cymodocea nodosa* con los frutos desarrollados, y detalle de una flor masculina, a la izquierda, y de la parte apical de una hoja, abajo a la derecha (DIBUJO: J. CORBERA)



Pradera de *Cymodocea nodosa* con una planta mostrando el rizoma en crecimiento. Bajos de Roquetas, Almería (FOTO: D. MORENO)



Pradera de *Cymodocea nodosa* con flores masculinas, y, a la derecha, detalle de una de ellas. Bajos de Roquetas, Almería (FOTOS: D. MORENO)



clones de *Cymodocea nodosa* de un amplio rango de edades, demuestran que ésta varía durante la vida de los mismos.

Por otro lado, la estructura clónica permite el intercambio de recursos entre los vástagos. La manipulación de los rizomas de esta planta y el uso de trazadores isotópicos han demostrado que sus vástagos pueden intercambiar recursos con otros situados a más de 80 cm de distancia. Además, la movilización de recursos dentro de los clones de *Cymodocea nodosa* es un mecanismo importante para mantener el crecimiento clónico, ya que esta especie es una de las fanerógamas marinas en las que la translocación de recursos está fuertemente estimulada hacia los ápices del rizoma horizontal. Ello debe ser, por lo tanto, un mecanismo importante para que los vástagos jóvenes adquieran recursos y para que los clones se extiendan y persistan.

El crecimiento de *Cymodocea nodosa* es muy sensible a los cambios ambientales y a la competencia entre los vástagos vecinos. Se trata de una planta con un desarrollo marcadamente estacional, que produce casi todos los módulos y vástagos nuevos

anuales entre mayo y octubre. La tasa de producción de nuevas hojas y de entrenudos en los rizomas horizontales es unas veinte veces más rápida en verano que en invierno. Asimismo, los entrenudos de los rizomas verticales que se forman en primavera-verano son más largos que los que la planta produce en invierno. Por otro lado, los rizomas horizontales no se ramifican ni producen vástagos nuevos durante los meses fríos. El desarrollo y el tamaño de las raíces también presentan una fuerte componente estacional, y son máximos dependiendo del momento en el que éstas se formaron durante la época de crecimiento. Esta fuerte estacionalidad del desarrollo de *Cymodocea nodosa* está, sobre todo, ligada a las fluctuaciones estacionales de la temperatura, y probablemente refleja su origen tropical.

El desarrollo de esta planta está condicionado también por la disponibilidad de nutrientes (en particular de fósforo) en el sedimento. Un estudio comparativo de la respuesta de su crecimiento a la concentración de nutrientes en el medio demuestra que, bajo unas condiciones de fósforo limitantes (contenido de

TABLA 6  
Reglas del crecimiento clónico de *Cymodocea nodosa*.

Variable	Promedio ± Error estándar	Rango	Referencia	Localidad
Longitud del rizoma horizontal entre haces consecutivos (cm)	2,77 5,26 ± 0,18	1,1–5,5 –	MARBÀ Y DUARTE, 1998 MARBÀ ET AL., 2002	* Blanes (NE España)
Tasa de elongación del rizoma horizontal (cm año <sup>-1</sup> rizoma <sup>-1</sup> )	40 21 ± 5	7–204 10–32	MARBÀ Y DUARTE, 1998 OLESEN ET AL., 2002	* Delta del Ebro (E España)
Tasa de elongación del rizoma vertical (cm año <sup>-1</sup> rizoma <sup>-1</sup> )	1,4	0,1–16	MARBÀ Y DUARTE, 1998	*
Tasa de ramificación horizontal (ramas año <sup>-1</sup> rizoma <sup>-1</sup> )	0,09	–	MARBÀ Y DUARTE, 1998	*
Tasa de ramificación vertical (ramas año <sup>-1</sup> rizoma <sup>-1</sup> )	0,11	–	MARBÀ Y DUARTE, 1998	*
Ángulo de ramificación horizontal (grados)	46	10–80	MARBÀ Y DUARTE, 1998	*

\* Estimaciones procedentes de 23 praderas de las costas del sur de Portugal, este de España y sur de Francia.

fósforo foliar aproximadamente equivalente al 0,1% del peso seco), se producen hojas más o menos la mitad de largas que las que crecen en ambientes ricos en este elemento (contenido de fósforo foliar superior al 0,25% del peso seco). Del mismo modo, la tasa de elongación foliar disminuye (unas tres veces) bajo unas condiciones limitantes de fósforo. Por el contrario, la carencia de fósforo estimula el desarrollo de las raíces, pues la biomasa de la rizosfera de las praderas que crecen bajo condiciones limitantes de fósforo puede ser hasta cuatro veces superior a la de las praderas que se desarrollan en ambientes ricos en este elemento. Diversos experimentos de fertilización sugieren, además, que la disponibilidad de nutrientes podría estimular el crecimiento de los rizomas, lo cual explicaría el aumento observado de la densidad de haces de la pradera en respuesta a la adición de nutrientes.

Otro factor muy importante que modula el patrón de crecimiento de esta planta es la dinámica sedimentaria. La tasa de elongación de los rizomas verticales está estrechamente ligada a la tasa de enterramiento que soportan. El crecimiento vertical es mínimo cuando el haz se desentierra, y aumenta cuanto mayor es la tasa de acumulación de sedimento. Los experimentos realizados en el laboratorio utilizando plántulas de *Cymodocea nodosa* demuestran que algunas de ellas pueden sobrevivir enterramientos de hasta 7 cm, gracias a que el rizoma vertical puede crecer diariamente hasta 0,02 mm por cm de sedimento depositado. Sin embargo, se ha observado que los rizomas verticales pueden crecer en condiciones naturales hasta 1 mm al día y soportar enterramientos de más de 20 cm. El mecanismo de respuesta de *Cymodocea nodosa* al enterramiento parece desencadenarse por la falta de luz en el meristemo del rizoma vertical. La dinámica de los sedimentos condiciona también el crecimiento de los clones. Las praderas de esta planta que colonizan las dunas submarinas móviles en el delta del Ebro estimulan el

crecimiento de sus clones en la misma dirección que la migración de dichas dunas. La gran adaptabilidad de las praderas de esta especie, en su estructura y crecimiento, a los cambios topográficos de los fondos sedimentarios ha sido descrita también en algunos puntos de las islas Canarias. La plasticidad del crecimiento de los rizomas verticales de *Cymodocea nodosa* en respuesta a la tasa de deposición de sedimento permite utilizar esta especie como trazador biológico de los procesos sedimentarios, como la migración de dunas submarinas, que son difícilmente cuantificables mediante las aproximaciones sedimentarias convencionales.

Algunas reglas del crecimiento clónico, como las tasas de elongación y ramificación de los rizomas horizontales, son sensibles, además, a la densidad de vástagos vecinos alrededor de sus ápices. La tasa de elongación anual de los rizomas horizontales de *Cymodocea nodosa* en los bordes de las manchas de vegetación, donde la densidad de vecinos es mínima (menos de 100 haces por m<sup>2</sup>), puede ser hasta diez veces mayor que la de los rizomas horizontales que se extienden dentro de la mancha o pradera, donde la densidad de haces es elevada (pueden llegar a superarse los 2.000 haces por m<sup>2</sup>).

Como conclusión, puede afirmarse que *Cymodocea nodosa* es una especie de crecimiento clónico relativamente rápido y plástico, en comparación con otras fanerógamas marinas de las zonas templadas. La rápida tasa de crecimiento clónico permite a esta planta ocupar el espacio en escalas de tiempo cortas (por ejemplo, se ha estimado que puede ocupar unos 300 m<sup>2</sup> en alrededor de 7 años) y recolonizar zonas perturbadas en mucho menos tiempo que la fanerógama marina mediterránea por excelencia, *Posidonia oceanica*. La rápida expansión de los clones de *Cymodocea nodosa* justifica el papel pionero, dentro del proceso de sucesión, que se ha atribuido a esta especie en el Mediterráneo.



Pradera rala de *Cymodocea nodosa* sometida a una sedimentación intensa. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -11 m  
(FOTO: J. C. MORENO)

#### REPRODUCCIÓN SEXUAL: FLORACIÓN, FRUCTIFICACIÓN Y GERMINACIÓN

La floración de *Cymodocea nodosa* tiene lugar desde finales de marzo a finales de junio, y el periodo de mayor abundancia de flores suele ser de 4-6 semanas, durante los meses de abril-mayo, según la localidad. Los frutos tardan unos 2-3 meses en desarrollarse y suelen ser abundantes en julio y agosto. En condiciones normales, maduran enterrados en el sedimento, entre 2 y 5 cm por debajo de la superficie del mismo. Durante el otoño el pericarpo se descompone y las semillas quedan libres en el sedimento. Se desconoce si las semillas de *Cymodocea nodosa* son comidas por algún animal, como ocurre en otras fanerógamas marinas.

Las flores se forman en plantas cuya edad es igual o superior a un año, comúnmente en varios vástagos contiguos de un mismo rizoma, por lo que su distribución espacial a pequeña escala (de 1 m<sup>2</sup>) es agregada. Hay praderas de *Cymodocea nodosa* donde las plantas de ambos sexos están mezcladas, mientras que otras presentan zonas aparentemente formadas por plantas de un solo sexo. Por ello, la distancia entre las plantas masculinas y femeninas puede ser uno de los factores que regula la producción de frutos y semillas en las praderas. La proporción de vástagos que desarrollan flores puede llegar a ser de hasta un 30% del total de la pradera, como se ha señalado en Canarias, pero este porcentaje es muy variable y en el Mediterráneo son más frecuentes valores por debajo del 10%. Por otro lado, algunas

praderas florecen de manera regular todos los años, mientras que otras muestran una mayor irregularidad. La datación de las cicatrices dejadas en los rizomas verticales por los frutos permite suponer que, al menos en algunas localidades, un mismo vástago es capaz de desarrollar flores durante varios años consecutivos, como también se ha observado en praderas de Tenerife.

Como se ha dicho, los frutos de *Cymodocea nodosa* completan la maduración en otoño y las semillas son liberadas al sedimento. La mayor parte de las semillas recolectadas en esta época del año son viables y un gran porcentaje de ellas (60-100%) germina en el laboratorio cuando se mantienen en condiciones de luz y temperatura similares a las que habrían experimentado en el mar. Las semillas germinan de abril a junio, tanto en condiciones naturales como en el laboratorio, lo que sugiere que tienen un periodo de latencia mínimo de 7-8 meses, pero se desconoce si la duración de este periodo puede ser mayor y, por lo tanto, si la proporción de semillas presentes en el sedimento de las praderas incluye también las que fueron producidas en los años anteriores al último. Los experimentos de germinación realizados en el laboratorio han demostrado que las semillas de *Cymodocea nodosa* no requieren la presencia de un sustrato o estar enterradas para germinar, y que tanto la reducción de la salinidad como el aumento de la temperatura del agua aceleran la germinación. El porcentaje total de semillas que germinan aumenta con la reducción de la salinidad, pero no es afectado por un aumento de la temperatura del agua. El desarrollo de las plántulas, sin embargo, requiere salinidades superiores a 15‰. Estos resultados han llevado a sugerir a algunos investigadores que la germinación de las semillas de esta planta sólo puede ocurrir en localidades con aportes cercanos de agua dulce, pero este requerimiento no parece ser imprescindible, dada la abundancia de plántulas de *Cymodocea nodosa* observadas en lugares donde la salinidad se mantiene constante.

El éxito de la reproducción sexual de *Cymodocea nodosa* es muy desigual según las zonas y las condiciones ambientales. Por ejemplo, aunque en las costas francesas esta planta florece habitualmente, la germinación parece ser más ocasional, mientras que en el golfo de Nápoles ambos procesos tienen lugar todos los años. A pesar de que la producción de semillas es un fenómeno recurrente todos los años en algunas zonas, no parece contribuir de forma significativa al proceso dinámico de las praderas con la adición de nuevas plantas, a juzgar por el alto número de semillas sin germinar que se observan y por el bajo porcentaje de nuevas plantas producidas por reproducción sexual. Por otro lado, son pocos los estudios realizados hasta la fecha sobre la variabilidad genética en las praderas de esta planta. Las praderas del Algarve, situadas en el límite norte del área de distribución de esta especie en el Atlántico, y separadas más de 150 km de las praderas más próximas, tienen una gran homogeneidad genética. Ello indicaría que no existe reproducción sexual en estas praderas, o que ésta es escasa, y que han debido ser originadas

por un único (o unos pocos) propágulos colonizadores. Por el contrario, las praderas de la isla de Ischia (Italia) tienen una variabilidad genética relativamente alta, lo que indicaría que la reproducción sexual al menos tiene aquí cierta incidencia.

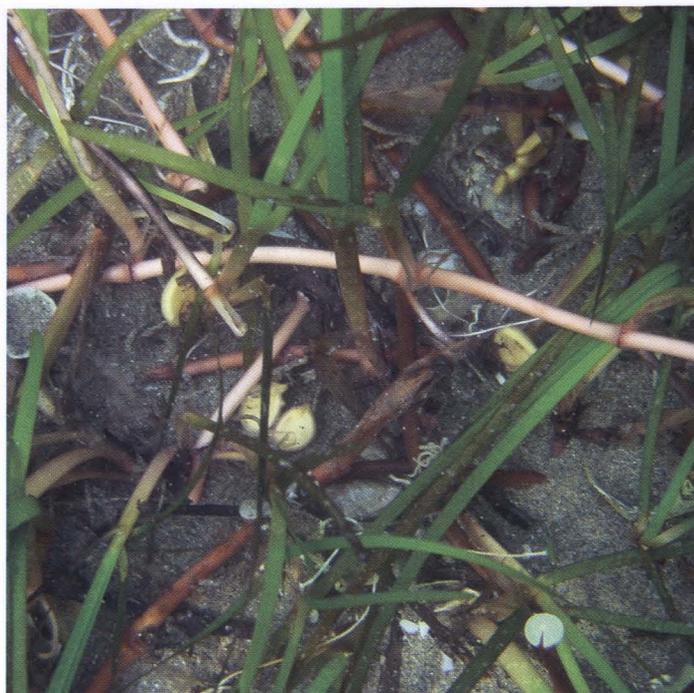
En lo que se refiere a las costas andaluzas, los procesos de floración, fructificación y germinación de *Cymodocea nodosa* no han sido estudiados. Sin embargo, tales eventos son recurrentes en diversas praderas del cercano litoral de Murcia. Por ello, cabe pensar que deben ser también frecuentes, al menos, en las praderas del oriente de Almería, muy similares en su estructura a las de las costas murcianas situadas fuera del mar Menor, como parecen confirmarlo diversas observaciones.

La floración (flores masculinas) de *Cymodocea nodosa* se ha observado en los Bajos de Roquetas a 1-2 m de profundidad en mayo de 1992. Asimismo, se detectaron flores masculinas de esta planta en la pradera de Punta Javana a 15 m de profundidad, también en el mes de mayo (1993). Los frutos son difíciles de observar, ya que están enterrados en el sustrato, pero se ven con frecuencia frescos después del verano (principalmente en septiembre y octubre) en muchas playas de la provincia de Almería, como las de Balerna, las salinas de Cabo de Gata y Los Escullos, arrojados a la orilla por los temporales. Las semillas secas pueden observarse explayadas en muchos puntos del litoral de Almería, debido a que son muy resistentes.

#### CAPACIDAD DE DISPERSIÓN Y COLONIZACIÓN

La abundancia de semillas en el sedimento de las praderas de *Cymodocea nodosa* es muy variable y los valores máximos reportados suelen estar comprendidos entre 200 y 600 semillas por m<sup>2</sup>. No obstante, se han señalado abundancias muy superiores, como en la pradera de El Médano (Tenerife), con hasta casi 1.400 semillas por m<sup>2</sup>, o la situada en la bahía de Punta San Pietro, al noreste de la isla de Ischia (golfo de Nápoles), con más de 2.000 semillas por m<sup>2</sup>. En diversas praderas del litoral murciano se ha observado una abundancia que varía entre 0 y 220 semillas por m<sup>2</sup>.

Como los frutos se desarrollan dentro del sedimento y las semillas tienen una densidad mayor que la del agua de mar, éstas suelen germinar junto a la planta que las ha originado. Así, la producción de nuevas plantas por reproducción sexual parece contribuir principalmente al mantenimiento de las praderas ya existentes. Sólo en el caso de que el sedimento sea perturbado, por ejemplo, como consecuencia de la acción de las corrientes y del oleaje asociados a fuertes temporales, las semillas pueden ser desenterradas y dispersadas lejos de la pradera en la que fueron originadas. En ocasiones, se observan plántulas aisladas de esta especie a decenas de metros de las praderas. Tras los temporales de invierno, no es extraño encontrar un gran número de semillas en las arribazones de algunas playas expuestas al



Pradera de *Cymodocea nodosa* con frutos (FOTO: F. ALBERTO)

oleaje y con praderas de *Cymodocea nodosa* en sus proximidades, lo que sugiere que pueden ser dispersadas varios cientos de metros. Es posible, por lo tanto, que en condiciones concretas esta planta pueda formar nuevas praderas a partir de semillas a cierta distancia de las praderas establecidas. No se han identificado otros posibles vectores de dispersión a larga distancia de las semillas. Por otro lado, la fragilidad de las raíces y de los rizomas cuando están desenterrados sugiere que la capacidad de dispersión y colonización de esta especie a partir de fragmentos de planta es muy limitada. En cualquier caso, la evaluación de la capacidad de dispersión de la especie por medio de reproducción sexual precisa de la estima de la distribución de frecuencias de los desplazamientos de las semillas y cómo ésta cambia bajo distintas condiciones (por ejemplo, en función de la profundidad, del grado de exposición al oleaje, de la densidad de haces de la pradera en la que se producen, etc.). Es curioso significar el caso de las islas Columbretes, que se originaron hace aproximadamente un millón de años en su posición actual (a unos 55 km de las costas más próximas) y donde existen praderas de *Cymodocea nodosa* muy bien desarrolladas en los cuatro grupos de islotes. Por el contrario, *Posidonia oceanica* no está presente en este archipiélago, lo que sugiere una capacidad de dispersión más limitada de esta última especie. También es elocuente el caso de las praderas del Algarve antes mencionadas, situadas a unos 150 km de las praderas más próximas.

La tasa de formación de nuevos clones de *Cymodocea nodosa* sólo se ha estimado en la bahía de los Alfaques (delta del Ebro), localidad donde el desplazamiento de las dunas de arena



Frutos de *Cymodocea nodosa* arrojados a la playa, todavía unidos a la planta. Playa del cabo de Gata, Almería (FOTO: D. MORENO).

submarinas origina un régimen de perturbación que mantiene a las praderas en un proceso continuo de colonización, y resultó ser de cerca de 0,01 clones por  $m^2$  al año. Los clones de esta planta muestran una alta mortalidad en sus primeras fases de desarrollo, pues entre el 50% y el 70% de los que se forman desaparecen antes de un año. Es plausible que la supervivencia de las plántulas situadas dentro de una pradera establecida sea mayor que las de aquellas que crecen aisladas, pero no existen datos cuantitativos al respecto. El crecimiento de las plántulas de *Cymodocea nodosa* parece estar limitado, entre otros factores, por la disponibilidad de nutrientes, como ya se ha comentado, mientras que el proceso de integración clónico permite el reparto de recursos entre diferentes partes de una misma planta y promueve su desarrollo, y probablemente contribuya a la consolidación de las praderas.

En definitiva, puede afirmarse que la rápida tasa de crecimiento clónico, junto con la relativamente elevada inversión en reproducción sexual, permite a esta planta colonizar el espacio en escalas de tiempo cortas (décadas) y recolonizar zonas perturbadas en mucho menos tiempo que *Posidonia oceanica*.

#### PRODUCCIÓN PRIMARIA Y FENOLOGÍA

Como se ha dicho, el desarrollo vegetativo de *Cymodocea nodosa* presenta una marcada estacionalidad. Por otro lado, las praderas de esta planta presentan unos valores de productividad muy variables, en función de su localización geográfica, de las condiciones ambientales y, en consecuencia, de las característi-

cas estructurales de las praderas. Los datos que a continuación se aportan corresponden, en su mayor parte, a los promedios de los valores observados en las praderas del litoral mediterráneo español, pero pueden diferir notablemente en otras áreas.

En el Mediterráneo español, las praderas de *Cymodocea nodosa* muestran un desarrollo anual máximo durante los meses de junio, julio y agosto (con una biomasa foliar de entre 50 y 250 g de peso seco por  $m^2$ , y un índice de área foliar de entre 1,2 y 4,7  $m^2$  de superficie total de las hojas, por una sola cara, por  $m^2$  de pradera), y un desarrollo mínimo de enero a marzo (biomasa foliar entre 10 y 50 g de peso seco por  $m^2$  e índice de área foliar de entre 0,1 y 0,2  $m^2$  por  $m^2$ ). Esta marcada fluctuación anual es el resultado de la variación tanto del tamaño de los haces foliares individuales (de 10 a 40 mg de peso seco por haz en invierno, a 30-90 mg de peso seco por haz en verano), como de su abundancia (de unos 1.000 haces por  $m^2$  en invierno a unos 2.000 en verano), y refleja los distintos periodos de actividad de la planta. El estrato foliar alcanza su máximo desarrollo en julio y luego sufre una rápida merma, quedando reducida su biomasa a la tercera parte sólo tres meses más tarde.

Por el contrario, la biomasa de la parte subterránea de la planta (rizomas y raíces) no presenta variaciones estacionales tan acusadas como las de las hojas. Por ello, la relación entre la biomasa de los rizomas y las raíces con respecto a la de las hojas varía de forma inversa a como lo hace la biomasa foliar. Alrededor del 70% de la biomasa anual de las hojas se produce entre junio y octubre, mientras que en este mismo periodo el conjunto de rizomas y raíces produce en torno al 36% de su biomasa anual. Ello tiene como consecuencia que, mientras la biomasa de la parte subterránea suele ser sólo algo superior al 50% del total de la pradera en la época de máximo desarrollo foliar, puede alcanzar cerca del 90% durante el invierno.

La biomasa de los rizomas, al igual que la de las hojas, alcanza su valor máximo en julio, mientras que la de las raíces lo hace en agosto, lo que indicaría que la disponibilidad de nutrientes pasaría a ser el factor limitante en esta fase del año. En cuanto a la relación entre la biomasa de los dos componentes de la parte subterránea, oscila en torno al 50%, pero con variaciones significativas. Por lo general, la biomasa de las raíces es superior a la de los rizomas entre agosto y octubre, pero suele suceder a la inversa el resto del año. Se ha estimado un valor medio de la biomasa foliar de cerca de 150 g de peso seco por  $m^2$  y de unos 285 g de peso seco por  $m^2$  para el conjunto de rizomas y raíces. Ello supone que la biomasa de la parte subterránea constituye, como promedio, alrededor del 65% del total; la mayor parte de ella se concentra en los primeros 20 cm del sedimento.

El crecimiento, tanto de las hojas como de los rizomas y las raíces, tiene lugar principalmente durante la primavera y el verano, mientras que en el otoño e invierno la actividad de la planta se atenúa considerablemente. La cantidad de hojarasca pre-



Las praderas de *Cymodocea nodosa* presentan un desarrollo foliar máximo entre los meses de junio y agosto. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -16 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

sente en las praderas refleja también de forma clara los periodos de actividad de la planta, con valores máximos (7-20 g de peso seco por m<sup>2</sup>) a finales del verano y otoño, y mínimos (menos de 2 g de peso seco por m<sup>2</sup>) a finales del invierno y comienzo de la primavera. Estos valores se refieren a praderas mediterráneas, pues en las islas Canarias los datos existentes indican una actividad productora más elevada, que en el periodo invernal apenas es inferior a 1 g de peso seco por m<sup>2</sup> al día, sin duda debido a que el descenso de la temperatura del mar no es tan acusado en el archipiélago.

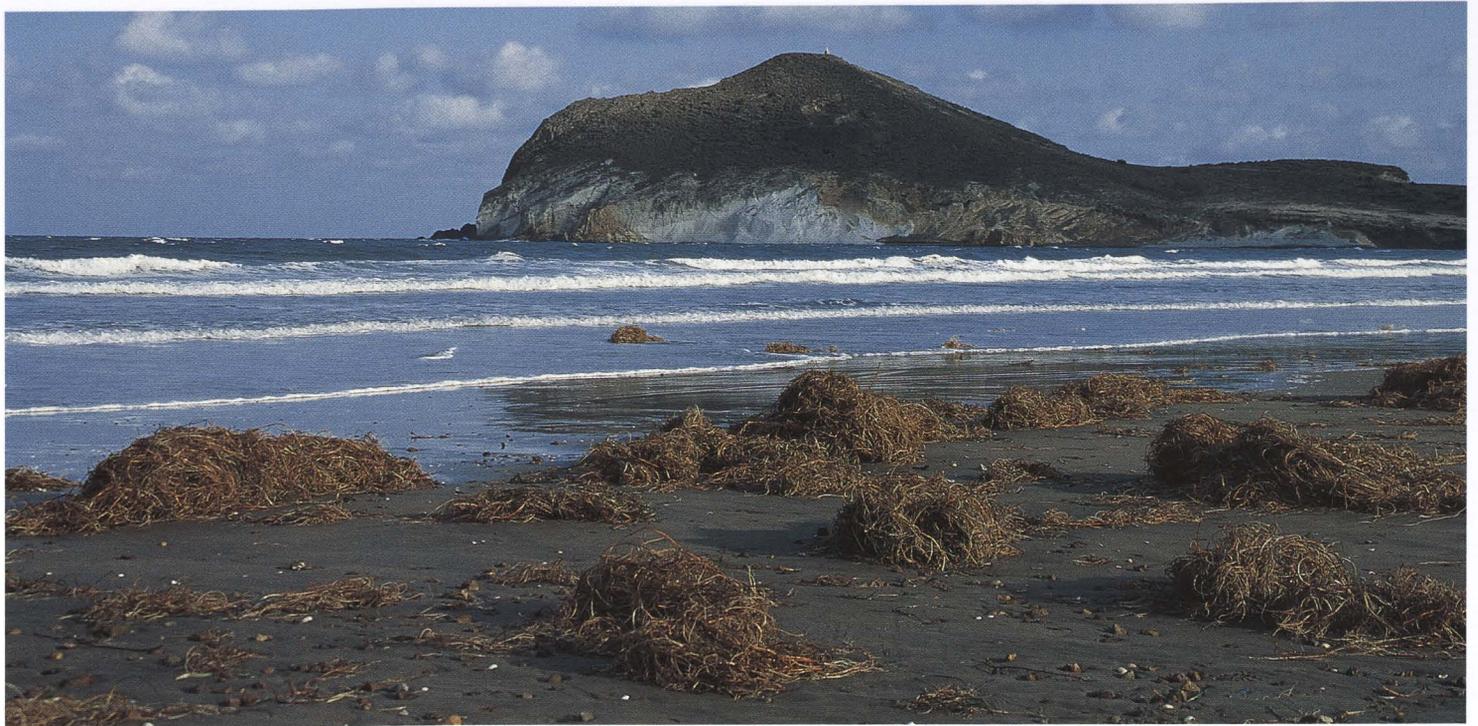
En las praderas de la isla de Ischia, cerca de Nápoles, la longevidad de las hojas varía entre unos 2 y 6 meses, dependiendo de la época del año en la que se originaron. Las que aparecen en otoño-invierno viven entre 110 y 170 días y son las más cortas, mientras que las que se originan en primavera tienen una longevidad menor (algo más de dos meses). Las formadas en el verano viven entre unos 100 y unos 135 días y alcanzan la mayor longitud. Los rizomas crecen de febrero a septiembre, con una tasa máxima en mayo y junio, mientras que el crecimiento se detiene entre octubre y enero.

Se estima que la producción total y anual de las praderas de *Cymodocea nodosa* es, como promedio, de unos 665 g de peso seco por m<sup>2</sup>, de los cuales 475 g corresponden a las hojas (71,5%), 55 a los rizomas (8%) y 135 g a las raíces (20,5%). Ello supone, asimismo, que algo más del 70% de la producción anual de la parte subterránea corresponde a las raíces. Los valores más altos de producción foliar se han observado en determinados ambientes lagunares, con valores entre 825 y 2.058 g de peso seco por m<sup>2</sup> y año (como en la laguna Véneta), y los menores en el

mar Menor, con 164 g, lo que es indicativo de la gran variabilidad que presentan las praderas de esta planta.

El ciclo fenológico del desarrollo vegetativo de *Cymodocea nodosa* parece estar controlado en gran medida, como ya se ha señalado, por la temperatura del agua, pues la mayor parte de la variabilidad anual en el tamaño de los distintos elementos estructurales de la planta (vástagos, hojas, entrenudos del rizoma, raíces) y las tasas de crecimiento están asociadas a la variación estacional de la temperatura, aunque los cambios de la irradiancia a lo largo del año parecen ser, asimismo, importantes. Durante los meses de verano, cuando tanto la temperatura del agua como la cantidad de luz favorecen el mayor desarrollo de la planta, otros factores, como la disponibilidad de nutrientes o la sombra que unos haces proyectan sobre otros, intervienen también en el control del desarrollo vegetativo.

Por último, cabe decir que, como en el caso de las praderas de *Posidonia oceanica*, buena parte de lo producido en las de *Cymodocea nodosa* se exporta por las corrientes fuera del sistema (48-67%), una pequeña fracción es ingerida por los herbívoros (en torno al 9%) y el resto pasa a las cadenas de descomponedores dentro de la misma pradera. Sin embargo, y a pesar de que el recambio de hojas es más rápido que en *Posidonia oceanica*, las arribazones de restos de *Cymodocea nodosa* a las playas son por lo general de poca entidad. Mientras que los grandes cúmulos de restos de *Posidonia oceanica* están formados mayoritariamente por hojas muertas (alrededor del 95%), las arribazones más conspicuas de *Cymodocea nodosa* consisten sobre todo en montones de rizomas entrelazados. Sólo en algunos puntos de las costas de Mauritania (entre cabo Blanco y Banc



Arribazón de restos de *Cymodocea nodosa* en la playa de Los Genoveses, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (FOTO: J. C. MORENO)

d'Arguin) se han observado cúmulos de hojas en las playas equiparables a los de *Posidonia oceanica* en el Mediterráneo. Asimismo, y como en el caso de otras fanerógamas marinas, las praderas de *Cymodocea nodosa* atenúan el hidrodinamismo y provocan la deposición y la estabilización de sedimentos, a la vez que los enriquecen en materia orgánica.

#### LA COMUNIDAD DE *CYMODOCEA NODOSA*: FLORA Y FAUNA

La comunidad de organismos asociada a las praderas de *Cymodocea nodosa* es similar a la de *Posidonia oceanica*, pero notablemente empobrecida con respecto a ésta, debido a su menor complejidad estructural. En primer lugar, las hojas de *Cymodocea nodosa* son más cortas y estrechas que las de *Posidonia*. El índice foliar (superficie de la totalidad de las hojas por unidad de superficie) se estima que oscila entre 6,5 y 29 m<sup>2</sup> por m<sup>2</sup> en *Posidonia oceanica* y entre 0,1 y 4,7 m<sup>2</sup> por m<sup>2</sup> en *Cymodocea nodosa*. Ello, obviamente, significa que la superficie a colonizar por los organismos epífitos difiere mucho entre las praderas de ambas plantas, siendo muy superior en las de la primera. Además, las hojas de *Posidonia* persisten durante más tiempo unidas a la planta (hasta más 11 meses, por algo menos de 6 meses como máximo en *Cymodocea*). Por otro lado, *Cymodocea nodosa* es una planta muy estacional, cuyo desarrollo foliar es muy acusado en verano y disminuye o desaparece completamente en la época fría. Todo ello determina que la comunidad de organismos

asociada a su estrato foliar no sea tan rica y compleja como la de *Posidonia oceanica* y, a la vez, presente una estrecha relación con el ciclo estacional de las hojas.

En lo que se refiere a los rizomas, las diferencias son aún más acusadas entre ambas fanerógamas. En *Cymodocea nodosa* los rizomas son mucho más finos que en *Posidonia*, están poco lignificados y forman un entramado laxo, que está totalmente ocupado por sedimentos. Por lo tanto, las especies asociadas al estrato de rizomas de esta planta son casi exclusivamente típicas de los sustratos blandos. No existe aquí la multiplicidad de nichos ecológicos que supone el complejo entramado de los rizomas de *Posidonia*, donde existe un importante componente de especies propias de sustratos duros.

Puede decirse, como conclusión de todo lo anterior, que el estrato foliar de las praderas de *Cymodocea* presenta una serie de especies en común con el de las de *Posidonia*, mientras que el estrato de rizomas comparte diversas especies con los fondos sedimentarios próximos. Sin embargo, hay que resaltar que en las praderas de *Cymodocea nodosa*, además de las especies que comparten con los sistemas aledaños (praderas de *Posidonia*, por un lado, y fondos sedimentarios, por otro), existen algunas otras especies que son características y propias, al menos en lo que se refiere a los moluscos y crustáceos. Por otro lado, la comunidad asociada a esta planta no es homogénea, sino que se observan en ella variaciones en función de la localidad geográfica o del ambiente en el que se encuentre. Mientras que *Posidonia oceanica* es endémica del Mediterráneo y su comunidad aso-

ciada presenta cierta uniformidad a lo largo de toda su área de distribución, *Cymodocea nodosa*, por el contrario, se extiende también por las aguas atlánticas del sur de la península Ibérica y por las costas del noroeste africano, hasta Mauritania y Senegal. Por lo tanto, las especies asociadas a esta planta varían notablemente según las praderas se hallen en el Mediterráneo, en Canarias o en las costas mauritanas. En el caso de las costas andaluzas, se trata precisamente de una zona donde se produce una transición entre las praderas típicamente mediterráneas del levante almeriense y las del litoral atlántico. Es curioso señalar en este sentido que, en buena parte del litoral andaluz, las praderas de *Cymodocea nodosa* aparecen junto a las de la fanerógama atlántica *Zostera marina*, presentando ambas un aspecto general muy similar y una comunidad asociada también semejante en ambas plantas. Probablemente, las larvas, esporas o propágulos de diversas especies que transportan las aguas en esta zona no son capaces de discriminar entre estas dos especies de fanerógamas marinas en el momento de asentarse.

Por otro lado, como se ha comentado, *Cymodocea nodosa* puede crecer en un amplio rango de condiciones ambientales, mientras que *Posidonia oceanica* tiene unos requerimientos mucho más estrictos. Se han observado, por ejemplo, variaciones en la composición de la comunidad asociada a *Cymodocea*, dependiendo del sustrato sobre el que esté instalada la pradera (fangos, arenas o incluso maerl, como sucede en las islas Columbretes), de que se encuentre en áreas someras de tipo lagunar y escaso hidrodinamismo o en zonas abiertas y, por último, según se trate de praderas superficiales o de las que se encuentran por debajo del nivel ocupado por *Posidonia*. En el litoral andaluz, no obstante, hay que señalar que prácticamente no existen praderas de *Cymodocea nodosa* de ambientes lagunares y fondos fangosos (como, por ejemplo, las del mar Menor, en Murcia), salvo las localizadas en el interior de algunos puertos, y la mayor parte de ellas se encuentran en zonas expuestas o semiexpuestas y sobre arenas más o menos finas. Asimismo, las praderas superficiales en el litoral andaluz son, por lo general, de escasa entidad y ocupan pequeños enclaves, entre praderas de *Posidonia* o roquedos superficiales. Por el contrario, las praderas más extensas y densas son las que se hallan por debajo de 8-10 m de profundidad en grandes ensenadas, como la de la bahía de Los Genoveses (Almería), o bien constituyendo un cinturón inferior a las praderas de *Posidonia*, que llega hasta unos 25 m.

Por último, es preciso resaltar que las características propias de la pradera (grado de cobertura, densidad de haces y longitud de las hojas) tienen también gran influencia en los organismos que encuentran refugio en ellas. Como consecuencia de todo lo comentado anteriormente, se concluye que, si bien la comunidad asociada a *Cymodocea* no es tan compleja como la posidonícola, tampoco es tan simple como se había considerado con anterioridad y presenta notorias singularidades propias. No obstante, y a pesar del gran interés que presenta, dicha comunidad ha sido es-

casamente estudiada, sin duda por el protagonismo que *Posidonia oceanica* le ha robado. En el litoral andaluz ha comenzado a estudiarse la comunidad animal asociada a las praderas de esta fanerógama en fechas muy recientes. En las líneas que siguen se sintetizan los escasos conocimientos que hasta el momento se poseen sobre ella.

#### *La comunidad de epifitos*

La comunidad algal que se asienta sobre las hojas de *Cymodocea nodosa*, como se ha dicho, es pobre en comparación con la que crece sobre las hojas de *Posidonia oceanica*. Ello se atribuye a la rápida tasa de renovación de las hojas, cuya vida es aproximadamente un tercio de las de *Posidonia*. Además, el menor tamaño de las hojas dificulta el asentamiento de diversas especies que pueden desarrollarse sobre *Posidonia*, pero no lo hacen sobre *Cymodocea*.

No existe ningún estudio exhaustivo sobre la flora epifita de *Cymodocea nodosa* en el Mediterráneo y los únicos datos que se conocen provienen de recolecciones florísticas puntuales, como las realizadas en el cabo de Gata. Las especies más abundantes acostumbran a ser las pequeñas coralináceas incrustantes que también crecen sobre *Posidonia oceanica* (*Pneophyllum fragile*, *Hydrolithon farinosum*, *Hydrolithon cruciatum*), aunque nunca llegan a tener el desarrollo que se observa en las hojas de esta *Posidonia*. Otras especies abundantes en las praderas del cabo de Gata son mayoritariamente filamentosas, como *Ectocarpus siliculosus* var. *confervoides*, *Ceramium* spp., *Aglaothamnion tenuissimum*, *Acrochaetium daviesii* y *Anotrichium barbatum*, foliáceas y estrechas, como *Dictyota linearis*, o algo más gruesas, como *Polysiphonia* sp., *Chondria mairei*, *Champia parvula* o *Laurencia* spp. Ocasionalmente, las hojas pueden recubrirse de una ectocarpácea filamentosa (*Acinetospora vidovichii*), que puede llegar a ser muy abundante. Dicha composición es muy similar a la descrita en una pradera de las islas Canarias, aunque en esta última se cita un número muy elevado de especies, como consecuencia de su detallado estudio a lo largo de un ciclo anual. En la misma pradera canaria se describen tres estadios de desarrollo que, probablemente, sean válidos para las praderas andaluzas: un estadio inicial, propio de las bases de las hojas externas, caracterizado por un bajo número de especies y una dominancia de las algas coralináceas incrustantes; un estadio de transición, característico de las partes medias, con un aumento del recubrimiento por parte de las algas erectas; y un estadio de madurez, que se detecta en las partes apicales de las hojas, donde la abundancia de especies es mayor y la dominancia corresponde a las algas del orden Ceramiales.

Por otro lado, la fauna epifita es muy escasa y, por lo general, está compuesta por algunas especies muy comunes en las hojas de *Posidonia*, que de forma más ocasional pueden instalarse tam-

bién sobre *Cymodocea*. Entre otras, pueden citarse los hidroides *Aglaophenia harpago* y *Plumularia obliqua*, el actiniario *Bunodeopsis strumosa* o la ascidia colonia *Diplosoma spongiforme*.

La biomasa de los epifitos es, en general, muy reducida. No existen trabajos sobre la biomasa algal en las praderas de *Cymodocea nodosa* en Andalucía. Sin embargo, los datos existentes sobre los epifitos de una pradera en las islas Canarias probablemente pueden ser indicativos de lo que ocurre en las praderas andaluzas. Según estos datos, la biomasa de epifitos oscila entre 25 mg de peso seco por haz en marzo a 100 mg en noviembre, es decir, del orden de una quinta parte de la biomasa de epifitos existente en los haces de *Posidonia oceanica*. La extrapolación a biomasa por unidad de superficie de pradera es difícil, pues la densidad de haces varía mucho en función de la profundidad. Las cifras obtenidas en el estudio de la pradera canaria, que varían entre 30 y 125 g de peso seco por m<sup>2</sup> pueden ser consideradas como una estima máxima, habida cuenta de la elevada densidad de la pradera señalada. Dichos valores supondrían una biomasa equivalente a una tercera parte de la biomasa de las hojas. La producción anual se ha estimado en unos 453 mg de peso seco por haz y año, lo que equivaldría a unos 625 g de peso seco por m<sup>2</sup> y año en las praderas muy densas de *Cymodocea nodosa* en Tenerife. Sin duda, la producción en las praderas andaluzas debe ser inferior, ya que su densidad de haces es menor.

En la comunidad de epifitos de *Cymodocea* se distinguen tres fases: 1) fase de invierno-primavera, con diferentes índices de diversidad, pero con similar reparto de los individuos entre las distintas especies, sin una dominancia clara de algunas de ellas, 2) fase de verano, con baja diversidad y dominancia de unas pocas especies, y 3) fase de otoño, con una alta diversidad y un reparto equilibrado de los individuos entre las especies. En la fase de crecimiento (verano), las algas filamentosas dominan cualitativamente, aunque con una baja cobertura.

A diferencia de lo que ocurre en *Posidonia oceanica*, los rizomas de *Cymodocea nodosa* no sustentan ningún tipo de flora epifita, pues están generalmente enterrados bajo el sustrato arenoso donde se desarrollan estas praderas. A menudo, sin embargo, hay pequeñas piedras o conchas de bivalvos sobre las que crecen algunas algas. Éstas son siempre fotófilas, ya que *Cymodocea nodosa* nunca llega a desarrollar un follaje lo suficientemente denso como para crear un ambiente umbrío capaz de albergar algas esciáfilas. Entre otras, pueden citarse *Dasycladus vermicularis*, *Acetabularia acetabulum*, *Laurencia* spp., *Padina pavonica*, *Halopteris scoparia* y *Halopithys incurva*.

Entre la fauna sedentaria del estrato de rizomas cabe destacar a la anémona *Condylactis aurantiaca*, de afinidad tropical y que alcanza gran tamaño. Se ha localizado sobre todo en la pradera situada frente a la Punta de la Loma Pelada. Siempre aparece con la columna enterrada en el sedimento y con los tentáculos posados sobre el lecho marino. Es también muy frecuente

el ceriantario *Arachnanthus nocturnus*, especie exclusivamente nocturna, que durante las horas de luz se retrae en tubo membranoso enterrado en el sedimento, y por la noche extiende su delicada corona de tentáculos.

#### Fauna móvil

Los moluscos constituyen uno de los grupos dominantes de la comunidad de *Cymodocea*, y también uno de los mejor conocidos. Dentro de ellos dominan, casi de forma absoluta, los gasterópodos, sobre todo en el estrato foliar, donde el único bivalvo que aparece es *Parvicardium exiguum*, en la zona basal de las hojas. Las especies dominantes en este estrato son casi todas micro-ramoneadoras y, aunque muchas de ellas son también comunes en las praderas de *Posidonia* o en las comunidades de algas fotófilas, algunas de ellas muestran una marcada preferencia por *Cymodocea nodosa*. Entre estas últimas cabe destacar a *Smaragdia viridis*, *Gibbula ardens*, *Gibbula leucophaea*, *Jujubinus striatus*, *Tricolia tenuis*, *Rissoa membranacea* y *Rissoa monodonta*. Algunas de estas especies sólo suelen encontrarse en las praderas profundas (por debajo de 8-10 m), como *Gibbula leucophaea* y *Rissoa monodonta*, mientras que otras, como *Rissoa membranacea* predominan en las praderas superficiales. Algunas otras especies muy comunes en las praderas de ambientes lagunares en otras áreas, como *Rissoa similis*, son más raras en las costas andaluzas. Entre las especies preferentes de las praderas de *Posidonia*, pero que también habitan en las hojas de *Cymodocea*, se encuentran *Tricolia pullus*, *Tricolia speciosa*, *Rissoa ventricosa*, *Rissoa violacea* o *Bittium reticulatum*. Asimismo, algunos gasterópodos típicos de las comunidades de algas fotófilas son también frecuentes en estas praderas, sobre todo en las más superficiales, como *Jujubinus gravinae*, *Gibbula ricketti*, *Pusillina philippi*, *Rissoa guerini*, *Rissoa decorata* o *Vexillum tricolor*.

Sobre el sedimento de estas praderas, o semienterrados en él, aparecen una serie de especies, entre las que dominan las carroñeras (*Nassarius cuvierii*, en las praderas superficiales, y *Nassarius pygmaeus*, en las situadas a mayor profundidad) o depredadoras (*Conus mediterraneus*, *Hexaplex trunculus*, *Gibberula philippii*, *Granulina marginata*, *Tectonatica filosa* y túrridos de los géneros *Bela* y *Mangelia*). Algunos nasáridos más propios de los fondos arenosos circundantes también pueden aparecer en las praderas de *Cymodocea* con escasa densidad de haces, como *Nassarius costulatus*, en las más superficiales, o *Nassarius mutabilis* y *Nassarius reticulatus*, a mayor profundidad. En las praderas superficiales donde el sustrato presenta cierto grado de enfangamiento pueden encontrarse los opisto-branquios herbívoros *Bulla striata* y *Haminoea hydatis*, ambos de hábitos nocturnos que durante el día permanecen enterrados. Sobre el sedimento de las praderas de aguas someras suele ser



Aspecto de una pradera de *Cymodocea nodosa* con un gran desarrollo de algas ectocarpaceas epifitas; en primer plano, un pepino de mar (*Holothuria tubulosa*) (FOTO: D. MORENO)

frecuente también *Cerithium vulgatum*, que se alimenta de detritos orgánicos. Cabe resaltar además el hallazgo de una población del opistobranquio *Ringicula auriculata* en la pradera situada frente a Los Escullos, a unos 10 m de profundidad.

Entre las especies de bivalvos que habitan en los sedimentos ocupados por *Cymodocea* aparecen *Loripes lacteus* (que suele ser difícil de observar, porque se entierra a bastante profundidad), *Spisula subtruncata*, *Venerupis geographica* y otras menos comunes, como la almeja o chirla (*Chamelea gallina*), más propia de los fondos arenosos colindantes. *Anomia ephippium*, por otro lado, aparece fijada a las conchas de diversos moluscos.

Hay que mencionar también algunas especies de moluscos de gran tamaño que visitan las praderas de *Cymodocea nodosa* de forma ocasional en busca de alimento, como el opistobranquio *Aplysia fasciata*, o los cefalópodos *Sepia officinalis* (la jibia o sepia) y *Octopus vulgaris* (el pulpo común). Los grandes ejemplares de sepia se acercan a estas praderas durante el invierno a depositar las puestas y, posteriormente, los juveniles buscan refugio en ellas.

En un estudio sobre la fauna asociada a una pradera de *Cymodocea nodosa* de la bahía de Los Genoveses, que se extiende de forma irregular entre 4 y 15 m de profundidad, se identi-

ficaron unas 50 especies de moluscos a lo largo de un ciclo anual. Estos datos son comparables a los obtenidos en praderas de *Cymodocea* de otras áreas: 33 especies en las costas del cabo de Palos, 53 en la laguna de Marsala (Sicilia), o 42 en la isla de Ischia (golfo de Nápoles). Sin embargo, esta riqueza específica es baja si la comparamos con las 141 encontradas en la pradera de *Posidonia* situada en las proximidades o con el centenar de especies identificadas en una pradera de *Zostera marina* de la costa malagueña.

Los estudios en curso sobre la dinámica temporal apuntan a que no existe una estacionalidad marcada en la comunidad de moluscos, al igual que sucede con la de crustáceos decápodos. Tampoco se aprecian diferencias muy significativas entre el día y la noche en la composición faunística; sin embargo, sí se observa un considerable incremento del número de ejemplares de algunas especies durante las horas de oscuridad (*Smaragdia viridis*, *Tricolia tenuis*, *Bulla striata* o *Haminoea hydatis*, entre otras), lo que pone de manifiesto una intensa actividad nocturna en la pradera.

De lo expuesto, y en relación con la fauna de moluscos asociada a praderas de otras fanerógamas, se concluye que, aunque la riqueza específica de la pradera de *Cymodocea* es menor, el



Entre la fauna epifita de las hojas de *Cymodocea nodosa* se hallan la anémona *Bunodeopsis strumosa*, en la imagen superior, y la ascidia *Aplidium pallidum*, abajo, que puede llegar a recubrir totalmente las hojas, doblándolas con su peso (FOTOS: J. C. CALVÍN Y D. MORENO)



El ceriantario *Arachnanthus nocturnus*, especie exclusivamente nocturna, es muy frecuente en las praderas superficiales del litoral almeriense. El Calón, costa de la Sierra Almagrera, Almería, -2 m (FOTO: J. TEMPLADO)

porcentaje de especies constantes y características es considerablemente mayor (en torno a 15 de 50) que en *Zostera marina* (unas 12 especies de un centenar), y algo mayor que en *Posidonia oceanica*, donde las especies constantes oscilan entre 30 y 40, de un total de unas 150. Otro aspecto interesante es que las especies características de la pradera de *Cymodocea nodosa* de Los Genoveses son distintas de las dominantes en la pradera de *Posidonia* colindante, si bien en ambas el grupo más abundante en número de especies y de individuos fueron los risóidos. En *Posidonia* las especies dominantes son *Alvania nestaresi*, *Alvania tenera*, *Alvania lineata*, *Bittium reticulatum*, *Chauvetia mamilata*, *Gibberula philippii* y el bivalvo *Striarca lactea*.

Los únicos datos que se poseen sobre los crustáceos decápodos de estas praderas en el litoral andaluz proceden del estudio antes mencionado sobre la fauna asociada a *Cymodocea nodosa* en la bahía de Los Genoveses. Como resultado del mismo se han identificado un total de 48 especies, aunque lo normal es encontrar una media de unas 15 en cada lance de pesca. Este número es similar al citado en *Posidonia oceanica* (estrato de rizomas); no obstante, la riqueza de especies en las praderas de esta última planta está muy posiblemente subestimada por la falta de muestreos durante el periodo nocturno, que es cuando la mayoría de los decápodos desarrolla su actividad.

Las especies dominantes en la pradera de *Cymodocea* de Los Genoveses pertenecen a cuatro familias: Hippolytidae, Processidae, Majidae y Portunidae. Los datos obtenidos indican que no existe una fuerte estacionalidad en la estructura de la comunidad, pero sí notables cambios entre el día y la noche. Durante las horas de luz se captura un menor número de especies (de 5 a 9), y las abundancias son, asimismo, menores, con una dominancia casi absoluta de las pequeñas quisquillas verdes del género *Hippolyte* (*Hippolyte niezabitoskii*, *Hippolyte holthuisi* e *Hippolyte inermis*, cuyos efectivos suponen el 69,6%, el 9,2% y el 5,5% de la abundancia total, respectivamente). Estas especies se caracterizan por resultar prácticamente inadvertidas sobre las hojas de las fanerógamas gracias a su color (especies crípticas). También pueden aparecer algunas especies características de fondos blandos, aunque en escaso número, como los cangrejos *Macropodia rostrata* y *Liocarcinus navigator* (entre ambas no superan el 5% del total de ejemplares).

Durante la noche se produce una importante entrada a la pradera de especies procedentes de los fondos adyacentes, las cuales son escasas o no se encuentran de día, como algunas de los géneros *Processa* (principalmente *Processa modica*), *Liocarcinus* (sobre todo individuos juveniles), *Philocheras* y varias especies de ermitaños, en especial *Anapagurus alboranensis*, y quisquillas, como *Sicyonia carinata*. Todas buscan en la pradera alimento o refugio. Así, de noche lo normal es capturar entre 17 y 29 especies en los lances de pesca. Esta incorporación nocturna masiva de ejemplares hace disminuir los altos valores de dominancia encontrados durante el día. De noche dominan Hip-

*polyte niezabitowskii* (31,4%), *Processa modica* (14,5%), *Macropodia rostrata* (7,8%), *Hippolyte holthuisi* (7,6%) y *Liocarcinus vernalis* (5,2%).

Por otro lado, el mayor cambio estacional detectado parece estar asociado, en gran medida, a un fenómeno que últimamente se da con cierta frecuencia en verano: la proliferación de algas filamentosas ectocarpáceas (*Acinetospora vidovichii* y *Ectocarpus siliculosus*), que modifican la estructura de la comunidad.

Otros grupos de crustáceos frecuentes en las praderas de *Cymodocea* son los anfípodos y los misidáceos. Sobre ellos no existen estudios en las costas andaluzas, pero los datos obtenidos recientemente sobre los mismos en las costas alicantinas podrían ser extrapolables, al menos a las praderas del oriente almeriense, más próximas geográficamente y de similares características. Los anfípodos han sido estudiados en las praderas de fanerógamas de la zona de El Campello (Alicante) y presentan, tanto en *Posidonia* como en *Cymodocea*, un buen número de especies; en concreto, se citan 28 en praderas de esta última planta. Las especies que resultaron más abundantes fueron, por este orden: *Apherusa chiereghinii*, *Peltocoxa marioni*, *Perioculodes longimanus*, *Phtisica marina* y *Stenothoe monoculoides*.

Los misidáceos son, por otro lado, un importante componente de la epifauna móvil de los fondos someros asociados a las praderas de fanerógamas. Aunque no tienen una gran riqueza de especies, como los decápodos o los anfípodos, presentan un elevado número de ejemplares y son un importante recurso trófico de muchos peces de interés comercial. Estos pequeños animales tienden a dispersarse en la columna de agua durante la noche, pero de día se reúnen en las praderas en busca de refugio y formando enjambres. En las praderas de Alicante se han encontrado 8 especies de este grupo, todas de la familia Mysidae. De ellas, *Siriella armata* es casi exclusiva de *Cymodocea* y *Leptomysis buergii* es preferente de esta planta. Otras especies presentes son *Leptomysis posidoniae*, *Mysidopsis gibosa*, *Paramysis helleri* y *Mesopodopsis slabberi*, pero éstas dominan en otros ambientes (praderas de *Posidonia* o fondos de arena).

No se poseen datos sobre otros grupos de crustáceos que también están presentes en las praderas de *Cymodocea nodosa*, como los isópodos, los cumáceos o los tanaidáceos. Por otro lado, tampoco se dispone de datos sobre los poliquetos de estas praderas en las costas andaluzas. A pesar de tratarse de uno de los grupos animales más abundantes en todo tipo de comunidades bentónicas y de que han sido objeto de diversas investigaciones en Andalucía, no se han realizado estudios específicos sobre los poliquetos asociados a esta fanerógama. Los poliquetos de *Cymodocea nodosa* sólo se han estudiado en praderas de las costas italianas, y muchas especies son comunes con las praderas de *Posidonia oceanica*, pero, como sucede con otros grupos, la riqueza de especies en las de *Cymodocea nodosa* es notablemente inferior. Tanto en las praderas italianas como en las de Canarias, los sílidos parecen ser los poliquetos dominantes.



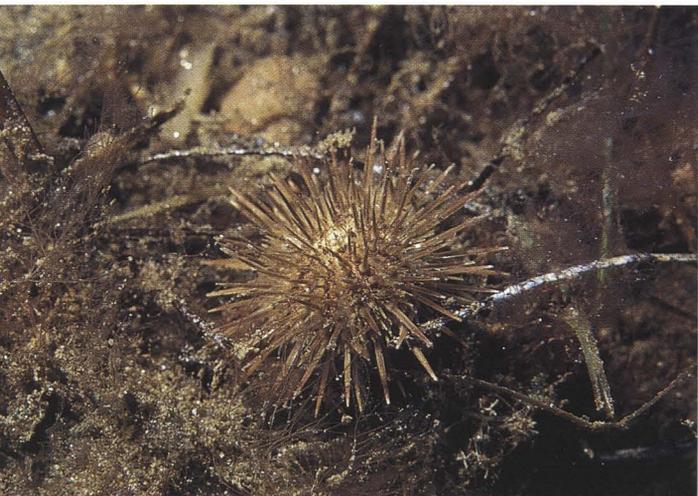
Entre los habitantes de las hojas de *Cymodocea* destacan pequeños gasterópodos, como *Smaragdia viridis*, en la imagen superior, notable por su concha de color verde, *Gibbula leucophaea*, en el centro, o *Gibbula umbilicaris*, abajo (FOTOS: D. MORENO Y, ABAJO, J. C. MORENO)



Los sifones del bivalvo *Venerupis geographica*, muy común en las praderas de *Cymodocea nodosa*, permiten al animal, cuando se entierra, mantener el contacto con el agua exterior al sedimento (FOTO: D. MORENO)



Dos de los equinodermos más frecuentes en las praderas de *Cymodocea nodosa* son la gran estrella de arena *Astropecten aranciatus* y el pequeño erizo de mar *Psammechinus microtuberculatus* (FOTOS: D. MORENO)



Los equinodermos también están representados en las praderas de *Cymodocea*, en este caso por especies propias de sustratos blandos. Las más abundantes son los pepinos de mar *Holothuria tubulosa* y *Holothuria polii*, que desempeñan un importante papel en el reciclaje de los sedimentos. Estas especies requieren de un alto contenido en detritos orgánicos, por lo que no suelen encontrarse en los fondos de arena limpios, sino que prefieren las áreas de calveros o los canales entre las manchas de *Posidonia oceanica*, pero también encuentran un hábitat adecuado en las praderas de *Cymodocea nodosa*. Otras especies presentes son las estrellas de mar del género *Astropecten*, voraces devoradoras de moluscos, el ofiuroido *Ophiura texturata* y el erizo irregular *Echinocardium mediterraneum*, que se entierra en madrigueras excavadas en el sedimento. Todas estas especies suelen aparecer cuando la densidad de la pradera es baja. Sobre las hojas de esta planta, el único equinodermo presente en algunas praderas profundas es *Psammechinus microtuberculatus*.

Entre los peces, el más característico es el pequeño «chafarrocas» verde *Opeatogenys gracilis* (se trata de uno de los peces más pequeños de Europa), una especie exclusiva de las praderas de *Posidonia* y *Cymodocea*, sobre cuyas hojas resulta perfectamente críptica. Vive principalmente en las praderas someras, y su máxima abundancia se ha estimado en unos 8 ejemplares por m<sup>2</sup>. En el litoral almeriense este pez parece ser más frecuente en *Cymodocea* que en *Posidonia*, pero ello puede ser un artefacto del muestreo, ya que su captura resulta más fácil en la primera de estas plantas. Otros peces típicos de las praderas de *Cymodocea* son los singnátidos (sobre todo, el «alfiler», *Nerophis ophidion*), aunque su abundancia es menor que la observada en las praderas de *Zostera marina*. También es frecuente en las praderas más someras el clínido *Clinitrachus argentatus*, que deambula sobre el sustrato y que puede encontrarse además en las comunidades de algas fotófilas.

Asimismo, en las praderas de *Cymodocea* pueden observarse un buen número de juveniles de peces de los fondos colindantes, a los que se suman por la noche los adultos de muchas otras en busca de alimento. Al igual que en las praderas de *Posidonia*, son frecuentes diversas especies de lábridos (*Symphodus cinereus*, *Symphodus tinca*, *Labrus viridis*) y espáridos (*Sparus aurata*, *Diplodus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Sarpa salpa*). Entre los primeros, destaca *Symphodus cinereus*, que suele elegir estas praderas para realizar voluminosos nidos sobre el sustrato, en los que protege su puesta de huevos. Los espáridos se encuentran sobre todo en sus fases juveniles, algunos casi de forma exclusiva, como *Sparus aurata*, *Oblada melanura* o *Pagrus pagrus*, y lo mismo le ocurre a *Symphodus ocellatus*. Otros, como las salemas (*Sarpa salpa*) son más abundantes en la etapa de subadulto. En este sentido, y como ocurre en otras praderas de fanerógamas, las de *Cymodocea* parecen servir como guardería para las fases juveniles de muchos peces litorales. Es-

tos juveniles que buscan refugio en las praderas de *Cymodocea* prefieren una alta densidad de hojas y, por lo tanto, suelen encontrarse durante los meses cálidos. Sin embargo, las especies que acuden en busca de alimento, como las doncellas (*Coris julis*), las mojarra (*Diplodus vulgaris*), los salmonetes (*Mullus surmuletus*) o algunos góbidos, parecen preferir praderas ralas.

Entre los peces nadadores propios de los fondos de arena o fango y que suelen encontrarse temporalmente en las praderas de *Cymodocea nodosa* puede citarse la herrera (*Lithognathus mormyrus*), devorador especializado de moluscos. Otro pez de fondos arenosos, que ocasionalmente se ha observado en las praderas más profundas es el galán (*Xyrichtys novacula*), que puede enterrarse en el sedimento con sorprendente rapidez.

Por otro lado, en las praderas superficiales suelen estar presentes durante todo el año bancos de pejerreyes (*Atherina hepsetus*), con una máxima abundancia de adultos en los meses fríos, debido a su ciclo biológico, con una época de freza en invierno. Esta especie es planctófaga y, por lo tanto, no está ligada a la vegetación. Su presencia en las praderas de *Cymodocea* posiblemente se deba a que, al igual que esta planta, muestra preferencia por los enclaves someros y resguardados.

En un estudio realizado sobre los peces de las praderas de *Cymodocea* someras del golfo de Oliva (Cerdeña), se encontraron 23 especies, pertenecientes a 8 familias. La mayor parte de ellas coinciden con las que se han mencionado anteriormente, por lo que la ictiofauna asociada a estas praderas parece ser bastante uniforme, al menos en lo que se refiere al Mediterráneo occidental.

Para concluir este capítulo cabe mencionar algo sobre la actividad de los herbívoros, que ha sido estudiada en diversas praderas de *Cymodocea nodosa* distribuidas por todo el litoral mediterráneo español, incluyendo algunas del litoral almeriense (Villaricos, Agua Amarga, Los Genoveses, Rodalquilar y Aguadulce). Según este estudio, la presencia de numerosas marcas en las hojas sugiere que *Cymodocea* es una fuente de alimentación para los herbívoros y que éstos ejercen un control sobre la producción de la planta. Asimismo, las praderas de los lugares protegidos (lagunas costeras o ensenadas) albergan comunidades más ricas y un mayor número de herbívoros. El porcentaje estimado de la producción foliar consumida por los herbívoros en las praderas de Almería oscila entre el 0,6% de Villaricos y el 2,4% de Aguadulce, lo que contrasta con los valores de las praderas de zonas lagunares de otras áreas, como el 12,2% del mar Menor. Como media, en este estudio se estima una pérdida por la actividad de los herbívoros de alrededor de 30 g de peso seco por m<sup>2</sup> y año, pero esa pérdida es notablemente menor en las praderas almerienses. En este estudio no se ofrecen datos sobre las especies herbívoras en estas praderas pero, dada la casi total ausencia de erizos de mar en las mismas, cabe pensar que los principales consumidores de hojas de *Cymodocea nodosa* en las costas andaluzas posiblemente sean las salemas (*Sarpa salpa*) y



Los misidáceos, por su tamaño y cuerpo estrecho casi transparente, son crustáceos casi invisibles para los depredadores cuando se introducen entre las hojas de las praderas de *Cymodocea nodosa* (FOTO: D. MORENO)

los raspallones (*Diplodus annularis*). Dicha actividad es bien conocida en la primera de estas especies, cuyos bancos pasan buena parte del día pastando sobre las hojas de las praderas de fanerógamas. La segunda es una especie depredadora generalista que se alimenta de un amplio espectro de presas, pero en cuyos contenidos estomacales aparece un considerable porcentaje de hojas de fanerógamas, posiblemente ingeridas de forma accidental en el proceso de captura de la epifauna que se encuentra sobre ellas.

#### IMPACTOS SOBRE *CYMODOCEA NODOSA*

Las praderas de *Cymodocea* tienen un gran interés, no tanto por el incremento de diversidad animal que conlleva su presencia, menor del que suponen las praderas de *Posidonia oceanica*, sino porque se instalan sobre fondos blandos, estabilizándolos y posiblemente sirviendo de precursoras a la instalación de esta última fanerógama, que sí forma densas praderas a modo de ver-



El diminuto pez *Opeatogenys gracilis* es muy frecuente en las praderas de *Cymodocea nodosa* superficiales (FOTO: Á. M. FITOR)

Las salemas (*Sarpa salpa*) son habituales en las praderas de *Cymodocea nodosa*, sobre todo en sus fases juveniles (FOTO: J. C. CALVÍN)



El galán, también llamado raó o raor (*Xyrichthys novacula*), en la imagen superior, es común en los fondos arenosos con *Cymodocea nodosa* y se entierra con rapidez en la arena ante cualquier peligro (Playa del Cañuelo, Nerja, Málaga, -11m); en el centro, un ejemplar ha capturado un tapaculos (*Bothus podas*) (Isleta del Moro, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -14 m). Esta última especie aparece así mismo en la fotografía inferior (FOTOS: J. C. MORENO, ARRIBA, Y J. C. CALVÍN)

**TABLA 7:** Lista de especies animales presentes en las praderas de *Cymodocea nodosa* de las costas andaluzas (se excluyen las especies que se han encontrado de forma esporádica u ocasional).

### Cnidarios

*Aglaophenia harpago* Schenck, 1965  
*Plumularia obliqua* (Johnston, 1847)  
*Arachnanthus nocturnus* den Hartog, 1977  
*Cerianthus membranaceus* (Spallanzani, 1784)  
*Condylactis aurantiaca* (Delle Chiaje, 1825)  
*Bunodeopsis strumosa* Andrès, 1880

### Moluscos

*Gibbula ardens* (von Salis, 1793)  
*Gibbula leucophaea* (Philippi, 1836)  
*Gibbula racketsi* (Payraudeau, 1826)  
*Jujubinus gravinae* (Dautzenberg, 1881)  
*Jujubinus striatus* (Linnaeus, 1758)  
*Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758)  
*Tricolia speciosa* (von Mühlfeldt, 1824)  
*Tricolia tenuis* (Michaud, 1829)  
*Smaragdia viridis* (Linnaeus, 1758)  
*Cerithium vulgatum* Bruguière, 1792  
*Bittium reticulatum* (da Costa, 1778)  
*Rissoa decorata* Philippi, 1846  
*Rissoa guerinii* Récluz, 1843  
*Rissoa membranacea* (Montagu, 1803)  
*Rissoa monodonta* Philippi, 1836  
*Rissoa similis* Scacchi, 1836  
*Rissoa ventricosa* Desmarest, 1814  
*Rissoa violacea* Desmarest, 1814  
*Alvania lineata* Risso, 1826  
*Alvania nestaresi* Oliverio y Amati, 1990  
*Alvania tenera* (Philippi, 1844)  
*Pusillina philippi* (Aradas y Maggiore, 1844)  
*Tectonatica filosa* (Philippi, 1845)  
*Bolinus brandaris* (Linnaeus, 1758)  
*Hexaplex trunculus* (Linnaeus, 1758)  
*Chauvetia mamillata* (Risso, 1826)  
*Nassarius cuvierii* (Payraudeau, 1826)  
*Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758)  
*Nassarius pygmaeus* (Lamarck, 1822)  
*Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758)  
*Vexillum tricolor* (Gmelin, 1791)  
*Gibberula philippii* (Monterosato, 1878)  
*Granulina marginata* (Bivona, 1832)  
*Conus mediterraneus* Hwass en Bruguière, 1792  
*Bulla striata* Bruguière, 1792  
*Haminoea hydatis* (Linnaeus, 1758)  
*Ringicula auriculata* (Ménard de la Groye, 1811)  
*Aplysia fasciata* Poiret, 1789  
*Striarca lactea* (Linnaeus, 1758)  
*Anomia ephippium* Linnaeus, 1758  
*Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791)  
*Spisula subtruncata* (da Costa, 1778)  
*Loripes lacteus* (Linnaeus, 1758)  
*Venerupis geographica* (Gmelin, 1791)  
*Sepia officinalis* Linnaeus, 1758  
*Loligo vulgaris* Lamarck, 1798  
*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797

### Crustáceos Decápodos

*Sicyonia carinata* (Brünnich, 1768)  
*Hippolyte holthuisi* Zariquiey-Álvarez, 1953  
*Hippolyte inermis* Leach, 1815  
*Hippolyte niezabitowskii* d'Udekem d'Acoz, 1996  
*Processa modica modica* Williamson y Rochanaburanon, 1979  
*Macropodia rostrata* (Linnaeus, 1761)  
*Liocarcinus navigator navigator* (Herbst, 1794)  
*Liocarcinus vernalis* (Risso, 1827)  
*Philocheras* spp.  
*Anapagurus alboranensis* García-Gómez, 1994

### Crustáceos Anfípodos

*Phtisica marina* Slabber, 1749  
*Peltocoxa marioni* Catta, 1875  
*Apherusa chiereghinii* Giordani-Soika, 1950  
*Pericolodes longimanus* (Bate y Westwood, 1868)  
*Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815)

### Crustáceos Misidáceos

*Leptomysis buergii* Bacescu, 1966  
*Leptomysis posidoniae* Wittmann, 1986  
*Mesopodopsis slabberi* (van Beneden, 1861)  
*Mysidopsis gibbosa* G. O. Sars, 1864  
*Paramysis helleri* (G. O. Sars, 1877)  
*Siriella armata* (Milne-Edwards, 1837)

### Equinodermos

*Astropecten aranciacus* (Linnaeus, 1758)  
*Ophiura texturata* Lamarck, 1816  
*Psammechinus microtuberculatus* (de Blainville, 1835)  
*Echinocardium mediterraneum* (Forbes, 1844)  
*Holothuria polii* Delle Chiaje, 1823  
*Holothuria tubulosa* Gmelin, 1788

### Ascidias

*Diplosoma spongiforme* Giard, 1872

### Peces

*Opeatogenys gracilis* (Canestrini, 1864)  
*Atherina (Atherina) hepsetus* Linnaeus, 1758  
*Nerophis ophidion* (Linnaeus, 1758)  
*Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758)  
*Diplodus vulgaris* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817)  
*Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758)  
*Oblada melanura* (Linnaeus, 1758)  
*Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758)  
*Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758)  
*Sparus auratus* Linnaeus, 1758  
*Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758  
*Coris julis* (Linnaeus, 1758)  
*Labrus viridis* Linnaeus, 1758  
*Symphodus (Crenilabrus) cinereus* (Bonnaterre, 1788)  
*Symphodus (Crenilabrus) ocellatus* Forsskål, 1775  
*Clinitrachus argentatus* (Risso, 1810)  
*Symphodus (Crenilabrus) tinca* (Linnaeus, 1758)  
*Xyrichtys novacula* (Linnaeus, 1758)



Ocasionalmente pueden encontrarse tortugas bobas (*Caretta caretta*) sobre las praderas de *Cymodocea nodosa* (FOTO: Á. M. FITOR)

daderos bosques submarinos. *Cymodocea nodosa* puede considerarse una especie indicadora de buena calidad ambiental, ya que es sensible a la contaminación de distinto origen (orgánica o industrial). La degradación por estos tipos de contaminación tiene como consecuencias un enfangamiento generalizado, la regresión de la pradera, que acaba siendo sustituida por especies más oportunistas y generalistas, como *Caulerpa prolifera*, y la reducción de la fauna asociada, de la que sólo se mantienen con altas densidades unas pocas especies, como el poliqueto *Capitella capitata*.

Los impactos sobre *Cymodocea nodosa* han recibido hasta la fecha muy poca atención. En principio, como al resto de las fanerógamas marinas, deben afectarle los cambios en la transparencia del agua, el enterramiento, la contaminación o los impactos mecánicos. Sin embargo, como se ha comentado, *Cymodocea nodosa* es una especie muy tolerante que puede vivir desde en zonas de influencia de ríos, como el delta del Ebro, a lagunas hipersalinas, como el mar Menor, o en lugares con una dinámica sedimentaria muy intensa. Por otra parte, *Cymodocea nodosa* tiene una capacidad de recolonización después de sufrir un impacto mucho más alta que *Posidonia oceanica*, tanto mediante reproducción sexual, que es habitual en la especie, como a través del crecimiento asexual.

Se ha estudiado la respuesta experimental a la erosión y al enterramiento de *Cymodocea nodosa* y se ha observado que la planta tiene una cierta capacidad de compensar el enterramiento, modificando sus tasas de crecimiento vertical así como la longitud de las bases y de los entrenudos. Sin embargo, tanto el enterramiento como la erosión aumentan el porcentaje de mortalidad, que llega a ser total en plántulas con enterramientos de más de 7 cm.

En Andalucía, se ha reconstruido la regresión de las praderas de fanerógamas en la bahía de Algeciras durante los últimos 30 años. Aunque existen dudas sobre la especie o las especies que conformaban dichas praderas, hoy desaparecidas, se considera que probablemente se trataba de *Cymodocea nodosa*. La importante regresión de dichas praderas se asocia al desarrollo industrial y urbano, así como a las obras costeras, que supusieron un aporte de sedimentos finos y prolongados periodos de turbidez.

El impacto de los grandes temporales sobre las praderas superficiales es considerable, y constituye sin duda el motivo de la llegada de masas de rizomas a la orilla, principalmente durante el invierno. Se han observado zonas afectadas por los temporales en Balerna (Almería), a 12 m de profundidad, donde el entramado de rizomas había sido parcialmente arrancado del sustrato en la parte más expuesta, quedando en posición vertical un entramado de más de 1 m de altura, que se mantenía unido al resto de la pradera aún fija al sedimento tras el temporal.

Por último, la pesca artesanal de la almeja o chirla (*Chamelea gallina*) y de la coquina (principalmente *Donax trunculus*) mediante el uso de rastros puede afectar a las praderas más superficiales de *Cymodocea nodosa*. Este tipo de pesca se realiza en fondos muy someros (entre 2 y 6 m de profundidad) en sustrato de arena fina, pero es frecuente que en los artes aparezcan hojas y rizomas de *Cymodocea nodosa*. Sin embargo, no parece que afecte considerablemente a las formaciones de esta fanerógama ya que, por una parte, los mismos pescadores las evitan por temor a enganchar los rastros en el entramado de rizomas, y, por otra, las praderas más extensas de *Cymodocea nodosa* suelen encontrarse a mayores profundidades, donde ya no faenan los almejeros.