puede alcanzar hasta 30 m² por cada m² de pradera, como ocurre en las praderas superficiales del levante español. Obviamente, y dado que las hojas se renuevan continuamente (con una vida que oscila entre unos 4 y unos 11 meses), se trata de una comunidad muy dinámica, formada en su mayor parte por especies pequeñas y de ciclo de vida corto.

Como en cualquier ecosistema bentónico, en esta comunidad pueden distinguirse los organismos sésiles (aquellos que viven fijos al sustrato, en este caso a las hojas) y los móviles. Entre los primeros hay que destacar principalmente las algas, pero también a determinadas esponjas, cnidarios, gusanos poliquetos, moluscos bivalvos, briozoos y tunicados. Entre los segundos se encuentran principalmente numerosos poliquetos, crustáceos, moluscos, nematodos, turbelarios, equinodermos y peces.

LOS EPIFITOS (FLORA Y FAUNA SÉSILES)

Las hojas verdes y jóvenes comienzan enseguida a ser invadidas por una serie de organismos, de tal forma que en su recubrimiento se establece una sucesión muy bien definida. Asimismo, la densidad de los epifitos y la composición específica varían notablemente desde las bases hacia los ápices de las hojas, a causa de la distinta edad de las partes basales respecto a las apicales y a las diferencias microambientales que existen a lo largo de las hojas. Los tejidos verdes y jóvenes, situados cerca del meristemo basal, comienzan a ser colonizados a los pocos días por cianobacterias y otras bacterias, diatomeas y algunos otros microorganismos, como hongos, ciliados o propágulos de algas. Se va formando así una película microbiana que se denomina perifiton, sobre la que se instala progresivamente, a su vez, una sucesión de organismos macroscópicos, visibles a simple vista, denominados epifitos.

Las diatomeas (algas unicelulares) constituyen un componente importante del perifiton que se desarrolla sobre las hojas de Posidonia oceanica. En las praderas de la isla de Ischia se han determinado cerca de un centenar de especies de diatomeas, todas ellas pertenecientes al orden de las Pennadas y que presentan distintas formas de crecimiento. Entre las más frecuentes y dominantes se encuentran las del género Cocconeis y algunas de los géneros Amphora, Grammatophora y Synedra. Pese a que no hay estudios sobre este grupo en las praderas del litoral andaluz, el poblamiento de diatomeas probablemente sea muy parecido al de las praderas italianas, dada la ubicuidad de estas especies. Otro grupo importante, aunque poco estudiado, de pequeños organismos de las praderas es el de los foraminíferos, protozoos de esqueleto calcáreo muy abundantes en todo tipo de ecosistemas litorales. Las formas dominantes sobre las hojas son las de esqueleto perforado, con frecuencia planiespirales o trocoespirales. Muchas especies viven permanentemente fijas a las hojas, como las de los géneros Planorbulina, Acervulina o Nubecularia, pero otras pueden desplazarse ocasionalmente por medio de seudópodos, como las de los géneros Cibicides, Rosalina, Conorboides o Discorbis, entre otros. Además, existe toda otra serie de especies móviles, como las de los géneros Elphidium o Quinqueloculina, extraordinariamente abundantes en las praderas, que serán tratadas en el apartado dedicado a las especies móviles. Aunque este grupo de protozoos no se ha estudiado en las praderas andaluzas, muchas de las especies señaladas como frecuentes en praderas catalanas se han observado también en Almería, como Cibicides lobatulus, Discorbis obtusa, Conorboides mediterranensis, Conorboides posidonicola, Nubecularia lucifuga, Nubecularia massutiana, Planorbulina mediterranea. Rosalina globularis o Triloculina rotunda, entre otras. Por lo general, los foraminíferos son más abundantes en las praderas profundas que en las superficiales, pues prefieren un hidrodinamismo atenuado, debido a que suelen presentar una sujeción débil sobre las hojas. La mayor parte de estas especies se alimentan preferentemente de diatomeas, y también de bacterias, hongos y de las partículas orgánicas que quedan adheridas al perifiton.

Después de un par de semanas, comienzan a instalarse sobre la película microbiana diversas algas (sobre todo coralináceas incrustantes) y algunas especies de hidroideos y de briozoos. La comunidad epifita de las hojas es rica en algas, habiéndose encontrado en el litoral almeriense más de 70 especies. Dado el carácter poco duradero de las hojas respecto a otros sustratos bentónicos, las especies que se desarrollan son algas oportunistas, de crecimiento rápido y, muchas veces, adaptadas al tipo de vida que ofrece un sustrato vivo y perecedero. La forma de crecimiento más habitual de las algas epifitas de las hojas de Posidonia oceanica es la incrustante. Diversas algas rojas pequeñas pertenecientes a la familia de las coralináceas, como Pneophy $llum\ fragile\ (=Fosliella\ lejolisii),\ Hydrolithon\ farinosum\ (=Fosliella\ lejolisii)$ liella farinosa) y Titanoderma litorale, son las especies más abundantes durante todo el año, implantándose sobre las hojas en etapas muy tempranas. En las partes apicales llegan a formar un recubrimiento prácticamente continuo, que sirve de sustrato para el asentamiento de un gran número de otras algas filamentosas. Las hojas más externas del haz (las más viejas) pueden aparecer totalmente recubiertas por estas costras de color blanquecino y rosado. También incrustante, la feofita Myrionema orbiculare (= Myrionema magnusii), constituye un recubrimiento extenso de color marrón oscuro sobre las hojas, a menudo intercalada en los espacios que dejan libres las algas rojas incrustantes.

Sobre las coralináceas, y sobre *Myrionema magnusii*, se desarrolla una flora muy particular durante los meses de primavera. La dominancia corresponde a las feofitas *Giraudia sphacelarioides* y *Cladosiphon cylindricus*, algas minúsculas e identificables únicamente con la ayuda de una potente lupa o un microscopio. La primera tiene forma de pequeño penacho, mientras que la segunda presenta una característica forma cilíndri-

ca. Otra especie propia de este ambiente es la rara rodofita Chondria mairei, recolectada en las praderas de la Isleta del Moro y del cabo de Gata. Además, son muy constantes en las praderas andaluzas las rodofitas Acrochaetium daviesii, Stylonema alsidii, Ceramium flaccidum, Dasya corymbifera, Ceramium deslongchampsii (= Ceramium strictum), Herposiphonia secunda y algunas especies del género Laurencia, las feofitas Sphacelaria cirrosa, Dictyota linearis y Ectocarpus siliculosus; y la cloroficea Cladophora albida.

Aunque la dominancia cuantitativa y cualitativa de las especies epifitas de las hojas de Posidonia oceanica corresponde a las algas, debe remarcarse también la importancia de otros grupos de organismos, en particular de minúsculos briozoos e hidroideos, adaptados como las algas a sobrevivir y proliferar en este ambiente. Los briozoos pueden tener formas incrustantes irregulares (Fenestrulina joannae o Chorizopora brongniartii), o circulares, como los de la familia Lichenoporidae (Lichenopora radiata, Disporella hispida). Un caso particular lo constituyen las colonias lineales o dendriformes de Electra posidoniae, que crecen en el sentido longitudinal de las hojas, siendo una de las especies más características y una de las primeras en colonizar las zonas basales e intermedias de las hojas centrales del haz. Otro briozoo, Aetea truncata, posee, como los hidroideos, unos ejes aplicados a las hojas de los que salen los zooides erectos. Por su parte, los hidroideos de las hojas están constituidos por hidrorrizas (estolones reptantes fijos a las hojas), de las que parten colonias erectas con pólipos. Las especies de este grupo se extienden rápidamente por las superficies libres de las hojas y muestran unas adaptaciones particulares para colonizar las hojas vecinas. Las hidrorrizas sobresalen por los bordes foliares, lo que les permite «saltar» de hoja en hoja (proceso llamado estolonización) y, de esta forma, ser los primeros en ocupar el espacio vacío proporcionado por las hojas nuevas. Entre las especies más abundantes de hidroideos hay que destacar Sertularia perpusilla, Plumularia obliqua, Aglaophenia harpago, Clytia hemisphaerica, Antenella secundaria y Campanularia asymmetrica. La primera de estas especies, al igual que el briozoo Electra posidoniae, se ha adaptado a ocupar las partes verdes de las hojas libres de epibiontes. Una vez instalada sobre una hoja, bien por estolonización o bien por el asentamiento de una larva plánula, la colonia crece hacia la parte basal de la hoja, evitando así las zonas apicales más cubiertas de epifitos. Por el contrario, otras especies, como Aglaophenia harpago, suelen instalarse en las partes distales, donde el alimento en suspensión es más accesible. Otros cnidarios de mayor tamaño que pueden encontrarse de forma más ocasional sobre las hojas son algunos actiniarios (Paractinia striata o Paranemonia cinerea), que suelen presentar una distribución muy contagiosa, siendo frecuentes en algunas zonas, mientras que están ausentes en la mayoría de las praderas. Por ejemplo, Paractinia striata es muy abundante en la pradera de Agua Amarga, pero apenas se ha encontrado en otras zonas.

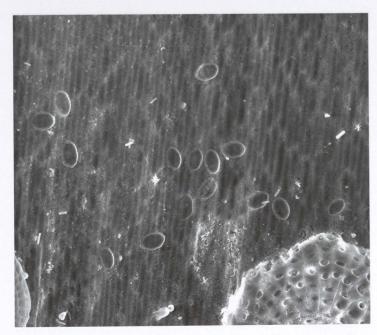


Hojas jóvenes con la parte basal verde y pocos epifitos —arriba se aprecia el hidroideo *Sertularia perpusilla*—, y hojas viejas recubiertas por la feofita *Sphacelaria cirrhosa*, abajo. La Isleta del Moro, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -11 m (FOTOS: J. C. CALVÍN)



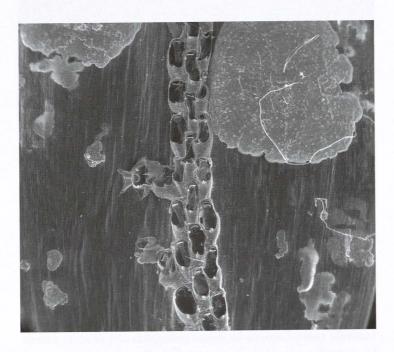
Entre los epifitos de las hojas de *Posidonia oceanica* hay que mencionar también los pequeños poliquetos tubícolas de la familia de los espirórbidos, cuyos tubos calcáreos tienen forma de pequeña espiral aplanada. Estos poliquetos constituyen uno de los componentes más conspicuos del «fouling» (se conocen de forma vulgar como «caracolillo») y se instalan sobre todo tipo de superficies. En las praderas almerienses, las especies más abundantes de esta familia son *Janua pseudocorrugata* y *Pileolaria militaris*.

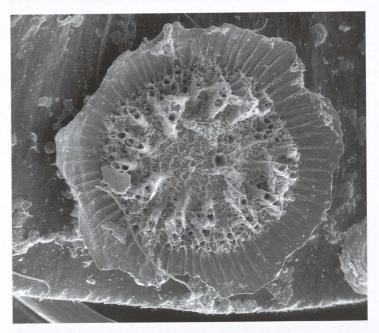
Por último, hay que señalar la presencia ocasional sobre las hojas de algunas ascidias, principalmente *Botryllus schlosseri*, *Pseudodistoma crucigaster* y *Didemnum* spp. Asimismo, algunas esponjas, como *Phorbas tenacior*, pueden recubrir en algunos casos la parte basal de las hojas, pero deben considerarse como especies más propias de los rizomas que ocasionalmente se extienden envolviendo toda la base del haz.





Microfotografías electrónicas de barrido de organismos epifitos de las hojas de *Posidonia oceanica*; de izquierda a derecha y de arriba abajo: cianobacterias, diatomeas, el briozoo *Electra posidoniae* con algas rojas y el briozoo *Lichenopora radiata* (MICROFOTOS ELECTRÓNICAS: J. TEMPLADO)





Merece destacarse la gran uniformidad existente en la composición de las comunidades epifitas de las hojas de *Posidonia oceanica* a lo largo de todo el Mediterráneo. Las praderas andaluzas no son una excepción y sus poblamientos pueden incluirse dentro de la asociación de *Giraudia sphacelarioides* y *Myrionema orbiculare* descrita de las costas francesas (*Giraudio-Myrionemetum orbicularis* Ben, 1971, en la nomenclatura fitosociológica).

Esta asociación muestra una fuerte estacionalidad, ligada al distinto crecimiento y desarrollo de las hojas de *Posidonia ocea-* nica a lo largo del año. Su masiva renovación otoñal afecta so-

bremanera al poblamiento de epifitos. Las hojas jóvenes que permanecen unidas a la planta después de los temporales de otoño muestran un poblamiento de epifitos escaso, cuya biomasa y complejidad aumenta a lo largo del año. Durante la primavera se produce el crecimiento masivo de una serie de algas de desarrollo primaveral (de los géneros *Giraudia*, *Cladosiphon* y *Ectocarpus*), que desaparecen al llegar el verano y son sustituidas por un mayor desarrollo de las algas coralináceas y por algas erectas y filamentosas (*Dictyota*, *Herposiphonia*, *Falkenbergia*), principalmente en los ápices de las hojas. Esta sucesión en el poblamiento de las hojas está desfasada en el tiempo en las

praderas situadas a mayor profundidad, de tal manera que las más superficiales inician el ciclo antes (con aparición de las especies primaverales en marzo-abril) y las más profundas después (aparición de las especies primaverales en mayo-junio). Puede hablarse de una comunidad de verano (dominada por rodofitas), que constituye el estado más avanzado de una sucesión que se ve truncada por la caída de las hojas con los temporales de otoño, y una comunidad de primavera (con dominancia de feofitas), que puede considerarse como una fase estacional de carácter fotófilo.

La biomasa de los epifitos tiene asimismo una fuerte estacionalidad, como es de esperar debido a los marcados ciclos de crecimiento y biomasa de las hojas. En general, es mínima a finales de otoño y máxima a finales de primavera (praderas superficiales) o en verano (praderas profundas). No existen estudios sobre los ciclos de biomasa en las praderas andaluzas, aunque, por lo que se conoce de otros lugares, la biomasa de epifitos puede llegar a suponer casi la mitad de la biomasa de las hojas en los momentos de mayor desarrollo. Así, se han obtenido medidas de hasta 500 mg de peso seco por haz en las praderas superficiales, lo que representa casi 500 g de peso seco por m² de pradera. Las biomasas de epifitos en las praderas profundas son siempre bastante menores, aunque llegan a alcanzar cifras cercanas a los 180 g de peso seco por m². El recubrimiento varía de forma parecida a la biomasa a lo largo del año. Por ejemplo, en una pradera poco profunda situada en Agua Amarga se observó un recubrimiento máximo en abril y mínimo en octubre.

La biomasa de la epifauna muestra también una marcada estacionalidad, aunque no se identifica ningún desfase temporal, como el que se observa con la profundidad para las algas. En general, la biomasa es máxima en verano, coincidiendo con el máximo desarrollo foliar de la pradera, y mínima en otoño, tras la senescencia de las hojas. En todo caso, es siempre inferior a la biomasa de las algas epifitas, alcanzando máximos cercanos a los 100-200 mg de peso seco por haz. Sólo en algunas praderas profundas la biomasa de la epifauna puede llegar a igualar a la de la epiflora. En este sentido, la producción del conjunto de la epiflora es muy distinta en función de la profundidad de la pradera. Utilizando los valores obtenidos en los ciclos de la biomasa de las especies, las estimas oscilan entre 40-70 g de carbono por m² y año para las praderas superficiales, y entre 10 y 20 g de carbono por m² y año para las profundas. Sin embargo, las estimas basadas en la fijación de carbono dan cifras casi un orden de magnitud superiores (70 a 400 g C por m² y año). Los valores reales probablemente se sitúen entre estas cifras, puesto que las estimas calculadas mediante los ciclos de la biomasa son necesariamente subestimas de la producción primaria real, y las basadas en la fijación de carbono probablemente sobrestimen la producción diaria. Sin embargo, todos estos datos apuntan hacia una producción nada despreciable de los epifitos de las hojas en las praderas de Posidonia oceanica, que puede alcanzar un por-



Como ejemplos de algas frecuentes sobre las hojas de *Posidonia* más longevas, se muestran *Spyridia filamentosa* (alga roja filamentosa muy tenue) y *Laurencia* sp., ambas en la foto superior, típicas de finales de verano, y las coralináceas incrustantes *Hydrolithon farinosum* y *Pneophyllum fragile*, junto a las pequeñas algas pardas *Cladosiphon cylindricus* y *Giraudia sphacelarioides*, en la imagen inferior, propias del periodo primaveral (FOTOS: E. BALLESTEROS)



centaje muy elevado (superior al 20%) de la producción primaria total de las praderas. La importancia de estos epifitos para el balance global de materia y energía de la totalidad de la pradera es, pues, enorme, dado que gran cantidad de pequeños herbívoros se alimentan exclusivamente de los epifitos, o que los principales macroherbívoros, como los erizos de mar o las sale-







mas comen preferiblemente y digieren con mayor eficacia las algas que las hojas de *Posidonia*.

LA FAUNA MÓVIL

La fauna móvil ligada al estrato foliar de las praderas está formada mayoritariamente por especies de pequeño tamaño que se alimentan del perifiton y de los epifitos que recubren las hojas, por lo que contribuyen en buena medida a regular su crecimiento y benefician a la planta. Los grupos predominantes de ani-



Algunos animales epifitos de las hojas de *Posidonia oceanica*: a la izquierda, de arriba abajo, el hidroideo *Aglaophenia harpago*, los briozoos *Electra posidoniae*, y *Lichenopora radiata*, en la imagen inferior con el hidroideo *Obelia dichotoma*; sobre estas líneas, la ascidia colonial *Pseudodistoma obscurum* (FOTOS: D. MORENO, Y E. BALLESTEROS, DERECHA)

males móviles son crustáceos (sobre todo anfípodos, decápodos e isópodos), moluscos gasterópodos y, en menor medida, poliquetos, nematodos, turbelarios y equinodermos. La mayor parte de estas especies son microherbívoros poco especializados. A continuación se comentan los principales grupos y el papel que desempeñan en la comunidad posidonícola.

CRUSTÁCEOS

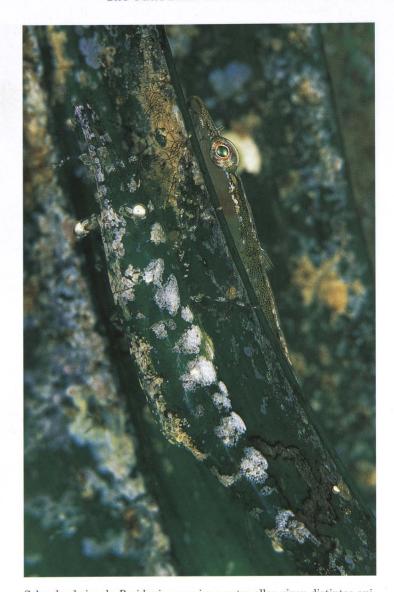
Los anfípodos son el grupo de crustáceos mejor representado en el estrato foliar de las praderas y constituyen una parte importante del alimento de muchas especies de peces, sobre todo de los lábridos y de algunos singnátidos. En unas pocas muestras representativas de distintas praderas almerienses se han identificado cerca de 80 especies de este grupo, aunque es difícil precisar cuáles de ellas son más típicas del estrato foliar y cuáles de los rizomas, ya que la mayoría presentan marcados ritmos circadianos y, por lo general, tienen actividad nocturna. Una buena parte de los anfípodos son microherbívoros que se alimentan de diatomeas, cianobacterias y de pequeñas algas filamentosas.

Las especies que con mayor frecuencia se han encontrado sobre las hojas de esta fanerógama son Lysianassa caesarea, Eusiroides dellavallei, Ampelisca pseudospinimana, Hyale schmidtii, Maera inaequipes, Ampherusa chiereghinii, Dexamine spinosa, Aora spinicornis, algunos caprélidos (como Phtisica marina o Pseudoprotella phasma), Ampithoe helleri, Ampithoe ramondi o Erichtonidus punctatus, entre otras. Las tres últimas especies viven temporalmente en tubos membranosos que fijan a las hojas.

Los decápodos asociados al estrato foliar suelen ser fotófilos con capacidad nadadora, que viven, se refugian, descansan y encuentran su alimento en las hojas. Su espectro de alimentación es muy amplio y abarca casi todos los componentes de la comunidad foliar. Las especies más características de las hojas pertenecen a la familia de los hipolítidos, que son pequeños camarones de colores variados, de verde a marrón, e incluso transparentes. Son de destacar por su abundancia Hippolyte inermis, Hippolyte holthuisi, Hippolyte garciarasoi y también, aunque menos. Thoralus cranchii. De todos ellos, el más característico es Hippolyte inermis, especie perfectamente adaptada a vivir entre las hojas, sobre las que presenta una asombrosa capacidad para camuflarse por su forma y coloración verde. Además, es capaz de modificar su color según la tonalidad de las hojas y la de los epifitos que las recubren. Estos pequeños camarones son activos microherbívoros poco especializados, que se alimentan preferentemente de algas filamentosas, pero que pueden ingerir también material orgánico de origen diverso. Otro camarón que puede encontrarse en el follaje, aunque con menor frecuencia, es Palaemon xiphias, especie carnívora que tiene precisamente entre sus presas a los hipolítidos.

Por la noche se incorporan al estrato foliar muchas otras especies, procedentes de los rizomas o de los fondos colindantes. Entre estas últimas destacan las gambas del género *Processa* y, en especial, *Processa edulis*, que de día vive oculta y enterrada en los fondos arenosos adyacentes o en las manchas de arena de los calveros de la pradera. Esta especie se desplaza de noche a las hojas en busca de alimento, pues es una especie cazadora que depreda sobre una gran diversidad de animales, preferentemente poliquetos y anfípodos, pero no desdeña otros crustáceos, como isópodos e hipolítidos.

Otras especies de decápodos que visitan de noche las hojas proceden de los rizomas, de los fondos rocosos próximos o de las concreciones del alga calcárea *Mesophyllum alternans*. Son de destacar los pequeños cangrejos ermitaños *Cestopagurus timi*-



Sobre las hojas de *Posidonia oceanica* o entre ellas viven distintos animales, como el camarón *Hippolyte inermis*, en la imagen superior, a la izquierda, y el pez *Opeatogenys gracilis*, a la derecha, cuyo color les proporciona un asombroso camuflaje sobre las hojas, o la quisquilla *Palaemon* sp., en la imagen inferior (FOTOS: Á. M. FITOR Y D. MORENO)







El isópodo *Idotea hectica*, con un camuflaje realmente perfecto, a la izquierda, es uno de los pocos herbívoros que consumen directamente hojas de *Posidonia oceanica*. En la imagen de la derecha se observa una hoja comida por este crustáceo y cubierta de pequeños poliquetos espirórbidos, que forman un tubo calcáreo de color blanco (potos: D. MORENO Y A. LUQUE)

dus y Calcinus tubularis, que son extraordinariamente abundantes, el primero con preferencia por las praderas más superficiales, mientras que el segundo domina a mayor profundidad. También se encuentran algunas otras gambas, como Lysmata seticaudata, galateas, como Galathea bolivari y Galathea squamifera, y algunos cangrejos portúnidos, xántidos o májidos, entre otros. Consecuentemente, durante la noche la riqueza específica y, sobre todo, la abundancia de decápodos, se incrementa de forma muy notable en el estrato foliar.

Los isópodos son menos numerosos que los anfípodos y decápodos, pero cuentan con algunas de las especies más características de las hojas de Posidonia, como Idotea hectica. Esta especie es una de las más emblemáticas del estrato foliar de las praderas. Por su forma (larga y aplanada) y color (verde con un jaspeado irregular blanquecino o rosado) se asemeja a un trozo de hoja y resulta perfectamente críptica sobre ellas. Además, es una de las pocas especies capaces de ingerir entre su alimento fragmentos de hojas de Posidonia. Otros isópodos frecuentes en este ambiente son Astacilla mediterranea y algunas especies del género Gnathia. Mención aparte merecen algunos isópodos de la familia Limnoriidae (géneros Limnoria y Lynseia), que son conocidos por su capacidad de perforar tejidos vivos o muertos en diversas especies de fanerógamas marinas. Hasta la fecha, en el Mediterráneo se ha identificado una única especie perteneciente a este grupo de isópodos perforadores; se trata de Limnoria mazzellae, dedicada a una de las más ilustres investigadoras de Posidonia oceanica, fallecida hace pocos años siendo directora de la Estación Marina de Ischia (Italia). Dicha especie perfora los peciolos de las hojas, de los que se alimenta. pero parece que afecta a los tejidos vivos de la planta sólo de forma ocasional.

Otros grupos de crustáceos, como misidáceos, cumáceos, tanaidáceos, ostrácodos o copépodos, también aparecen en el es-

trato foliar de las praderas, pero son en su mayor parte especies nadadoras o planctónicas, por lo que no pertenecen estrictamente al conjunto de especies propias de las hojas.

MOLUSCOS

Los moluscos presentes en el estrato foliar son en su casi totalidad gasterópodos. Dentro de ellos, los pequeños risóidos constituyen con diferencia el grupo predominante y comprenden más del 50% del total de ejemplares de moluscos en las praderas almerienses. Entre las especies de esta familia más características de las hojas se encuentran Rissoa auriscalpium (salvo en el sector occidental), Rissoa variabilis, Rissoa ventricosa y Rissoa violacea. Otros risóidos también frecuentes, pero que son asimismo habituales en otros hábitats infralitorales (sobre todo en las comunidades de algas fotófilas), son Alvania lineata, Alvania discors y algunas pequeñas especies del género Pusillina. Otros gasterópodos muy comunes en el estrato foliar son los tróquidos Jujubinus exasperatus, Jujubinus striatus, Gibbula umbilicaris y Gibbula ardens, y los turbínidos Tricolia pullus y Tricolia speciosa. Todas estas especies se alimentan raspando con su rádula el fieltro de epifitos de las hojas, pero se ha demostrado que cada una muestra preferencia por determinados componentes del recubrimiento foliar, en función de su tamaño, forma y textura. Se produce, además, una repartición temporal (tanto estacional como circadiana) y espacial de estas especies en el extenso hábitat constituido por la superficie de las hojas, lo que supone una diversificación de este nicho trófico. Unas son predominantemente diurnas y otras nocturnas, unas muestran preferencia por las praderas superficiales y otras por las profundas, aparte de la diferente aparición estacional de cada una de ellas (se trata de especies con un ciclo de vida anual).







Los gasterópodos *Jujubinus exasperatus*, a la izquierda, y *Tricolia speciosa*, en el centro, son frecuentes entre las hojas de *Posidonia*. El gasterópodo opistobranquio *Petalifera petalifera*, a la derecha, es una de las especies mejor adaptadas a la vida en las hojas de *Posidonia oceanica*, sobre las que es muy difícil de distinguir (FOTOS: D. MORENO)

Además de todos estos gasterópodos, hay que destacar al opistobranquio *Petalifera petalifera*, especie estrictamente ligada a las hojas de *Posidonia oceanica*, aunque sus juveniles también pueden encontrarse sobre las de *Cymodocea nodosa*. Se trata de una especie del mismo grupo que las liebres de mar (género *Aplysia*), pero, al contrario que éstas, tiene el cuerpo muy aplanado. Se alimenta activamente de la película microbiana que recubre las hojas y crece con gran rapidez, hasta alcanzar cerca de 4 cm de longitud. Su ciclo de vida también es anual y sus poblaciones sufren grandes fluctuaciones de un año a otro en las praderas almerienses.

A este contingente de especies que vive de forma más o menos permanente sobre las hojas (durante las horas de inactividad suelen permanecer en las zonas basales de las mismas), se
suman durante la noche otra serie de ellas procedentes de los rizomas. Entre estas últimas, las más abundantes son *Columbe-*lla rustica (omnívora) y *Chauvetia mamillata*, que se alimenta
de los huevos depositados sobre las hojas por otros gasterópodos.
Estas especies, sin embargo, no son exclusivas de las praderas y
se encuentran muy repartidas por los fondos rocosos litorales.
Asimismo, la especie ubicua *Bittium reticulatum*, muy abundante en todo tipo de hábitats infralitorales con vegetación, es
también frecuente sobre las hojas de *Posidonia oceanica*.

POLIQUETOS

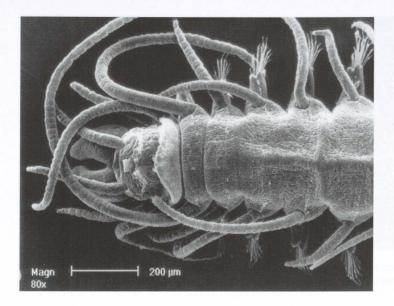
Los poliquetos, a pesar de ser el grupo animal dominante en los rizomas y en la mata, son escasos sobre las hojas. Diversos autores coinciden en señalar que sólo alrededor del 3% del total de las especies de poliquetos presentes en las praderas aparece únicamente en las hojas. A pesar de ello, ninguna de estas especies parece estar ligada de forma exclusiva a este hábitat, pues

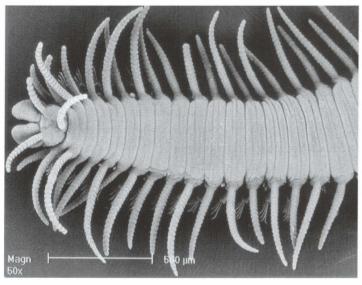
se trata de especies también frecuentes en las comunidades de algas fotófilas. De entre todas ellas, la más abundante es el nereido *Platynereis dumerilii*, cuya máxima abundancia se ha detectado en verano en las praderas superficiales (1-5 m), coincidiendo con el periodo de reclutamiento de larvas y juveniles. Este poliqueto permanece dentro de un tubo mucoso semipermanente durante las horas de luz, y por la noche realiza cortos desplazamientos para alimentarse activamente de pequeñas algas erectas filamentosas.

El resto de la fauna de poliquetos de las hojas de *Posidonia oceanica* está formada principalmente por algunas especies de la familia Syllidae, más abundantes en las praderas profundas (15-25 m), y por pequeños filtradores con cierta capacidad de movimiento, como *Amphiglena mediterranea*. Cabe también mencionar dos especies de eunícidos, *Lysidice ninetta y Nematonereis unicornis* que, al igual que algunos isópodos limnóridos, excavan galerías en los peciolos que permanecen sujetos al rizoma después de desprenderse las hojas, aunque dichas especies, por su hábitat tan particular, no corresponden estrictamente ni al estrato foliar ni al de rizomas.

EQUINODERMOS

La única especie de equinodermo que puede considerarse estrictamente ligada a las praderas de *Posidonia oceanica* es la pequeña estrella *Asterina pancerii*, muy similar a su congénere *Asterina gibbosa* («estrella del capitán»), pero de menor tamaño y coloración rojiza. Esta diminuta estrella de mar sólo ha sido citada en las costas españolas en el litoral de Murcia y de las islas Baleares y Columbretes. Se trata de un endemismo mediterráneo que es frecuente en algunas praderas de las costas orientales almerienses. Es una especie estrictamente nocturna,





Microfotografías de barrido electrónico de dos especies de poliquetos de la familia de los sílidos, muy comunes en las praderas de *Posidonia oceanica*: Eusyllis assimilis y Syllis amica (MICROGRAFÍAS G. SAN MARTÍN-SIDI-UAM)

que se desplaza a las hojas durante la noche para alimentarse de los pequeños gasterópodos que por allí deambulan. Presenta la peculiaridad de incubar los huevos en su interior, de donde nacen ya pequeños juveniles con la misma forma de los adultos. Ello determina que la especie tenga una escasa capacidad de dispersión y, como consecuencia, una distribución muy contagiosa. El mayor número de ejemplares de esta estrella se ha observado en la pradera de Agua Amarga (Almería).

Entre los equinodermos del estrato foliar hay que mencionar también al erizo de mar común, *Paracentrotus lividus*. Aunque se trata de una especie característica de las comunidades de algas fotófilas, también puede presentar importantes poblaciones en las praderas. Este erizo permanece inactivo durante las horas de luz, refugiado entre el lecho de rizomas o en la zona ba-

sal de las hojas, pero se encarama a ellas durante la noche para ramonear las algas epifitas. Sin embargo, en su acción ramoneadora, ingiere también porciones de las hojas de *Posidonia oceanica*, por lo que es una de las pocas especies de macroherbívoros que come de forma regular tejidos vivos de esta fanerógama. Al igual que sucede en las comunidades de algas fotófilas (véase el capítulo correspondiente a los bosques de algas pardas y rojas), las superpoblaciones que esta especie presenta localmente pueden ocasionar importantes estragos en las praderas. Otro erizo, de menor tamaño, que puede aparecer en algunas praderas, especialmente en las más profundas, es *Psammechinus microtuberculatus*. Como la especie anterior, este erizo come algas epifitas y, en un menor porcentaje, tejidos vivos de *Posidonia*.

PECES

La mayor parte de las especies de peces presentes en el estrato foliar de las praderas pertenecen a la categoría de las especies nadadoras, por lo que se comentarán más adelante. La única especie estrictamente ligada a las hojas de Posidonia oceanica (y también a las de Cymodocea nodosa) es el gobiesócido («peces ventosa») Opeatogenys gracilis. Se trata de uno de los peces más pequeños de Europa y presenta una intensa coloración verde, por lo que se camufla muy bien sobre las hojas. Es un activo depredador de pequeños crustáceos, preferentemente anfípodos y misidáceos, que se encuentra sobre todo en las praderas más superficiales, donde sus poblaciones pueden alcanzar cerca de diez ejemplares por metro cuadrado. Otra especie próxima de esta misma familia que también puede aparecer junto a la anterior es Apletodon incognitus (sobre todo, los juveniles), de coloración muy variable, pero es más frecuente en otros hábitats litorales y vive generalmente asociado a los erizos de mar.

OTROS GRUPOS

Para finalizar el repaso a la fauna móvil del estrato foliar de las praderas, deben mencionarse algunos grupos de pequeño tamaño (por lo general inferior a 1 mm) que pueden presentar un elevado número de individuos y de especies, como los nematodos y los foraminíferos.

Los nematodos son posiblemente el grupo de animales más abundante en casi todos los ecosistemas acuáticos, aunque por su diminuto tamaño y la dificultad que entraña la identificación de las especies, ha sido muy poco estudiado. Las praderas de *Posidonia oceanica* no son una excepción y se han encontrado unos 90 géneros de este filo en una pradera del noroeste de Italia. Aunque los nematodos dominan, sobre todo, entre la endofauna de los rizomas y en la interfase sedimento-agua, donde se acumula una gran cantidad de detritos orgánicos, diversas especies





Asterina pancerii, pequeña estrella de mar característica de las praderas de Posidonia, en la imagen de la izquierda, es uno de los pocos invertebrados marinos incluidos en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas. El erizo de mar común (Paracentrotus lividus), a la derecha, puede ser abundante en algunas praderas superficiales (FOTOS: D. MORENO/FAUNA IBÉRICA Y J. C. CALVÍN)

pueden encontrarse sobre las hojas. Los géneros dominantes son *Microlaimus* y *Desmodora*, cuyas especies se alimentan predominantemente de diatomeas, y *Chromaspirina*, que incluye especies depredadoras, sobre todo de otros nematodos.

Por último, los foraminíferos presentan numerosas especies móviles sobre las hojas, entre las que destacan las de los géneros *Elphidium* y *Quinqueloculina*. De este último género se han encontrado más de veinte especies sobre las hojas de praderas del litoral catalán. Es curioso resaltar que muchas de estas especies presentan también acusados ritmos circadianos y muestran un gran despliegue durante las horas de oscuridad.

La comunidad de los rizomas y de la mata

Los rizomas de Posidonia oceanica albergan una comunidad muy variable y diversa, ya que el poblamiento cambia radicalmente en función de las características de la pradera. Como ya se ha dicho, el sustrato sobre el que esté asentada la pradera es de vital importancia en la composición de la flora y la fauna subyacente. Si el sustrato es arenoso, la flora será muy pobre y la mayor parte de la fauna estará compuesta por especies propias de los fondos arenosos circundantes. De igual modo, si la pradera crece sobre un fondo rocoso, la flora y la fauna serán muy parecidas a las presentes en una comunidad de algas situada a una profundidad similar, con una mayor riqueza de las especies propias de ambientes con luz escasa (esciáfilas). Dicha riqueza variará, asimismo, en función de la densidad de haces. Finalmente, las praderas que se desarrollan sobre mata, poseen una flora y una fauna que vive en las condiciones particulares de esta formación organógena, creada por los rizomas, raíces y los restos de los pecíolos de las hojas muertas. La mayor parte de las especies animales que habitan la mata forman parte de la endofauna. Muy a menudo, en una pradera extensa coexisten manchas situadas sobre cada uno de los sustratos mencionados, por lo que es difícil hacer una descripción de conjunto de la comunidad.

Todas estas características, y el hecho de que en las praderas de *Posidonia oceanica* puedan encontrarse especies que también son propias de buena parte de los hábitats infralitorales, han determinado que hayan sido definidas como una «encrucijada ecológica» o como un «complejo polibiocenótico» (es decir, formado por varias biocenosis).

FLORA

Los estudios sobre la flora que crece sobre los rizomas de *Posidonia oceanica* demuestran que no hay ninguna especie que sea exclusiva de este hábitat. Sin embargo, el número de especies que pueden encontrarse en este ambiente es elevado, como es el caso de la pradera de Agua Amarga, donde se han encontrado hasta 81 algas distintas, cifra parecida a la de otras zonas del Mediterráneo. Otra característica del poblamiento de los rizomas es la gran cantidad de algas poco desarrolladas, que no pasan de los estadios juveniles, y que son consecuencia de la fijación y posterior germinación de propágulos provenientes de otras comunidades. La intensa tasa de deposición de sedimentos que sufren los rizomas, así como la escasa luz que llega hasta ellos, no favorecen el desarrollo de las algas, e impide que la mayoría de ellas completen su ciclo vital.

La mayor parte de las algas que crecen sobre los rizomas son esciáfilas, y están adaptadas a la escasa iluminación existente bajo la densa cobertura de las hojas. Diversas especies del géne-



A menudo, los rizomas de *Posidonia oceanica* poseen un recubrimiento algal muy apreciable. Merecen destacarse las algas laminares del género *Peyssonnelia*, como *Peyssonnelia squamaria*. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -6 m (FOTO: J. C. MORENO)

ro Peyssonnelia (principalmente Peyssonnelia squamaria y Peyssonnelia rubra, pero también otras) son habitualmente comunes en los rizomas, junto a los abanicos verdes de Flabellia petiolata. Menos aparentes, pero no por ello escasas, las tenues láminas rosas de Acrosorium venulosum se adhieren a los rizomas en las zonas menos iluminadas. Junto a ellas pueden encontrarse numerosas algas rojas filamentosas (Aglaothamnion tripinnatum, Spermothamnion flabellatum, Polysiphonia scopulorum, Dasya spp., Herposiphonia secunda) o laminares (Rhodophyllis divaricata, Hypoglossum hypoglossoides). En cambio, otras especies más amantes de la luz, como Sphacelaria cirrosa, Haliptilon virgatum y Jania spp., son propias de las praderas superficiales poco densas.

Las praderas que se asientan sobre sustrato rocoso poseen una flora mucho más diversa. La lista de especies es muy extensa y, entre las de mayor porte que se unen a las ya comentadas anteriormente, pueden mencionarse Dictyota dichotoma, Halopteris filicina, Halopteris scoparia, Cladostephus spongiosus, Padina pavonica, Dictyopteris polypodioides, Codium bursa, Pseudochlorodesmis furcellata, Halimeda tuna y la coralinácea incrustante Mesophyllum alternans. Esta última especie forma grandes concreciones de forma irregular en las praderas andaluzas, que constituyen, a su vez, un microhábitat que cobija numerosas especies animales esciáfilas. Por la singularidad y



Muchos animales sésiles característicos de los fondos rocosos, como el falso coral *Myriapora truncata* (briozoo), pueden ser frecuentes también sobre los rizomas. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata, -6 m (FOTO: J. C. MORENO)

gran desarrollo que alcanzan las concreciones de este alga, la rica comunidad que cobijan será tratada aparte.

No existen datos publicados sobre la biomasa ni la producción del componente florístico de los rizomas en las praderas andaluzas. En todo caso, la biomasa debe ser muy variable como se deduce de la gran variedad de praderas existentes, en función del tipo de sustrato sobre el que se asientan, de la densidad de los haces y de la profundidad. Los datos obtenidos en otras praderas mediterráneas con una elevada densidad de haces apuntan que la biomasa de las algas debe oscilar entre prácticamente cero (en aquellas praderas con rizomas totalmente enterrados en el sedimento) y unos 40 g de peso seco por m², lo cual revela la escasa importancia cuantitativa de las algas epifitas de los rizomas respecto a las de las hojas.

FAUNA SÉSIL

Todo lo dicho para las algas de los rizomas de *Posidonia oceanica* es válido para la fauna sésil. En general, es escasa en las praderas situadas sobre arena, pero puede alcanzar una notable diversidad de especies en las instaladas sobre roca. Está compuesta por numerosos foraminíferos, entre los que destaca *Miniacina miniacea*, que se asemeja a un diminuto coral rojo, al-

gunas esponjas (Sycon ciliatum, Leucosolenia variabilis, Dysidea avara), briozoos (Platonea stoechas, Schizobrachiella sanguinea, Beania spp.) y tunicados (Aplidium conicum, Pseudodistoma crucigaster, Didemnum maculosum y otras especies de la familia Didemnidae). En las praderas asentadas sobre roca la lista de animales aumenta de forma considerable, con un conjunto de especies propias de los fondos rocosos de algas hemiesciáfilas y esciáfilas: esponjas (Phorbas tenacior, Crambe crambe, Chondrosia reniformis), hidrozoos (Aglaophenia spp., Eudendrium spp.), poliquetos (Sabella pavonina, Sabella spallanzanii, Filograna implexa, Salmacina incrustans) y briozoos (Myriapora truncata, Cellaria salicornioides, Sertella septentrionalis, Rhynchozoon spp., Schizomavella spp.).

Merece destacarse también la presencia en algunas praderas almerienses del pequeño braquiópodo *Argyrotheca cordata*, especie propia de cavidades o de ambientes oscuros, ya que este grupo nunca se había mencionado en las praderas de *Posidonia oceanica*.

FAUNA MÓVIL

En el complejo entramado de los rizomas de las praderas de *Posidonia oceanica* de Andalucía están representados prácticamente todos los grupos animales presentes en los fondos infralitorales mediterráneos. Resultaría extraordinariamente prolijo hacer un repaso detallado de todos ellos, por lo que en las líneas que siguen sólo se comentará algo de los grupos dominantes, que son en este caso los poliquetos, los crustáceos decápodos y los moluscos, y se señalarán las especies más significativas de otros grupos. Entre la meiofauna (animales de tamaño inferior a 1 mm) dominan los nematodos y los copépodos harpacticoides, pero también son frecuentes especies de otros grupos, como poliquetos, turbelarios, ostrácodos y oligoquetos.

POLIQUETOS

Los anélidos poliquetos constituyen uno de los grupos más importantes dentro de la comunidad de los rizomas, tanto en biomasa como en riqueza de especies o número de individuos, pudiendo alcanzar hasta el 80% del total de ejemplares. Sin embargo, faltan estudios detallados que cuantifiquen su importancia respecto a otros grupos o que relacionen la estructura de las poblaciones con las distintas condiciones en las que se pueden encontrar las praderas. Son numerosos los trabajos sobre los poliquetos que habitan el estrato de rizomas, tanto en las costas españolas como en otras partes del Mediterráneo, y en la mayoría de ellos se señalan dos características notables de este poblamiento. La primera es que no existe una fauna de poliquetos exclusiva y característica de los rizomas de *Posidonia ocea*-

nica, aunque algunas especies de la familia Syllidae parecen preferir este ambiente a otros próximos. La segunda es que presenta valores de diversidad y abundancia mucho mayores que la fauna de poliquetos de las hojas, de las algas fotófilas o de los fondos de arena próximos. La alta diversidad (presencia de un número de especies muy elevado pero con abundancias relativamente bajas y sin que haya especies con dominancia clara) podría indicar la existencia de una comunidad muy bien estructurada, o bien, lo que parece más probable, que, como se ha dicho, el entramado de rizomas constituya un «sumidero de especies» de los hábitats colindantes.

En lo referente a la composición de esta fauna de poliquetos, se han identificado en las praderas almerienses cerca de 240 especies, un número muy elevado. Más de la cuarta parte (cerca del 30%) de los poliquetos de los rizomas pertenecen a la familia Syllidae, mientras que las especies del orden Eunicida abarcan cerca del 9%, los Nereididae, Aphroditidae y Phyllodocidae más del 6% cada una, y el resto de poliquetos de vida errante cerca del 6%. Dentro de los poliquetos de vida sedentaria, únicamente constituyeron una parte importante de la población los Terebellidae (más del 7%), los Serpulidae (alrededor del 7%), y los Sabellidae (algo más del 7%). El resto de especies sedentarias supone casi el 17%. Estos datos se refieren al número de individuos, pero no existen datos de biomasa, que serían claramente diferentes y muy útiles para definir esta taxocenosis. Algunos estudios indican que sólo algo más 8% de las especies de las praderas almerienses son constantes en ellas, alrededor del 14% son especies frecuentes, un porcentaje similar son especies ocasionales, y una mayoría abrumadora, más del 60%, son especies accidentales. Del total de las especies, sólo 22 podrían definir la taxocenosis y, por tanto, caracterizarla; entre ellas, destacan Thelepus cincinnatus, Chone collaris, Syllis columbretensis y Amphiglena mediterranea. Sin embargo, se encontraron claras diferencias entre distintas praderas, y únicamente tres especies presentaron valores de dominancia significativamente altos en todas las praderas estudiadas: Syllis gerlachi, Amphiglena mediterranea y Chone collaris.

MOLUSCOS

En los estudios realizados en algunas praderas de *Posidonia* del litoral almeriense se han identificado más de 200 especies de moluscos. En el estrato de rizomas la diversidad es muy alta, y están bien representados, además de los gasterópodos, otros grupos de moluscos, como los poliplacóforos y los bivalvos. Las especies más abundantes en este hábitat son: *Alvania nestaresi*, *Alvania cimex, Alvania discors, Crisilla semistriata, Pusillina philippii, Rissoina bruguierei, Nodulus contortus, Cerithiopsis tubercularis, Cerithiopsis minima, Gibberula philippii y Odos-*





La nacra (*Pinna nobilis*) es una de las especies más emblemáticas de las praderas de *Posidonia oceanica*. Aunque está incluida en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, cuenta con importantes poblaciones en el litoral almeriense. A la izquierda, dos ejemplares adultos, a la derecha, uno juvenil (FOTOS: J. C.CALVÍN Y E. BALLESTEROS)

tomia conoidea, entre los gasterópodos, Striarca lactea, Musculus costulatus y Cardita calyculata, entre los bivalvos, y Lepidopleurus cajetanus, entre los poliplacóforos. El número de especies accidentales es también muy elevado.

En general, puede decirse que los gasterópodos abarcan más del 70% de los ejemplares de moluscos, mientras que los bivalvos comprenden en torno al 20%. Entre estos últimos merece destacarse la nacra (Pinna nobilis), que es el mayor molusco con concha del Mediterráneo y uno de los mayores del mundo. Se trata de una especie que vive en las praderas de Posidonia, y más raramente en las de Cymodocea, con un tercio de la concha introducido en el estrato de rizomas, a los que se fija mediante el biso, y el resto sobresale entre las hojas de esta planta, por lo que también podría ser considerada como característica del estrato foliar. Por su gran tamaño (en las praderas almerienses se han medido ejemplares de hasta 75 cm) y por ser su concha apreciada como objeto de adorno, las poblaciones de nacras han sido diezmadas considerablemente, son cada vez más raras y han llegado a desaparecer de algunas zonas del Mediterráneo. Por otro lado, la pesca de arrastre ilegal sobre las praderas causa también graves daños a esta especie. Por todo ello, Pinna nobilis ha sido incluida en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, con la categoría de vulnerable. En las praderas de las costas orientales de Almería se observan todavía poblaciones de esta especie en buen estado de conservación, habiéndose estimado en algunas zonas densidades de entre 3 y 5 individuos cada 100 m².

En las praderas instaladas sobre sustratos blandos el entramado de rizomas puede albergar también poblaciones importantes de bivalvos propios de fondos sedimentarios. Venus verrucosa es particularmente abundante en la mata de estas praderas, y en la parte anóxica de las mismas cabe destacar a Solemya togata, que puede aparecer localmente. CRUSTÁCEOS DECÁPODOS

La riqueza y la densidad de decápodos en los rizomas es enorme y muy superior a la de las hojas. Así, en los muestreos diurnos de los rizomas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Almería) se obtuvo una densidad media de más de 9.000 ejemplares por m² de pradera, siendo en su mayor parte individuos juveniles o especies de pequeño tamaño. Por el contrario, en las hojas no se encuentran más de 50 ejemplares en esta misma superficie. Respecto a este último dato, sin embargo, debe tenerse en cuenta la masiva migración nocturna de decápodos de los rizomas a las hojas, que ya se comentó anteriormente.

En la comunidad de los rizomas de las praderas andaluzas dominan los dos pequeños pagúridos ya mencionados al hablar de la fauna del estrato foliar (Cestopagurus timidus y Calcinus tubularis), que representan más del 50% del total de decápodos, seguidos por Athanas nitescens, Pisidia longimana, Alpheus dentipes, Pilumnus hirtellus y Galathea bolivari. Estas siete especies están siempre presentes en todas las muestras. Esta comunidad, aunque estable, muestra algunas variaciones (especialmente cuantitativas) con respecto a la profundidad, y también una cierta estacionalidad, ligada, muy posiblemente, a la caída de las hojas y al hidrodinamismo más intenso de las zonas más superficiales.

Realmente, el movimiento de los decápodos dentro de la pradera es continuo y muy intenso, pues además de los desplazamientos relacionados con la alimentación o depredación, hay que sumar los reproductores (búsqueda y formación de parejas, apareamiento y puesta), sin olvidar los movimientos específicos de grupos concretos, como los realizados por los cangrejos ermitaños en busca de conchas, pues deben renovarla periódicamente a medida que crecen. En los estudios llevados a cabo en la ensenada de Los Genoveses (Almería), se ha com-

probado que la especie dominante *Cestopagurus timidus* utiliza principalmente conchas vacías del gasterópodo *Bittium reticulatum*, que debe buscar entre los rizomas y, sobre todo, en los fondos próximos, lo que obliga al ermitaño a hacer continuas migraciones (verticales y horizontales) a lo largo de toda su vida.

Finalmente, cabe mencionar un decápodo que vive enterrado en el sedimento de los rizomas y que recuerda a una pequeña cigala (pero con el abdomen menos desarrollado y más blando y con pseudopinzas, en vez de pinzas); se trata del talasínido *Upogebia deltaura*. Es una especie característica de este hábitat y suele excavar galerías en la mata.

OTROS GRUPOS

Como ya se ha dicho, son otros muchos los grupos animales presentes en el entramado de rizomas de las praderas, algunos de ellos muy poco estudiados, como los nemertinos y los turbelarios, a pesar de que pueden tener una presencia importante en este hábitat. Merecen destacarse por su tamaño e importancia algunos equinodermos, entre los que destacan los pepinos de mar Holothuria polii v Holothuria tubulosa, que ingieren continuamente sedimentos y desempeñan un papel fundamental en el reciclaje de los abundantes detritos orgánicos contenidos en éstos. La primera de estas especies se sitúa preferentemente en las praderas superficiales degradadas o poco densas, y suele recubrirse de arena y restos de hojas. Por el contrario, Holothuria tubulosa es más frecuente en las praderas densas y alcanza mavor profundidad. Además, en el interior de la mata, son también frecuentes otras holoturias más pequeñas, como Phyllophorus urna, Holothuria helleri o Cucumaria saxicola. Otro equinodermo muy frecuente en los rizomas es el crinoideo Antedon mediterranea, que puede encaramarse a las hojas durante la noche, la estrella de mar anaranjada Echinaster sepositus, y diversas ofiuras, como Acrocnida brachiata y la pequeña Amphipholis squamata.

En este intrincado hábitat también pueden encontrarse algunos peces bentónicos, sobre todo góbidos y gobiesócidos («peces ventosa»). Entre los primeros, la especie más frecuente es Gobius cruentatus, sobre todo en las praderas profundas, y entre los segundos son relativamente frecuentes Lepadogaster candollei y Diplecogaster bimaculata. Sobre el lecho de rizomas pueden encontrarse también algunos escorpénidos como el rascacio, Scorpaena porcus, o el cabracho, Scorpaena scrofa, que cazan al acecho crustáceos y pequeños peces que deambulan entre las hojas, por lo que estos peces no pueden considerarse como propios de la comunidad de rizomas o del estrato foliar. Son, más bien, peces típicos de los fondos rocosos, que encuentran en las praderas alimento abundante. Éste es también el caso del curioso pulpo de patas largas (Octopus macropus), una especie es-



Los pepinos de mar desempeñan un importante papel en el reciclaje de los detritos orgánicos producidos por la pradera. En la imagen, *Holothuria tubulosa* en el momento de la freza. Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -16 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

trictamente nocturna que se ha encontrado con frecuencia durante la noche en algunas praderas, sobre todo en las situadas en la costa almeriense de la sierra Almagrera (entre las localidades de Terreros y Villaricos).

Las especies nadadoras

Las especies nadadoras que deambulan por las praderas son principalmente peces, pero también pertenecen a esta categoría algunos pequeños crustáceos, principalmente misidáceos, aunque no existen datos sobre este último grupo en las praderas de Posidonia oceanica de las costas andaluzas. En general, los misidáceos no cuentan con muchas especies, pero algunas de ellas son muy abundantes en las praderas y constituyen un importante recurso trófico para otros crustáceos y muchos peces. La especie más abundante es Siriella clausii, seguida de Mysidopsis gibbosa y Anchialina agilis. También hay que destacar la gran abundancia de las especies del género Leptomysis, como Leptomysis posidoniae y Leptomysis buergii en las zonas de borde de las praderas. Estos pequeños crustáceos suelen dispersarse en la columna de agua durante la noche para alimentarse de plancton, y durante el día se reúnen en las praderas en busca de refugio, por lo general formando enjambres.

La ictiofauna asociada a las praderas de *Posidonia oceanica* puede dividirse en especies residentes, especies que utilizan temporalmente la pradera y especies ocasionales. Estas últimas forman un heterogéneo grupo de peces presentes en algún momento en la pradera, pero de modo aleatorio. En conjunto, suelen representar en torno al 20% de las especies y su abundancia acostumbra a ser muy baja.







Son muchos los depredadores que se desplazan a las praderas en busca de sus presas. En estas imágenes pueden verse, de arriba abajo, el pulpo de patas largas *Octopus macropus* (Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata, -12 m), el gobio *Gobius geniporus* (Cabo de Palos, Murcia, -15 m) y el rascacio *Scorpaena porcus* (Isleta del Moro, Parque Natural de Cabo de Gata, -10 m) (FOTOS: J. C. CALVÍN)

Las especies residentes están dominadas por las familias de los lábridos (Symphodus rostratus, Symphodus cinereus, Symphodus mediterranus, Symphodus tinca, Symphodus ocellatus, Labrus merula, Labrus viridis y Coris julis, entre otras), espáridos (Diplodus annularis, Diplodus vulgaris, Sarpa salpa, Boops boops, Pagellus acarne), serránidos (principalmente Serranus scriba), singnátidos (Syngnathus typhle, Syngnathus acus, Nerophis maculatus, Hippocampus hippocampus, Hippocampus ramulosus), pomacéntridos (Chromis chromis) y centracántidos (Spicara maena, Spicara smaris). De entre todos estos peces, los más ligados a las praderas son Serranus scriba, Symphodus rostratus, Symphodus ocellatus, Symphodus tinca, Diplodus annularis, Sarpa salpa, Syngnathus typhle y Syngnathus acus.

Los visitantes temporales pueden utilizar la pradera algunas horas al día o en determinados momentos del año. En el primer caso se encuentran aquellas especies que acuden diariamente a la pradera a alimentarse o a descansar. Muchos peces depredadores que por el día se encuentran refugiados en fondos rocosos, durante la noche acuden a la pradera en busca de alimento. Es el caso de la morena (Muraena helena), el congrio (Conger conger), la lorcha (Ophidium rosei) o del salmonete real (Apogon imberbis). Por otra parte, durante la noche aumenta también la presencia de peces planctófagos, que durante el día se encuentran en la columna de agua sobre las praderas o en zonas próximas y por la noche se refugian entre las hojas de Posidonia. Entre estas especies se encuentran la castañuela (Chromis chromis), la boga (Boops boops), las chuclas (Spicara spp.) o el aligote (Pagellus acarne), mientras que los peces con actividad diurna permanecen en reposo, como los tordos (género Symphodus) o la doncella (Coris julis).

Por otra parte, un cierto número de peces utilizan las praderas en algún momento de su ciclo vital. Estas especies normalmente acuden a las praderas a reproducirse, como es el caso de la tembladera (Torpedo marmorata) o, más frecuentemente. para protegerse durante los primeros estadios de desarrollo. El papel de criadero o «guardería» que se asume para las praderas de fanerógamas marinas ha sido poco estudiado en el caso de Posidonia oceanica. Las praderas parecen actuar como zona de reclutamiento para algunas especies pelágicas, como los jureles (Trachurus spp.), o para otras que suelen vivir a mayor profundidad, como el pargo (Pagrus pagrus), el aligote (Pagellus acarne) o la cabrilla (Serranus cabrilla). Sin embargo, otros estudios señalan una presencia baja de juveniles en las praderas, lo que puede estar influido por la profundidad a la que se han realizado la mayor parte de los estudios (normalmente en torno a los 20 m), mientras que son las zonas muy someras las que habitualmente tienen un papel importante como zona de protección de juveniles. Sería, por lo tanto, recomendable realizar estudios sobre la ictiofauna somera de las praderas de Posidonia que, hasta la fecha, ha recibido poca atención.



Muchos misidáceos, que por la noche se dispersan en la columna de agua, durante el día se reúnen formando enjambres en las praderas o cerca de ellas, donde buscan refugio. En la foto, probablemente, *Leptomysis* sp., agrupados en el borde de una pradera; sobre ellos nadan pequeños alevines de peces. El Corralete, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, Almería, -3 m (FOTO: D. MORENO)

Hay que mencionar también que los calveros o canales situados entre las praderas constituyen el hábitat típico de algunos peces, como el salmonete (*Mullus surmuletus*) o el tapaculos (*Bothus podas*) y la pelúa (*Arnoglossus* spp.), y zona de reposo para otros muchos peces, como las salemas (*Sarpa salpa*) o las tembladeras (*Torpedo* spp.).

Todos los peces mencionados son depredadores excepto la boga, que es omnívora y micrófaga, y la salema, que es el principal herbívoro de las praderas. Los crustáceos constituyen las presas predominantes y abarcan cerca del 70% de la dieta de los peces, aunque buena parte de ellos presentan un amplio espectro alimenticio. Por otro lado, algo más de la mitad de las especies de peces de las praderas tienen actividad nocturna, mientras que las restantes se reparten a partes más o menos iguales entre las diurnas y las que no muestran una clara preferencia en este sentido. Entre las especies diurnas se encuentran buena parte de las típicas de las praderas, mientras que entre las nocturnas predominan los visitantes temporales, que utilizan la pradera como refugio nocturno o como lugar de caza.

A continuación se mencionan, a modo de ejemplo, algunos aspectos de interés relacionados con los peces más estrictamente ligados a las praderas. La salema (Sarpa salpa) es un herbívoro muy activo que ramonea sobre las hojas de las praderas durante las horas de luz, formando bancos de hasta más de quinientos ejemplares. El raspallón (Diplodus annularis) es un omnívoro

de alimentación generalista poco selectiva, que incluye en su dieta un buen número de poliquetos y moluscos, junto con algas e incluso Posidonia. Es una especie de hábitos gregarios en los estadios juveniles, periodo en el que muestra una marcada preferencia por las praderas superficiales de zonas calmadas (incluyendo praderas de Cymodocea nodosa), mientras que los adultos se encuentran en las praderas más profundas y se desplazan en solitario, en parejas o, en todo caso, en grupos muy reducidos. Es un pez activo durante las horas de luz, pero parece ser también activo por la noche. Los lábridos son activos durante el día y reposan por la noche. Entre las especies más comunes, el tordo de arena (Symphodus cinereus) tiene también una alimentación muy generalista y come preferentemente moluscos (gasterópodos y bivalvos), anfípodos y copépodos, por este orden, mientras que el tordo picudo (Symphodus rostratus) y el tordo de roca (Symphodus ocellatus) se alimentan sobre todo de crustáceos (anfípodos, pequeños camarones y quisquillas). Entre los singnátidos, la aguja mula (Syngnathus typhle) es más activa de día y come preferentemente pequeños peces y misidáceos, mientras que la mula (Syngnathus acus) muestra mayor actividad nocturna y se alimenta sobre todo de anfípodos y pequeñas quisquillas.

Por último, entre las especies nadadoras hay que mencionar algunos cefalópodos que son visitantes temporales de las praderas. En los meses invernales, pueden verse grandes ejempla-



Los singnátidos son peces muy bien adaptados a la vida en las praderas, donde cazan sus presas al acecho; arriba, caballito de mar común (Hippocampus hippocampus) y abajo, aguja mula (Syngnathus typhle). Los lábridos o tordos son los peces mejor representados en las praderas; abajo izquierda, pareja de Symphodus cinereus sobre el nido (playa del Río de la Miel, Nerja, Málaga), a la derecha, de arriba abajo, Symphodus rostratus (La Azohía, Murcia), Symphodus tinca (Isla de San Juan de los Terreros, Almería), Labrus merula (Los Escullos, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar) y Labrus viridis (El Playazo de Rodalquilar, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar) (FOTOS: Á. M. FITOR, IZQUIERDA, ARRIBA Y CENTRO; J. C. CALVÍN; SEGUNDA



Entre los visitantes ocasionales de las praderas se encuentran muchos peces, como el gitano (Mycteroperca rubra, Isleta del Moro, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -7 m), la vieja (Sparisoma cretense, isla de San Juan de Los Terreros, Almería, -6 m) o el burro listado (Parapristipoma octolineatum, isla de San Juan de los Terreros, -15 m), que aparecen en las imágenes de la columna de la izquierda, de arriba abajo. Las dos últimas especies son de afinidad tropical. La vaqueta (Serranus scriba), arriba, a la derecha, muy común en los fondos rocosos infralitorales, es también frecuente en las praderas (isla de San Juan de los Terreros, -8 m). Entre los cazadores nocturnos que visitan las praderas de Posidonia oceanica se encuentran, entre otros, la morena (Muraena helena), en el centro, a la derecha, y la lorcha (Ophidion barbatus), abajo a la derecha (FOTOS: J. C. CALVÍN)

res de jibia (Sepia officinalis) en las praderas almerienses, donde acuden a depositar sus puestas. Además, esta especie utiliza frecuentemente los arenales situados en los calveros y canales arenosos para enterrarse. Asimismo, algunas especies de los géneros Sepiola o Sepietta visitan las praderas durante la noche en busca de los pequeños crustáceos que constituyen su alimento.

Redes tróficas

Como ya se ha señalado, las praderas de *Posidonia oceanica* producen una enorme cantidad de biomasa vegetal, tanto por la propia planta como por las algas epifitas que crecen sobre ella. Aunque parte de esta biomasa se exporta, una cantidad considerable se almacena en la mata y otra buena parte es reciclada dentro de



Entre los peces planctófagos que deambulan con frecuencia sobre las praderas se encuentran las castañuelas (*Chromis chromis*), arriba, y las chuclas (*Spicara maena*), en la imagen inferior (FOTOS: J. C. CALVÍN)



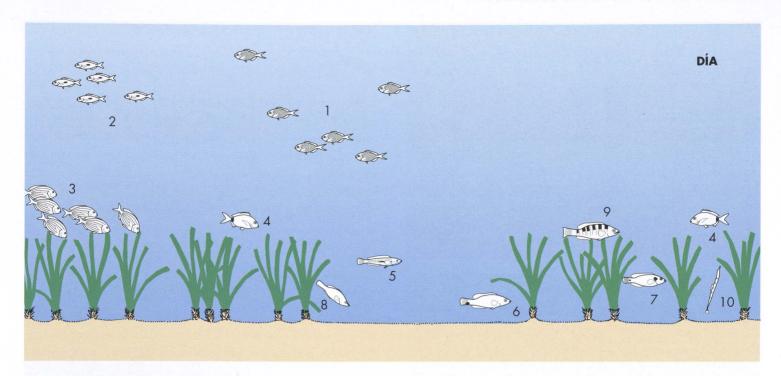


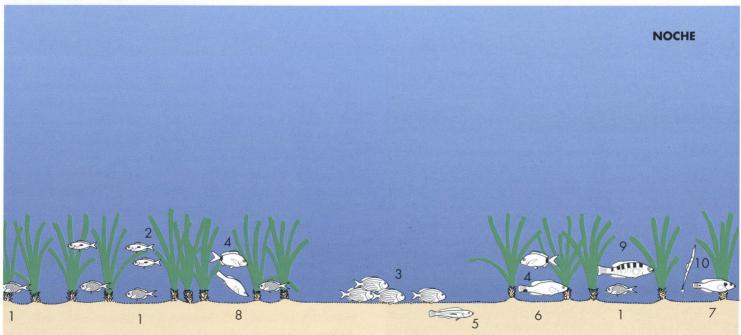






Los canales de arena entre las praderas, arriba, constituyen un hábitat frecuentado por diversos peces, como los salmonetes (*Mullus surmuletus*), la tembladera (*Torpedo torpedo*) o el tapaculos (*Bothus podas*), de arriba abajo (fotos: J. C. CALVÍN, ARRIBA Y ABAJO, Y J. C. MORENO, EN EL CENTRO)





La distribución espacial de los peces de la pradera de *Posidonia* experimenta notables cambios durante la noche respecto a las horas de luz. 1. Castañuelas 2. Chuclas 3. Salemas 4. Raspallones 5. Doncellas 6, 7 y 8. Tordos 9. Vaquetas 10. Agujas mula (DIBUJO: J. CORBERA, MODIFICADO DE H.-VIVIEN, 1982)

la misma pradera. De hecho, las categorías tróficas dominantes entre las especies animales de las praderas son los herbívoros y los detritívoros. Los primeros dominan en el estrato foliar, sobre todo en las praderas superficiales y en el periodo estival, y los segundos en los rizomas y la mata, en las praderas profundas y presentan una dominancia notable en otoño e invierno. Se estima que más del 70% de los animales de la comunidad posidonícola son consumidores de vegetales, principalmente micrófagos.

Lo primero que hay que destacar es que, a pesar de la abundancia de herbívoros, no existen apenas especies que se alimenten específicamente del vegetal dominante, *Posidonia oceanica*, con excepción de los pocos poliquetos e isópodos perforadores de los peciolos que ya se han mencionado al describir la comunidad. Esta planta tiene un alto porcentaje de carbohidratos estructurales (como fibras de ligno-celulosa) y de compuestos fenólicos, lo que hace que sus tejidos sean difíciles de digerir y poco ape-





Las jibias (sepia officinalis) son visitantes habituales de las praderas. En la imagen superior se observa un ejemplar nadando y, en la inferior, otro enterrado en la arena de un calvero (FOTOS: J. C. CALVÍN)

El raspallón ($Diplodus\ annularis$) es, junto con la salema, el espárido más característico de las praderas de Posidonia (foto: J. C. CALVÍN)



tecibles para los herbívoros. Por este motivo, casi todos ellos se alimentan exclusivamente, o de forma preferente, de los epifitos. Sólo unas pocas especies, ya mencionadas a lo largo de la descripción de la comunidad posidonícola, ingieren de forma regular tejidos foliares de esta planta, junto con los epifitos que soporta. Se trata de las salemas (Sarpa salpa), los erizos (Paracentrotus lividus) y del isópodo Idotea hectica. La importancia cuantitativa de estas tres especies varía localmente; en diversas áreas de Francia e Italia dominan los erizos, mientras que en el levante español las salemas son responsables de alrededor del 75% del consumo de hojas de esta planta. Los datos sobre Idotea hectica son muy escasos, pero dado el pequeño tamaño de esta especie y su menor biomasa en la pradera, su contribución al cómputo general del consumo foliar se supone pequeña.

Las salemas forman grandes bancos en las praderas superficiales almerienses (dominan entre 1 y 10 m), preferentemente en aguas tranquilas, formando una parte esencial del «paisaje posidonícola». Presentan una actividad diurna y pasan buena parte del día pastando sobre las praderas, ejerciendo una importante labor de siega. Los bancos de esta especie suelen realizar los mismos recorridos cada día, volviendo a lugares fijos de reposo al caer la noche, normalmente a los calveros entre las praderas o zonas del borde de las mismas. Los individuos juveniles son predominantemente planctófagos, los subadultos comen algas, pero también hojas de *Posidonia* con sus epifitos, mientras que los adultos se alimentan casi exclusivamente de las hojas de esta planta y de sus algas epibiontes. Se estima que en las praderas superficiales donde existen grandes bancos de salemas, éstas pueden llegar a ingerir hasta el 15% de la producción primaria foliar y en torno al 4% de la de las algas epifitas. Sin embargo, el porcentaje de asimilación de los tejidos foliares es bajo y buena parte de los trozos de hojas ingeridos son expulsados con las heces. Además, en la acción de ramoneo, estos peces, tras mordisquear las hojas, hacen una primera selección del alimento en la misma cavidad bucal, escupiendo también trozos de hojas e ingiriendo preferentemente las algas epifitas. En las praderas almerienses, puede afirmarse que la salema es el macroherbívoro dominante y desempeña un papel fundamental en la regulación y transformación de la producción primaria. La gran biomasa que representa este pez y la importante cantidad de heces que produce (junto a los trozos de hojas escupidos), facilita la remineralización de los tejidos vegetales de la planta a través de la acción posterior de las especies detritívoras y del componente microbiano del ecosistema.

El erizo de mar común (*Paracentrotus lividus*) es un macroherbívoro de carácter oportunista, capaz de aprovechar un amplio espectro alimenticio. Es más abundante en las comunidades de algas fotófilas, pero llega a ser también frecuente en algunas praderas. Los ejemplares adultos pueden ingerir, junto a las algas epifitas, un porcentaje importante de tejido foliar de esta fanerógama, que puede superar el 50% del contenido estomacal del erizo. En las praderas donde existen densas poblacio-



Las salemas (Sarpa salpa) pastando forman parte del paisaje habitual de las praderas de Posidonia oceanica de las costas del Levante español. Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -13m (FOTO: J. C. CALVÍN)

nes de erizos, éstos pueden ocasionar importantes destrozos en las mismas.

Existen, además, otras especies que pueden ingerir trozos de hojas de forma más ocasional al alimentarse de los organismos que viven sobre ellas, como los erizos Sphaerechinus granularis o Psammechinus microtuberculatus, los decápodos Pisa nodipes o Maja verrucosa, el gasterópodo Haliotis tuberculata, o algunos peces, como Diplodus annularis. Sin embargo, no puede considerarse a ninguna de estas especies como comedora de Posidonia.

Las algas epifitas son más atractivas para los herbívoros que las hojas de la fanerógama y constituyen el alimento de buena parte de las especies móviles que se desplazan sobre ellas, principalmente gasterópodos, anfípodos, isópodos y algunos decápodos y poliquetos. Aunque, como ya se ha comentado en otro lugar, existen diversas especializaciones en la repartición del recurso trófico constituido por el perifiton y por los epifitos, pocas de estas especies son herbívoras estrictas y la mayoría se alimentan de un amplio espectro de organismos, así como de partículas y detritos que quedan adheridos a la superficie foliar.

En relación al herbivorismo, hay que comentar su más que probable importancia evolutiva en muchas de las características de las fanerógamas marinas, en general, y de *Posidonia oceanica*, en particular, como el alto porcentaje de carbohidratos estructurales y de compuestos fenólicos que contiene esta planta.

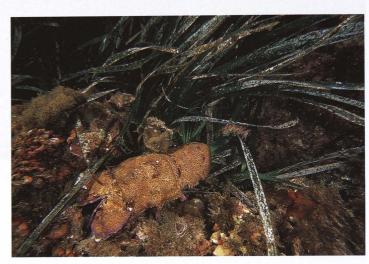
Pero, además, es curioso resaltar que esta fanerógama presenta los tejidos fotosintéticamente más activos (hojas jóvenes y partes verdes de las mismas) en las zonas menos expuestas a la luz: las hojas centrales del haz y los meristemos basales. Este aparente contrasentido puede explicarse como una estrategia de la planta contra los herbívoros, ya que protege los tejidos verdes (con menor porcentaje de carbohidratos estructurales y compuestos fenólicos) y más atractivos para los potenciales consumidores en las zonas menos accesibles para ellos, mientras que sitúa más a su alcance las partes con mayor cantidad de epifitos. Parece ser, por lo tanto, que la presión selectiva de los herbívoros es la que determina la particular estructura de las partes foliares de esta fanerógama.

Ya se ha indicado que buena parte de la producción primaria de las praderas va a parar directamente a las cadenas de detritívoros y, por lo tanto, este grupo trófico de organismos tiene una importancia trascendental en el ecosistema posidonícola. Los principales consumidores de detritos son los crustáceos decápodos, isópodos y anfípodos, junto con las holoturias y diversos poliquetos. La mayor parte del material detrítico está formado por restos de hojas, que rápidamente son colonizados por una rica comunidad de microorganismos y hongos. La comunidad microbiana transforma los carbohidratos estructurales de los restos de la planta, haciéndolos más accesibles a los consumidores de











Aparte de los pequeños camarones y quisquillas, muchos otros crustáceos decápodos son frecuentes en las praderas, como el cangrejo felpudo (*Dromia personata*), que sujeta con su último par de patas un fragmento de hoja muerta de *Posidonia*, en la imagen superior, para camuflarse entre los rizomas (isla de Carboneras, Almería, -12 m), o la cigarra de mar (*Scyllarides latus*), Cala Higuera, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -12 m (fotos: D. MORENO Y J. C. CALVÍN)

Las estrellas de mar *Ophidiaster ophidianus*, en la imagen superior (Los Escullos, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -15 m), y *Marthasterias glacialis*, en el centro (islote de San Pedro, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -11 m), características de los fondos rocosos infralitorales y circalitorales, pueden encontrarse también en las praderas. El gran gasterópodo *Charonia lampas*, sobre estas líneas, incluido en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, puede hallarse asimismo de forma esporádica en las praderas (Punta de la Polacra, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -13 m) (FOTOS: J. C. CALVÍN)

mayor tamaño. Por otro lado, los mismos microorganismos y hongos constituyen también el alimento de buena parte de estos consumidores. Asimismo, el proceso de fragmentación que llevan a cabo los detritívoros incrementa notablemente la superficie de acceso a la acción bacteriana.

Mención aparte merecen las especies minadoras de los peciolos y escamas, ya citadas, que se alimentan casi exclusivamente de los tejidos muertos de la planta, por lo que deben ser consideradas como detritívoras, más que como herbívoras. Los tres poliquetos eunícidos minadores conocidos en las praderas de *Posido*nia oceanica (Lysidice ninetta, Lysidice collaris y Nematonereis unicornis) suelen perforar escamas de más de cuatro años y, por tanto, sólo comen tejidos muertos. Además, estas especies no son exclusivas de este hábitat, sino que también excavan galerías en



El llamativo poliqueto tubícola Sabella spallanzanii adorna con frecuencia las praderas andaluzas de Posidonia. Isla de San Juan de los Terreros, Almería, -12 m (FOTO: J. C. CALVÍN)

otros sustratos, como algas calcáreas. Por el contrario, los isópodos de la familia Limnoriidae suelen comer tejidos vegetales vivos y son considerados verdaderos herbívoros. La única especie mediterránea conocida hasta la fecha de este grupo (Limnoria mazzellae) es exclusiva de las escamas y peciolos de Posidonia y realiza perforaciones cerca de los meristemos basales de las hojas.

La densidad de estas especies minadoras varía mucho de unas praderas a otras, así como su impacto, que por lo general es reducido. En algunas praderas italianas se ha estimado una densidad de minadores cercana a los 300 ejemplares por metro cuadrado de pradera, que pueden llegar a consumir más del 10% de la biomasa de las escamas. Este reducido grupo de especies explota un compartimento del sistema difícilmente digerible y su actividad excavadora favorece la fragmentación mecánica de las escamas. Las heces de estos animales quedan depositadas en el interior de las galerías que excavan, lo que facilita la acción microbiana. Por otro lado, dentro de dichas galerías existen también hongos que producen enzimas ligno-celulósicas capaces de degradar estos tejidos. Estos hongos facilitan la acción exca-

vadora de las especies minadoras, a la vez que les sirven de alimento suplementario. Por ello, los hongos, junto con estos organismos perforadores, desempeñan un papel importante en la fragmentación y el reciclaje de una parte de los tejidos de las vainas foliares y en su conversión en material accesible para otros consumidores de niveles tróficos más altos.

Toda esta serie de pequeños animales herbívoros y detritívoros que dominan la pradera, constituyen a su vez el alimento del nivel trófico superior: los carnívoros, cuyo eslabón más alto está formado principalmente por los peces y por los invertebrados de mayor tamaño. Entre estos últimos cabe mencionar a las jibias, los pulpos, las estrellas de mar o al gran gasterópodo *Charonia lampas*, que se alimenta precisamente de estrellas (preferentemente de *Echinaster sepositus*), de erizos de mar o de otros moluscos. Pero el espectro de los depredadores incluye un amplio rango de grupos y tamaños, que va desde las especies mencionadas, pasando por muy diversas especies de decápodos, poliquetos y de gasterópodos, hasta las diminutas especies de nematodos carnívoros. Como se ha visto, la pradera de *Posidonia*

oceanica es un sistema extraordinariamente complejo en donde coexisten de forma estable cientos de especies, y es visitada por otras muchas. Todo ello determina que se establezcan complejas redes tróficas y que prácticamente ningún animal se encuentre totalmente a salvo de ser depredado por otros. Así, y tomando como ejemplo algunas de las especies de quisquillas o camarones mencionadas, Hippolyte inermis puede ser comido por Processa edulis, que a su vez es depredado por Palaemon xiphias, y cualquiera de ellos por peces, como Syngnathus acus, Syngnathus typhle, Scorpaena scrofa, Serranus cabrilla, Symphodus rostratus, Conger conger u otros muchos.

Mención aparte merecen las especies que comen animales sésiles, los cuales suelen estar defendidos por sustancias químicas. Casi todos ellos pertenecen al grupo de los gasterópodos opistobranquios, pero también hay algunas especies de picnogónidos que se alimentan de hidroideos. Entre los opistobranquios pueden mencionarse algunas pequeñas especies de distintos géneros, como Doto, Eubranchus o Cuthona, que comen asimismo, hidroideos, Polycera o Janolus, que se alimentan de briozoos, y Goniodoris o Berthella, que son comedores de ascidias compuestas. Existen también algunas especies oófagas (comedoras de huevos), como los gasterópodos Chauvetia mamillata o Favorinus branchialis.

No hay que olvidar otro grupo trófico muy importante en las praderas: el de los animales suspensívoros o filtradores. Las aguas que bañan las praderas de Posidonia oceanica albergan, además de las comunidades descritas, un rico microcosmos de partículas orgánicas en suspensión, cuya abundancia es muy superior a la que se encuentra en las aguas circundantes o situadas por encima (puede llegar a ser cerca del 90% superior dentro de la pradera que fuera de ella). Más de las dos terceras partes de dichas partículas corresponden a material detrítico procedente de la propia planta. Por ello, estas praderas, además de ser un sumidero de partículas exógenas, son al mismo tiempo una fuente de diminuto material orgánico en suspensión. La fracción viva de este material suspendido (plancton) está mayoritariamente formada por organismos microbianos (principalmente cianobacterias, entre los autótrofos, y ciliados, entre los heterótrofos). Este rico microcosmos de alimento potencial en suspensión es aprovechado por las poblaciones de muy diversos animales sésiles suspensívoros que viven en la pradera (hidroideos, actiniarios, briozoos, esponjas, tunicados, bivalvos y muchos poliquetos). Entre las especies que mayor volumen de agua son capaces de filtrar en la pradera se encuentran, obviamente, las de mayor tamaño, como las nacras (Pinna nobilis), en primer lugar, y también el gran poliqueto tubícola Sabella spallanzanii que, al igual que las nacras, se fija sobre el lecho de rizomas y que utiliza su espectacular penacho branquial para capturar partículas.

Como conclusión, puede decirse que las praderas de *Posido*nia oceanica que albergan las aguas andaluzas constituyen una de sus principales riquezas naturales, la cual merece la pena conservar, como fuente de vida y reflejo de lo que un día fue nuestro maravilloso mar Mediterráneo. En un apéndice al final de este libro se incluye una lista con todas las especies animales identificadas hasta ahora en estas praderas.

LAS FORMACIONES DE MESOPHYLLUM ALTERNANS

Distribución y requerimientos ecológicos

La descripción de la complejidad estructural, biológica y productiva de las praderas de *Posidonia oceanica*, cuya magnitud e importancia ya han sido puestas de manifiesto a lo largo del presente capítulo, quedaría incompleta si no se mencionase una variante bionómica presente en las costas andaluzas y que incrementa, si cabe, la riqueza y la productividad de la comunidad posidonícola. Se trata de las praderas con concreciones del alga rodofita coralinácea *Mesophyllum alternans*.

Este alga calcárea ha sido casi siempre denominada en la literatura Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine, pero recientemente los especialistas han considerado como nombre más correcto el de Mesophyllum alternans (Foslie) Cabioch y Mendoza, aunque podría tratarse también de Mesophyllum expansum (Philippi) Cabioch y Mendoza. A la espera del necesario estudio anatómico que permita su identificación correcta, se le da aquí el nombre de Mesophyllum alternans. Se distribuye por el Atlántico nororiental (desde el norte de Francia hasta Marruecos y Canarias) y el Mediterráneo. En condiciones normales, se fija sobre diversos sustratos duros y, en especial, sobre otras algas coralináceas, como Corallina elongata o Corallina officinalis, donde no desarrolla más que pequeñas láminas o escamas. Sin embargo, sus talos pueden alcanzar un gran tamaño en la comunidad de Posidonia oceanica y, excepcionalmente, sobre las rocas a poca profundidad. Mesophyllum alternans constituye el alga principal de la comunidad coralígena del Mediterráneo. Es una especie muy tolerante en lo que se refiere a la luz, la temperatura y el hidrodinamismo y es la coralinácea incrustante que domina en aguas someras. A menudo, se ha llamado a sus formaciones más someras «precoralígeno», y puede llegar hasta el límite del piso circalitoral (50-80 m de profundidad en el Mediterráneo occidental, y hasta 140 m en el oriental), en el que forma parte de los llamados fondos coralígenos de plataforma.

El crecimiento masivo de esta rodofita sobre los rizomas de *Posidonia oceanica* forma estructuras más o menos independientes entre sí, cuya forma y consistencia calcárea, dura y, a la vez, quebradiza, son muy características. Estas concreciones pueden alcanzar hasta 40 cm de diámetro y tienen el aspecto de un conjunto compacto más o menos oval o redondeado, formado por costras o placas calcificadas de disposición laminar (en realidad, se trata de los frondes del alga), de un color que va desde



Concreción de Mesophyllum alternans (FOTO: J. C. CALVÍN)

el amarillento al rosado o rojizo y que destaca entre el verde más o menos homogéneo de las hojas de *Posidonia*; además, las concreciones contrastan por su inmovilidad con el movimiento continuo de las hojas batidas al ritmo de las olas. Aunque otras algas calcáreas, como *Neogoniolithon mamillosum*, pueden formar concreciones sobre esta fanerógama, nunca alcanzan el tamaño de las constituidas por *Mesophyllum alternans*, ni poseen una estructura similar (con muchas cavidades).

En lo referente a la distribución de estas formaciones, se han citado en diversos puntos del litoral mediterráneo español (Murcia, Baleares, Costa Brava), y lo mismo ocurre en el litoral andaluz. Así, además de emplazamientos muy excepcionales en el estrecho de Gibraltar, como Tarifa, se conoce su existencia en las costas de Cádiz, Málaga, Granada y Almería; es en esta última provincia donde las concreciones son más frecuentes y alcanzan un tamaño mayor. En Málaga, la presencia de concreciones tiene un carácter casi testimonial, encontrándose principalmente en su litoral oriental. Por el contrario, adquieren un gran desarrollo en las localidades más occidentales del norte de África en las que aparecen praderas de *Posidonia oceanica*,

como es el caso de la isla Isabel, en el archipiélago de las Chafarinas.

Generalmente, las concreciones de Mesophyllum alternans se encuentran separadas a modo de «islas», y salpican con mayor o menor densidad la pradera; suelen ser más frecuentes en las praderas someras, entre 2 y 10 m de profundidad. La presencia de concreciones no parece estar vinculada a la de praderas de Posidonia, ya que en muchas de éstas no aparecen y, a veces, como se ha comentado, las concreciones se asientan directamente sobre las rocas del fondo, sin que exista una pradera próxima. No obstante, las concreciones se encuentran con mayor frecuencia y son de mayor tamaño en las praderas bien desarrolladas, sobre todo en aquellas que se asientan sobre fondos rocosos, como muchas de las de Almería. Cuando aparecen aisladas sobre fondos duros en las proximidades de una mancha o pradera de Posidonia, cabe pensar que ha habido un proceso regresivo de la pradera preexistente, como parece haber sucedido en algunos lugares de las costas de Granada y, en especial, de Málaga.

Los concreciones de Mesophyllum alternans están ausentes en otras formaciones de fanerógamas distintas de Posidonia ocea-



Concreciones de *Mesophyllum alternans* en praderas de *Posidonia oceanica*. Cala del Francés, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -16 y -8 m) (FOTOS: J. C. CALVÍN, ARRIBA, Y J. C. MORENO)



nica, aunque las mismas se ubiquen en el entorno más o menos próximo. No se conoce a ciencia cierta la causa determinante que justifique tal ausencia, si bien podría ser la necesidad de un sustrato firme y perdurable, como es el caso de los rizomas de Posidonia, y la preferencia por un ambiente poco iluminado, creado por el gran desarrollo de las hojas.

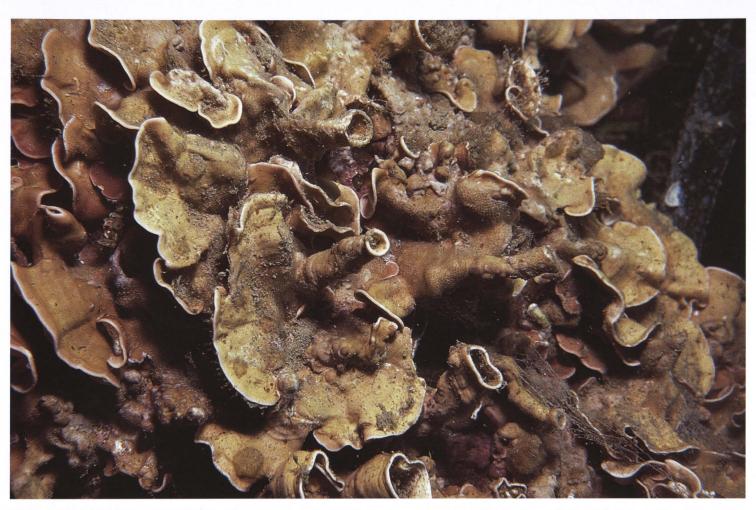
Si se considera el carácter de endemismo estrictamente mediterráneo que tiene *Posidonia oceanica*, así como el hecho de que parece existir una relación entre la presencia de esta planta y la de las concreciones de *Mesophyllum alternans*, puede decirse que este hábitat singular está geográficamente muy localizado y constituye una verdadera joya submarina, que acrecienta aún más el valor de las praderas andaluzas.

Características morfológicas y crecimiento

El talo de *Mesophyllum alternans* se compone de tres capas celulares, denominadas, de fuera adentro, epitalo, peritalo e hipotalo. El epitalo está formado por una sola capa de células alineadas y pequeñas, en tanto que el peritalo se encuentra bien desarrollado, aunque menos que el hipotalo, que es la capa más gruesa y presenta la característica de ser pluriestratificada y coaxial, es decir, está formada por grupos de células ordenadas no linealmente, sino en forma de arcos concéntricos. Las paredes celulares contienen carbonato cálcico en forma de calcita.

La superficie exterior, de apariencia muy irregular, presenta talos foliosos o aplanados, a modo de líquenes (de ahí el nombre específico de *Mesophyllum lichenoides* con el que tradicionalmente se ha venido llamando a esta especie), o bien en forma de tubos, copas, trompetillas o láminas más o menos costrosas. Frecuentemente, en la parte superior y marginal de los talos vivos, se distinguen unas pequeñas cúpulas abombadas, semiesféricas, de 1 a 1,4 mm de diámetro, que se encuentran coronadas por una lámina calcárea más frágil que su entorno y que presenta numerosos puntos brillantes cuando la concreción se observa en fresco. Se trata de estructuras reproductoras de carácter asexual, denominadas conceptáculos, cada una de los cuales contiene en su interior unas pocas esporas (en general, menos de 20, del tipo tetraspora). La reproducción tiene lugar en invierno y primayera.

El tamaño y la forma de las concreciones son variables, y dependen tanto de las posibilidades de crecimiento y expansión física del alga, como del tiempo transcurrido desde que ésta se asentó. Paralelamente, se aprecia una variación ligada a la profundidad, y aparentemente debida al grado de exposición al oleaje. Las concreciones de *Mesophyllum alternans* ubicadas en las praderas más someras se disponen en forma de almohadillas compactas más elevadas en el centro que en su periferia, mientras que las situadas a mayor profundidad forman placas anchas poco elevadas y de mayor amplitud, bajo las que aparecen además numerosos y grandes huecos.



Detalle de una concreción de Mesophyllum alternans en pradera de Posidonia oceanica. Torre García, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, -11 m (FOTO: D. MORENO)

Generalmente, las concreciones más superficiales se elevan sobre el sustrato a una altura generalmente inferior a los 15-20 cm. La planta proyectada de la concreción es ovalada o redondeada, con diámetros máximo y mínimo que sólo en raras ocasiones superan los 30 y 25 cm, respectivamente. El peso seco medio de las concreciones varía según las localidades, pero en ningún caso supera los 1.500 gramos. Las concreciones estudiadas en la costa andaluza miden por término medio 30-23 cm de diámetro, con una altura media de 12,5 cm y un peso medio próximo a los 500 g. En cuanto a la superficie ocupada por cada concreción, los datos medios se hallan en torno a los 500 cm², superando sólo excepcionalmente los 800 cm². Se trata, por lo tanto, de estructuras compactas y de tamaño relativamente pequeño.

En el interior de las concreciones existen huecos más o menos amplios, cuya forma y tamaño son variables, y están modelados por el crecimiento del alga, la acción del agua de mar, las corrientes, los temporales, la disolución química y la acción erosiva que ejercen algunos animales perforadores (bivalvos, poliquetos, sipuncúlidos y esponjas). El tamaño de estos huecos varía entre 0 y 1 cm cuando la concreción es «joven» o no ha sufrido una desintegración intensa de los talos muertos, y 9-10 cm en las concreciones más viejas y erosionadas. En estas últimas, las posibilidades de ocupación de la zona interna son especialmente propicias para los animales móviles de mayor tamaño, como pequeños peces y equinodermos. La acción destructora de los animales perforadores incrementa, además, el número de galerías y modifica las preexistentes, dando como resultado una estructura calcárea provista de una multitud de resquicios que generan un considerable volumen potencialmente habitable, teniendo en cuenta la reducida superficie proyectada de las concreciones. Este volumen varía entre unos 700 ml en las concreciones más pequeñas y cerca de 3.500 ml en las de tamaño medio. Así, y a título de ejemplo, para un volumen medio total de 2.418 ml, 1.964,6 ml son espacios libres y potencialmente habitables.

En cuanto a su crecimiento, las concreciones tienen un desarrollo prácticamente continuo, hasta que alcanzan un tamaño, una edad y una estructura tales que favorecen su fragmentación por el propio hidrodinamismo y por otros factores externos de carácter físico o biológico. Las dimensiones máximas viables parecen corresponder a los valores anteriormente mencionados. La única porción viva de las concreciones corresponde lógicamente a la superficie externa, que es la que se encuentra iluminada y permite los procesos biológicos del alga. Esta capa exterior tiene un crecimiento relativamente rápido, como prueba la existencia en numerosas ocasiones de otras algas epifitas o de hojas de Posidonia vivas, verdes y jóvenes que aparecen completamente rodeadas por la concreción. Este proceso de crecimiento invasor alrededor de hojas y rizomas es responsable de las «cicatrices» que son visibles en la estructura tanto externa como interna de la concreción: tubos huecos (abiertos o cerrados), generados tras la desaparición de las hojas o algas, o conductos irregulares abiertos, intercomunicados, que denotan la presencia pasada de rizomas. Teniendo en cuenta que la vida media de la hoja de Posidonia varía entre los 4 y los 11 meses, se deduce que la concreción crece a un ritmo cuando menos similar al de la hoja, si no superior (al menos en la época más favorable para el alga), de modo que, en pocos meses, es factible observar un crecimiento apreciable en la superficie y la altura de la misma.

La flora y la fauna asociadas

En lo que a la comunidad biológica ligada a las concreciones se refiere, es evidente la existencia de una estrecha interacción, tanto florística como faunística, entre *Posidonia oceanica y Mesophyllum alternans*, dada la unión física que existe entre ambas especies y la influencia de variables ecológicas prácticamente idénticas. En todos los casos, incluyendo aquellos en los que las concreciones no aparecen relacionadas con pradera alguna, el papel que juegan estas formaciones respecto a la fauna es esencial, ya que constituyen áreas de refugio, alimentación y reproducción para numerosas especies de invertebrados, e incluso algunos peces, tanto de la comunidad propia como de otras comunidades próximas.

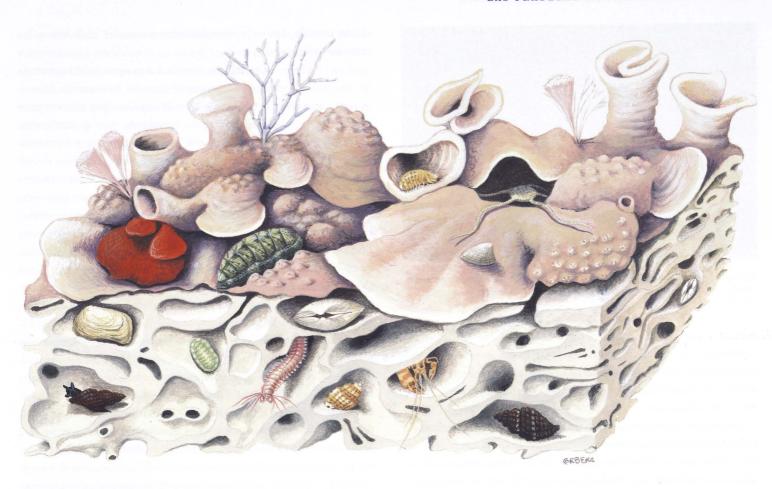
Por su fisonomía y localización batimétrica, las concreciones ofrecen a la fauna dos tipos de ambientes, uno exterior iluminado y otro interior sometido a condiciones de permanente oscuridad, lo que se traduce en dos comunidades biológicas distintas, fotófila y esciáfila, respectivamente. Por otra parte, la base de las concreciones en contacto con los rizomas, la roca o el sedimento se comporta como un hábitat umbrío similar a los enclaves infralapidícolas (los situados bajo las piedras), lo que explica la aparición de una fauna esciáfila característica, como ciertos equinodermos (en especial, ofiuroideos y, ocasionalmente, crinoideos).

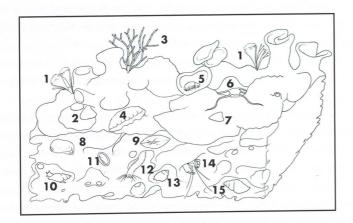
La cara externa de las concreciones normalmente aparece tapizada por algas y, en menor grado, por animales sésiles, que utilizan como sustrato de fijación los talos de *Mesophyllum alter*nans. Predominan las densas coberturas de otras algas coralinas no incrustantes, en especial *Amphiroa rigida*, *Jania rubens*, *Fal*kenbergia rufolanosa y Peyssonnelia spp., que pueden cubrir una gran parte de la superficie externa de la concreción, compitiendo con *Mesophyllum alternans* por la luz y acelerando la muerte del alga constructora en las zonas más densamente sombreadas por estas algas epifitas.

Asociado a dichas algas aparece un conjunto de animales que, comparado con la comunidad esciáfila interna, posee menor relevancia, aunque muy probablemente tiene una gran trascendencia desde el punto de vista trófico, al ser un alimento potencial más fácilmente disponible para los peces y los crustáceos que merodean por la pradera o el entorno de las concreciones. Esta fauna es muy variada, y comprende especialmente numerosos artrópodos, moluscos y equinodermos. Entre ellos destaca la presencia de picnogónidos como Achelia langi y Tanystylum conirostre, bien adaptados a los talos ramosos de las algas; diversos isópodos (en especial Cymodoce truncata, Dynamene magnitorata, Janira maculosa y Joeropsis brevicornis); tanaidáceos (Tanais cavolinii y Leptochelia savignyi, principalmente); multitud de anfípodos de diversas especies (Caprella spp.); algunos crustáceos decápodos bien adaptados a algas ramosas (Acanthonyx lunulatus, Pisa tetraodon, entre otros); moluscos gasterópodos (Pusillina philippi, Rissoa similis, Bittium reticulatum, por citar algunos), poliplacóforos (Chiton phaseolinus o Chiton olivaceus, por ejemplo) y bivalvos (principalmente mitílidos, como Musculus costulatus), así como estadios juveniles de equinodermos (Arbacia lixula, Paracentrotus lividus, Amphipholis squamata y Ophiothrix fragilis). Ciertas especies ligadas a este ambiente, además, parecen alimentarse directamente de los talos vivos de Mesophyllum alternans, como el gasterópodo Tectura virginea.

En los estudios realizados sobre la fauna de las concreciones de la costa oriental andaluza, las distintas concreciones analizadas presentaban riquezas específicas altas con valores parecidos, aunque destaca la enorme variedad observada al comparar cada una de ellas con las restantes, con porcentajes bajos de especies compartidas, inferiores al 40%. Cabe, por lo tanto, cuestionarse la posible entidad como comunidad de estas formaciones. En realidad, las concreciones actúan más bien como lugares donde se concentra la fauna, especialmente esciáfila, de los sustratos próximos, que buscan refugio en las oquedades y galerías del alga. En este sentido, es importante la capacidad de «contagio» por parte de Posidonia oceanica, ya que ésta constituye prácticamente un continuo con la concreción. Cuando la pradera está degradada, las concreciones se asientan parcialmente sobre el sedimento, lo que incrementa la presencia de fauna procedente del fondo, así como de los sustratos colindantes, particularmente la procedente de piedras (fauna infralapidícola) y rocas. Es en este contexto de las praderas degradadas en el que se acentúa el «efecto refugio» de las concreciones.

La comunidad interior de las concreciones está dominada por el componente animal, dado que las condiciones de oscuridad no permiten la fotosíntesis de las algas, y puede tener una





Esquema del hábitat constituido por una concreción de $Mesophyllum\ alternans\ (DIBUJO:\ J.\ CORBERA)$

- 1. Jania rubens
- 2. Peyssonnelia spp.
- 3. Amphiroa rigida
- 4. Chiton olivaceus
- 5. Cymodoce truncata6. Amphipholis squamata
- 7. Acmaea virginea
- 8. Hiatella arctica

- 9. Striarca lactea
- 10. Chauvetia mamillata
- 11. Chiton phaseolinus
- 12. Platynereis dumerilii
- 13. Alvania nestaresi
- 14. Alpheus dentipes15. Pollia dorbignyi

cierta relación con la comunidad de la cara externa, ya que algunas especies se mueven continuamente entre los dos ambientes, como ocurre con ciertos gasterópodos que se refugian en las cavidades interiores y se desplazan regularmente a la cara exterior, para alimentarse cuando las condiciones de iluminación les son más favorables (siguiendo unos ritmos día-noche, o circadianos, como también ocurre con la fauna de las praderas de *Posidonia oceanica*).

En la comunidad faunística del interior de las concreciones, pueden diferenciarse dos tipos de animales: los sésiles, unidos permanentemente y de por vida al sustrato (esto es, adheridos a las paredes internas de la concreción), y los móviles, aunque estos últimos pueden tener una capacidad de movimiento limitada. A su vez, los animales fijos pueden tener esqueletos calcáreos, los cuales perdurarán un cierto tiempo una vez muertos y formarán parte de la propia concreción, por lo que su papel como agentes constructores «de apoyo» a *Mesophyllum alternans* es fundamental.

Entre la fauna sésil no constructora, destacan los organismos blandos tapizantes, especialmente las esponjas, como las calciesponjas Sycon raphanus, Sycon elegans y Tethya spp., Leuconia sp. y la demosponja Hymeniacidon sanguinea, así como



La esponja perforante *Cliona viridis* se encuentra con frecuencia perforando los talos calcáreos de las coralináceas incrustantes (FOTO: E. BALLES-TEROS).

ascidiáceos coloniales de varias especies. Su papel es fundamental en la estructura trófica de la concreción, puesto que sirven de recurso alimenticio a numerosos animales móviles, en especial gasterópodos.

Entre los animales sésiles que, con su esqueleto calcáreo, contribuyen a incrementar la biomasa calcárea de las concreciones, deben mencionarse las colonias de briozoos, que adquieren una mayor relevancia a medida que aumenta la profundidad, así como los crustáceos cirrípedos *Verruca stroemia* y *Balanus* sp., si bien éstos últimos son más abundantes en la superficie externa de las concreciones. Son igualmente animales constructores los poliquetos serpúlidos, como *Serpula concharum*, *Vermiliopsis striaticeps*, *Hydroides pseudouncinata* y *Spirobranchus polytrema*, así como el gasterópodo vermétido *Serpulorbis arenaria*, que colonizan también los rizomas de *Posidonia oceanica*.

Los animales destructores, muy importantes en la dinámica de la concreción, pueden ser sésiles o no. Destacan entre ellos la esponja *Cliona viridis*, que perfora orificios muy próximos que confieren al talo atacado un aspecto de criba, algunos bivalvos como *Hiatella arctica*, *Irus irus* y *Petricola lithophaga*, dotados de una cierta movilidad que les permite penetrar y horadar las partes más débiles de los talos muertos de la concreción, diversos poliquetos y algunos sipuncúlidos.

En cuanto a los animales móviles asociados a este hábitat, su naturaleza es más diversa y heterogénea. Pueden diferenciarse entre ellos tres categorías: los permanentes, esto es, los que desarrollan todo su ciclo de vida en la concreción, aunque no son exclusivos de ella; los temporales, que utilizan las concreciones sólo como lugar de reproducción, puesta o desarrollo de los primeros estadios de vida y, finalmente, los accidentales, cuya presencia en el interior de las concreciones debe relacionarse más con el azar que con su ciclo biológico. Entre los permanentes, los más estudiados en la costa andaluza del mar de Alborán y, en

cierta medida, los más representativos, son los moluscos y los crustáceos decápodos.

Los moluscos constituyen uno de los grupos más importantes en las concreciones, tanto por el número de especies, que en la costa andaluza oscila entre 13 y 58 especies por concreción y mes, como por la abundancia de individuos. Los gasterópodos representan en torno al 70% del total de especies, y los bivalvos el 20-28%, en función de la mayor o menor presencia de poliplacóforos en las oquedades. Esta distribución no es, sin embargo homogénea en todas las concreciones, sino que está condicionada por el desarrollo de la mata de Posidonia oceanica sobre la que se asienta el alga, por su mayor o menor contacto con el sedimento y por su distancia con los sustratos duros colindantes. Así, por ejemplo en las concreciones de Nerja (Málaga), situadas en una pradera muy somera y degradada, los bivalvos constituyen el 38% del total de especies. Estas concreciones están caracterizadas fundamentalmente por los bivalvos, con siete especies que pueden considerarse constantes (Striarca lactea, Mytilus galloprovincialis, Mytilaster minimus, Musculus costulatus, Kellia suborbicularis, Cardita calyculata e Hiatella arctica). Esta última fue, con diferencia, la especie dominante, con el 30% del total de individuos de la concreción. A este grupo de bivalvos comunes se añaden aquellos otros del sedimento que pueden utilizar la concreción como refugio para los juveniles, como Paphia rhomboides. El predominio de los bivalvos se reduce a medida que las concreciones se asientan sobre praderas con buen desarrollo. Así, en las concreciones de las islas Chafarinas sólo aparecen 5 especies de bivalvos (14% del total), algunas de ellas fotófilas y presentes en la parte externa, como Gregariella petagnae o Limaria hians, y las esciáfilas típicas de las concreciones, como Hiatella arctica y Striarca lactea.

Los gasterópodos, como se ha indicado, constituyen la clase de moluscos mejor representada en las concreciones, lo que parece estar en relación con la ubicación de las concreciones en las praderas de Posidonia oceanica. Entre ellos destaca la presencia constante de la diminuta Sinezona cingulata, una especie estrechamente ligada a la comunidad de Posidonia oceanica en las costas españolas. Una de las familias más importantes dentro de las concreciones es la de los risóidos, tanto por el elevado número de especies representadas, como por la abundancia de las mismas. Alvania nestaresi, Alvania semistriata y Alvania tenera son tres especies de esta familia, de las que se encuentran numerosísimos individuos en el interior de las concreciones, y constituyen, en ciertos casos, las especies de moluscos dominantes. Gasterópodos como Pollia dorbignyi y Chauvetia mamillata usan los talos del alga constructora para fijar sus cápsulas ovígeras, en cuyo interior se desarrollan los embriones y larvas; ambas especies tienen desarrollo directo, es decir, los juveniles eclosionan y se incorporan a la fauna de la concreción de inmediato, sin pasar por fases larvarias planctónicas. Resulta interesante la presencia constante de poliplacóforos en las concreciones, donde se han identificado unas diez especies, muchas de ellas presentes también en los rizomas de Posidonia oceanica; de ellas, Chiton phaseolinus es dominante y característica de la comunidad. La taxocenosis de moluscos se caracteriza, pues, por un elevado número de especies, la mayoría con escasa abundancia, lo que supone buenas equirreparticiones y, consecuentemente, dominancias bajas y altos valores de diversidad (entre 3 y 4). Estos altos valores de diversidad se mantienen a lo largo del año con ligeras fluctuaciones, siendo algo mayores en los meses cálidos (primavera y verano) y mínimos durante el otoño e invierno. Las concreciones constituyen, por lo tanto, sistemas complejos altamente organizados que mantienen su estructura en el tiempo pese a hallarse en ambientes fluctuantes, por lo que pueden considerarse como ecosistemas maduros.

Con respecto a los crustáceos decápodos, de las 32 especies encontradas en las concreciones, seis pueden considerarse, por sus valores de dominancia (o abundancia relativa) y de constancia (o presencia), como características de estas formaciones: Pilumnus hirtellus, Alpheus dentipes, Pisidia longicornis (forma longimana), Synalpheus tumidomanus (esta especie domina en las concreciones de Nerja, pero es sustituida por Porcellana platycheles en las de Roquetas de Mar), Athanas nitescens y Cestopagurus timidus. No obstante, según la zona y el grado de relación con los rizomas de Posidonia oceanica, hay pequeños cambios, especialmente en el orden de dominancia. El carácter protector que, por su estructura, tienen las concreciones, hace que actúen como «guardería» para muchas especies y como refugio para otras (por ejemplo, para las hembras ovígeras del camarón Thoralus cranchii).

La estructura de la comunidad de decápodos de las concreciones de *Mesophyllum alternans* en el litoral andaluz ha sido bien estudiada. Como modelo puede tomarse el hallado en las concreciones de Nerja, pues al carecer éstas de relación con *Posidonia oceanica* (se asientan directamente sobre sustrato duro o sobre restos de rizomas muertos) los datos obtenidos pueden considerarse como «más puros», sin influencia de otros factores (en especial de *Posidonia*, que proporciona más disponibilidad de refugios y recursos alimenticios).

En la comunidad de decápodos de las concreciones de Nerja se observaron las máximas abundancia y riqueza específica en septiembre-octubre. Estos máximos fueron el resultado del mayor reclutamiento al hábitat que ocurrió tras el principal período de puesta, y que comportó la incorporación de un elevado número de juveniles, tanto de especies de este biotopo, como de otros biotopos colindantes que buscaban refugio temporal, y coincidieron con el período más cálido (la temperatura del agua de mar fue de unos 20°C).

La diversidad evolucionó en las concreciones más en relación con la riqueza específica que con la equirrepartición, pues ésta



Entre los poliquetos sedentarios comunes en las concreciones se encuentran los del género Protula. Torre García, Almeria, -5m (FOTO: D. MO-PENO)

mostró pocas oscilaciones, en parte por la limitación de espacio. Por otro lado, la heterogeneidad entre meses consecutivos fue muy baja, salvo en la época de reclutamiento, tras la que se observó una rápida normalización. Como conclusión, los bajos valores de heterogeneidad hallados, la rápida capacidad de recuperación tras la época de reclutamiento, la estructura protectora de la concreción, las características del medio, con fuerte hidrodinamismo y euritermo, y la constancia de las especies dominantes, hacen que se pueda hablar de una comunidad estable de decápodos en las concreciones de *Mesophyllum alternans* no asociadas a *Posidonia oceanica*.

En las concreciones asociadas a rizomas de *Posidonia* bien desarrollados se aprecian algunos cambios. Así, durante el ciclo anual los valores de diversidad fueron más estables, no dependiendo de la evolución de la riqueza específica (como pasaba en las concreciones de Málaga no asentadas en *Posidonia*), ni de la equirrepartición. Ello posiblemente es debido a que ambas comunidades interaccionan, de modo que algunos factores (alimentos, refugio, etc.) de *Posidonia*, son utilizados por las especies de las concreciones y viceversa, lo que produce oscilaciones en los valores de riqueza específica y abundancia que amortiguan las oscilaciones de la evolución del índice de diversidad (en concreto, el máximo encontrado en septiembre-octubre en las concreciones de Nerja).

La estructura relativamente cerrada y aislada de las concreciones (especialmente de las de Nerja) crea fuertes limitaciones, que determinan un modelo de dominancia y diversidad que se corresponde con el de las sucesiones tempranas o degradadas, o con el que se daría en las islas en las que existe una fuerte limitación de recursos. Estos recursos son fundamentalmente el espacio y el alimento, posiblemente en este orden de importancia. A consecuencia de ello, hay un descenso progresivo de los efectivos de las distintas especies. Este modelo de distribución se mantiene durante todo el año, excepto











Algunos de los moluscos gasterópodos que aparecen en las concreciones de Mesophyllum alternans de Almería; de izquierda a derecha, y de arriba abajo, Alvania nestaresi, Serpulorbis arenaria, Bittium latreillii, Chauvetia mamillata y Philbertia sp. (fotos: d. moreno)

en la época de reclutamiento, como respuesta a la incorporación de especies y efectivos procedentes de los biotopos colindantes. Por el contrario, las oscilaciones en la dominancia y en la diversidad de las concreciones de otras áreas del mar de Alborán asociadas a praderas de *Posidonia oceanica* bien desarrolladas tienden a ser menores, como resultado de la coexistencia de especies de ambos biotopos y de la mayor disponibilidad de recursos.

En resumen, se trata de un biotopo de carácter protector localizado en un ambiente inestable u hostil (fondos superficiales con fuerte hidrodinamismo y euritermos) y, por ello, densamente poblado. Esto hace que, en la comunidad animal en general y en la de decápodos en particular, se establezca una fuerte competencia interespecífica e intraespecífica que conduce a una clara repartición de los recursos, al desarrollo de complejas relaciones y estrategias, y a la compartimentación de nichos ecológicos.

En los decápodos, esto puede observarse al estudiar las poblaciones de las especies dominantes y, especialmente, de las tres con mayor abundancia y biomasa en las concreciones de Nerja (Málaga): Pilumnus hirtellus, Alpheus dentipes y Synalpheus tumidomanus. Estas especies responden a tres modelos morfológicos básicos, que explican, en parte, el porqué de las diferentes estructuras de sus poblaciones:

- a) Forma braquiura. Es la de los cangrejos, como Pilumnus hirtellus. Esta forma dificulta el desplazamiento de los adultos de talla grande por el interior de las galerías, muchas de ellas estrechas, pero no el de los juveniles. Posiblemente por ello, la concreción es para Pilumnus hirtellus básicamente un lugar de refugio y desarrollo de juveniles, y donde muy pocos ejemplares completan su ciclo biológico (se encuentran muy pocos adultos reproductores). En este modelo morfológico también se puede incluir a Pisidia longicornis, pero este cangrejo es de tamaño pequeño, de cuerpo deprimido y se alimenta por filtración; por ello, puede desplazarse mejor por las galerías, su forma le confiere una mayor protección y no compite con otras especies por el alimento.
- b) Forma macrura nadadora. Esta forma (la de las gambas o camarones) conlleva la necesidad de disponer de un cierto espacio para sus desplazamientos y su seguridad. Es una morfología poco funcional para este biotopo. De hecho, la especie macrura nadadora más abundante es la que posee una mayor capacidad reptadora: el camarón *Athanas nitescens*.
- c) Forma macrura reptadora. Esta forma, similar a la anterior, tiene las ventajas que confieren los caracteres macruro y reptador, y carece de los inconvenientes de ambos. La poseen los camarones $Alpheus\ dentipes\ y\ Synalpheus\ tumidomanus$. De estas dos especies, Alpheus dentipes es la más abundante y tiene una estructura poblacional más equilibrada, con una buena representación de juveniles y adultos. Por ello, es obvio que un gran número de ejemplares de esta especie completan su ciclo en el interior de las concreciones. Para Synalpheus tumidomanus, el análisis de las tallas muestra que la concreción representa, principalmente, un lugar de refugio de las tallas medianas y reproductoras. Esto es posiblemente debido a una fuerte competencia con Alpheus dentipes, pues ambas pertenecen a la misma familia, tienen una forma similar y muestran un cierto comportamiento antagónico en la evolución de los máximos de abundancia relativa. Por todo ello, se puede considerar que la especie de decápodo dominante, e incluso la que mejor define las concreciones de Mesophyllum alternans del mar de Alborán es Alpheus dentipes. Si bien no es la más abundante, sí es la que presenta una mayor biomasa y, además, la que posee una estructura poblacional más constante en todas las zonas (y concreciones) estudiadas en el litoral andaluz. Pero, ¿por qué Alpheus dentipes es el decápodo dominante? Además de la forma, que es la más adecuada para el desplazamiento por las galerías, tanto Alpheus dentipes como Synalpheus tumidomanus tienen las quelas muy desarrolladas y un eficaz sistema de disuasión,

que les hace acreedores de su nombre vulgar (camarones o gambas pistola): cuando cierran las quelas emiten chorros de agua a gran velocidad y producen un sonido atronador (incluso hay producción de luz), capaz de aturdir a cualquier animal. Las quelas crecen rápidamente en las primeras fases del desarrollo y son funcionales muy pronto, por lo que los individuos jóvenes ya disponen de este mecanismo disuasorio, a diferencia de otros decápodos, en los que el crecimiento de la quela es más tardío y está más relacionado con la reproducción que con la disuasión. Son, además, animales que tienen un cierto comportamiento territorial y que defienden la ocupación continua de las galerías con su eficaz mecanismo disuasorio; además, posiblemente ni siquiera necesitan salir de las concreciones, pues en su interior pueden encontrar todo el alimento necesario. Siendo así, ¿por qué Alpheus dentipes predomina sobre Synalpheus tumidomanus? La razón parece ser la distinta estrategia reproductora de ambas especies. Alpheus dentipes alcanza la capacidad reproductora muy pronto, produce puestas numerosas y ensaya puestas tempranas a lo largo de todo el año (pero con un máximo reproductor bien definido en junio-julio), mientras que Synalpheus tumidomanus alcanza la madurez sexual más tarde, produce puestas menos numerosas con huevos de mayor tamaño y tiene un periodo reproductor más corto (marzo, y de junio a octubre).

Como se ha mencionado, la relación entre las concreciones y los rizomas de Posidonia conlleva el establecimiento de continuos intercambios. De hecho, ambas comunidades son, en gran medida, bastante similares, pues comparten su carácter esciáfilo y de búsqueda de protección. Un estudio comparado realizado sobre las comunidades de crustáceos decápodos (ciclos anuales) de las concreciones y de Posidonia oceanica («puras» y mixtas) puede ilustrar dicha relación y mostrar que, en este grupo, ambos biotopos forman parte de una misma comunidad esciáfila (cualitativamente hablando), aunque hay claras diferencias cuantitativas que permiten diferenciarlas. Estas últimas son debidas a la actuación de factores intrínsecos y extrínsecos, como el desarrollo de los biotopos, la mayor o menor presencia de algas fotófilas, el grado de sedimentación, la influencia de los biotopos colindantes y el grado de interrelación entre ambos biotopos.

Así, desde el punto de vista cualitativo, las fuertes dominancias de unas pocas especies (Pilumnus hirtellus, Calcinus tubularis, Cestopagurus timidus, Athanas nitescens y Pisidia longicornis) permiten la separación de los dos biotopos. La primera especie separa los fondos con concreciones, las dos siguientes los de Posidonia y las dos últimas los mixtos, en los que existe una mayor protección, una mayor sedimentación y una comunidad de algas fotófilas bien desarrollada. Curiosamente, Alpheus dentipes, a pesar de su dominancia en las concreciones, no re-



Alpheus dentipes es uno de los crustáceos decápodos más abundantes en las concreciones de Mesophyllum alternans (FOTO: D. MORENO)

sulta un buen indicador, debido a que se encuentra en los dos biotopos y en ambos presenta una abundancia más regular o uniforme.

Otras especies que, con densidades poblacionales más bajas, colaboran en la diferenciación cualitativa de estos biotopos son: Thoralus cranchii, una especie oportunista que prefiere los fondos mixtos con cavidades de cierto tamaño y con cobertura de algas fotófilas; Porcellana platycheles, que prefiere los mismos biotopos pero, posiblemente, porque en ellos existe una mayor sedimentación, y Lysmata seticaudata, una especie esciáfila de fisuras de mayor tamaño, que también prefiere este biotopo más protector y con grandes cavidades (a falta del suyo propio). Sirpus zariquieyi y Acanthonyx lunulatus son especies de las algas fotófilas que migran a estos biotopos en verano-otoño (época de reclutamiento), utilizándolos como «guarderías» en sustitución o como alternativa a los suyos. Un caso similar ocurre con Pilumnus villosissimus, pero este cangrejo prefiere Posidonia oceanica a las concreciones, posiblemente por su talla o por competencia con Pilumnus hirtellus.

Con respecto a otros grupos taxonómicos, los poliquetos son muy abundantes en las concreciones. En un estudio realizado en Nerja (Málaga), se tomaron muestras de Mesophyllum alternans cada mes a lo largo de un año y se obtuvieron más de 8.000 individuos pertenecientes a 122 especies, de las que 19 aparecieron de manera constante durante el periodo de estudio, aunque ninguna pudo considerarse exclusiva de esta comunidad. Por su abundancia, destacaron Platynereis dumerilii, Ceratonereis costae, Amphicorina armandi y Syllis gracilis, que en conjunto aportaron el 36,5% de los ejemplares encontrados. Las dos primeras especies son nereidos de tamaño mediano, la primera es ubicua en los fondos duros y la segunda está generalmente relacionada con la endofauna lítica de los fondos someros. Amphicorina armandi, como las otras especies del género, es un pe-

queño sabélido que ocasionalmente puede actuar como sedimentívoro selectivo, además de filtrar partículas alimenticias en suspensión como es típico en la familia. Por último, Syllis gracilis es un sílido ubicuo con unas preferencias ecológicas similares a las de Ceratonereis costae, aunque parece presentar mayor afinidad por las concreciones de algas calcáreas de todo tipo. El estudio de concreciones de Mesophyllum alternans en las islas Chafarinas arrojó resultados bastante diferentes, pues en esta zona aparecían como dominantes en la comunidad tres especies de la familia Syllidae (Exogone naidina, Sphaerosyllis pirifera y Sphaerosyllis hystrix), pequeños poliquetos omnívoros que aportaron algo más del 44% de los ejemplares. De nuevo un pequeño sabélido del género Amphicorina, Amphicorina eimeri, apareció como un componente importante de la comunidad, aunque con un valor de dominancia por debajo del de las especies anteriores (poco más del 6%).

Se han identificado unas 12 especies de equinodermos, entre las que sobresalen como dominantes las ofiuras Amphipholis squamata y Ophiothrix fragilis; ambas llegan a reunir en las concreciones de Nerja el 92% del total de individuos de equinodermos. Ambos ofiuroideos depredan en el interior y en la base de las concreciones, en tanto que el pequeño erizo Arbaciella elegans está siempre asociado a la cara interna de las concreciones, reproduciéndose en ellas y en los rizomas de Posidonia, donde sus postlarvas encuentran refugio, al igual que las de otros equinoideos, como Arbacia lixula o Paracentrotus lividus.

Finalmente, cabe hacer una breve mención de la fracción faunística accidental, es decir, de las especies cuya presencia está condicionada por factores diversos, como los sustratos colindantes. Entre ellas, pueden citarse la gamba verde Hippolyte inermis o el gasterópodo Gibbula turbinoides (típicos de Posidonia), especies comensales como los decápodos Typton spongicola y Pontonia flavomaculata, y depredadores muy especializados como los gasterópodos Coralliophilla meyendorffii (que se alimenta de anémonas), los eulímidos (que parasitan equinodermos), y los piramidélidos de los géneros Odostomia y Chrysallida (que parasitan anélidos), cuya presencia o ausencia depende de la de sus hospedadores. También deben considerarse accidentales las especies de paso que buscan alimento o refugio momentáneo. En algunos casos, proceden de los fondos blandos próximos y se trata de postlarvas y juveniles que sin duda morirán o, lo antes posible, se trasladarán a biotopos más adecuados, como los bivalvos de los géneros Donax y Venus. Igualmente, la presencia de cefalópodos es muy esporádica y, cuando ocurre, se trata de individuos juveniles (como el pulpo común, Octopus vulgaris).

Toda esta complejidad faunística, que apenas ha sido esbozada a lo largo de este apartado, unida a la limitación espacial y de recursos tróficos, se traduce en diferentes adaptaciones y estrategias (reproductoras, de crecimiento, de segregación de tallas, etc.) que caracterizan la complicada estructura y la com-

partimentación de los nichos ecológicos de las concreciones, y que se ha ilustrado con el ejemplo de los decápodos.

Como conclusión, las concreciones de Mesophyllum alternans presentan una alta biodiversidad y densidad faunística, constituida por especies principalmente esciáfilas y no exclusivas de dicho biotopo y, en muchos casos, por sus etapas juveniles. Así, por ejemplo, en Nerja (Málaga), donde el alga se asienta directamente sobre fondo o sobre restos de rizomas de Posidonia, en una concreción de unos 500 gramos de peso seco se pueden llegar a encontrar más de 1.000 ejemplares, considerando sólo tres grupos: decápodos (unos 187 de media), moluscos (unos 300) y poliquetos (más de 700). En una muestra compuesta por 5.729 moluscos pertenecientes a 37 especies de gasterópodos y 4 de bivalvos, el 46,9% del total se encontraba en clases de talla inferiores a 1 mm, es decir, casi la mitad de la población de moluscos de las concreciones eran individuos postlarvarios o juveniles. Ello pone de manifiesto el importante papel de las concreciones como «guardería» y lugar de crecimiento, en las que muchas especies, tanto características de la concreción como accidentales y alóctonas, pasan sus primeros estadios hasta que alcanzan unos tamaños que les harán más fácil sobrevivir fuera de la seguridad proporcionada por la concreción, o que les impiden físicamente continuar en ellas.

Además, las concreciones son sistemas ecológicamente estables, como lo demuestra el mantenimiento a lo largo del tiempo de las riquezas específicas y de la diversidad en un ambiente cambiante y sometido a fluctuaciones imprevistas (aportes por riadas, temporales, impacto humano, etc.). Esta estabilidad se ha comprobado en los estudios realizados en grupos tan importantes como los moluscos, los poliquetos, los crustáceos decápodos y los equinodermos.

Para finalizar, vista la importancia de estos maravillosos microcosmos vivos que son las concreciones de *Mesophyllum alternans*, sólo cabe señalar la preocupación por su conservación futura. Los impactos que afectan a estas formaciones, especialmente la contaminación, deben ser motivo de control y de especial atención, dada la situación en la que actualmente se encuentra el litoral andaluz. Además, los impactos sobre las praderas de *Posidonia*, de los que se hablará a continuación, inciden también sobre las posibilidades de conservación y la perdurabilidad de las concreciones, pues éstas dependen en gran medida de la existencia de praderas superficiales de *Posidonia oceanica*: una razón más para proteger las praderas de esta fanerógama.

IMPACTOS SOBRE LAS PRADERAS DE POSIDONIA OCEANICA

Las praderas de *Posidonia oceanica* son muy sensibles a cualquier actividad que modifique la transparencia de las aguas, aumente el contenido en nutrientes o altere la dinámica sedimentaria. Son, por lo tanto, de una gran fragilidad ante el impacto

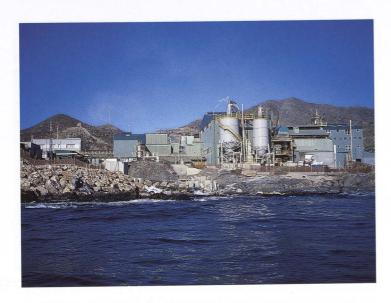


La pequeña ofiura *Ophiothrix fragilis* encuentra refugio entre los espacios que existen dentro de las concreciones de *Mesophyllum alternans* (FOTO: D. MORENO)

de las actividades humanas sobre el litoral. En las zonas del Mediterráneo con una fuerte presión humana, como la cuenca noroccidental, la regresión de las praderas de esta planta es un hecho común y generalizado. Por otra parte, también se ha sugerido una posible regresión de las praderas debido a la influencia de factores climáticos naturales, aunque este extremo resulta difícil de comprobar, dada la fuerte presión humana que sufre el Mediterráneo.

Eutrofización

El vertido de las aguas residuales domésticas supone una seria alteración de las comunidades marinas. Como consecuencia de ello se producen fenómenos de eutrofización del medio. Existen numerosos ejemplos y estudios de la regresión de las praderas de Posidonia oceanica debidos al vertido de aguas residuales urbanas. El proceso, como la mayor parte de los fenómenos de contaminación, es muy complejo. Por una parte, el incremento de los nutrientes favorece el crecimiento de fitoplancton y la cantidad de materia en suspensión, lo que provoca una menor penetración de la luz. Al mismo tiempo, existen modificaciones muy importantes en el tipo y cantidad de los epifitos, que pueden adquirir un gran desarrollo, lo que supone una reducción también de la luz incidente sobre las hojas. Por otra parte, hay datos que indican que ciertas sustancias de los efluentes, como los detergentes, pueden tener efectos tóxicos sobre la planta. Además, la mayor concentración de nitrógeno existente en condiciones eutróficas tiene como consecuencia un incremento del contenido de este elemento en todas las partes de la planta, principalmente en forma de aminoácidos libres. La formación de tales aminoácidos implica un gasto de carbono orgánico que puede causar una disminución de sus reservas, muy importantes en el ciclo de crecimiento







Factoría de Deretil, en las cercanías de Villaricos, Almería, arriba, y matas muertas de *Posidonia oceanica* cerca de la factoría, en la imagen central. Abajo, pradera con hojas muertas por causas posiblemente naturales (Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar) (FOTOS: D. MORENO)

de la planta, como se ha mencionado anteriormente. Ligado a este enriquecimiento en nutrientes de los tejidos, aumenta la calidad nutricional de la planta y, como consecuencia, la presión de los herbívoros, como se ha comprobado en algunas praderas de las costas de Murcia. Es posible que la anoxia en los sedimentos que se produce en zonas sometidas a aportes de materia orgánica sea parcialmente responsable de la regresión de las praderas en zonas sometidas a eutrofización, aunque este aspecto no ha sido todavía estudiado en esta fanerógama.

La eutrofización también es responsable de la regresión de las praderas de *Posidonia oceanica* en la proximidad de las instalaciones de acuicultura. Las jaulas flotantes de engorde de diversas especies de peces, como doradas o atunes, han experimentado un espectacular desarrollo en los últimos años, que posiblemente se incrementará en un futuro inmediato. Los restos del pienso y pescado que se utilizan como alimento, unidos a las heces, suponen un aporte de materia orgánica y nutrientes cuyos efectos nocivos se han demostrado en las praderas situadas en las áreas de influencia de tales instalaciones en diversos lugares.

Por otro lado, la regresión asociada a vertidos industriales puede ser debida tanto al aporte de nutrientes, como a la toxicidad de determinadas sustancias presentes en los vertidos. Ello se ha comprobado en la pradera próxima al vertido de la factoría química DSM Deretil, situada la norte de la localidad de Villaricos (Almería). En las zonas de influencia directa del efluente de dicha factoría, entre la orilla y unos 10 m de profundidad, sólo existen matas muertas de esta fanerógama. Precisamente la presencia de las estructuras leñosas y resistentes de Posidonia oceanica que se mantienen ancladas al sustrato (la mata) después de la muerte de las plantas, permite certificar la existencia de praderas en épocas pasadas. Este hecho es muy poco habitual entre las formaciones vegetales marinas y constituye una herramienta muy útil para el seguimiento del litoral, lo que convierte a Posidonia oceanica en un magnífico bioindicador incluso de un pasado reciente.

$Obras\ costeras$

La fuerte presión urbanística sobre el litoral ha generado un gran número de actuaciones sobre la línea de costa, con la proliferación de pequeños puertos deportivos, la creación de playas artificiales por medio de espigones o la alimentación por dragados de las preexistentes, y la realización de obras para ganar terrenos al mar. En determinados lugares se producen también operaciones de dragado o de vertido de sedimentos procedentes de los dragados. Todo ello trae como consecuencia una destrucción directa del piso infralitoral.

En la mayoría de las ocasiones, no se considera que los sedimentos que conforman una playa estén sujetos a un equilibrio dinámico, en el que básicamente se conjugan dos factores: el alma-