

ENFOQUE DE LA PROBLEMÁTICA PARA UN ESTUDIO ECOLÓGICO EN SISTEMAS SEDIMENTARIOS MARINOS

(Título abreviado: Ecología de sistemas sedimentarios marinos)

*Ricardo Anadón

RESUMEN

APPROACH TO THE PROBLEMATICS OF ECOLOGICAL STUDIES IN MARINE SEDIMENTARY SYSTEMS

A vision of the present state of the studies of sedimentary systems and the principal objectives these studies should have are presented.

Ambiental factors, macrofauna, microfauna-mesofauna, and microflora and macroflora are considered independently, according to the differences in methodology and to the development reached by each of them. Nevertheless, it is necessary to obtain data to create an image of the ecosystem as a harmonically structured whole, and with the dynamism due to its own organizational possibilities.

* Departamento de Zoología y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Oviedo. Oviedo.

INTRODUCCIÓN

Dentro del panorama de estudios de sedimento existen en la actualidad dos corrientes de opinión y acción, que se encuentran identificadas con las tendencias generales de la ecología actual. Estas dos tendencias pueden resumirse, de forma muy simplista, en: tendencia estática o bionómica y tendencia dinámica o funcional.

En el presente trabajo se pretende hacer una exposición de las características que definen estos ecosistemas, de cuáles son los objetivos a alcanzar en su estudio y de cuál es el estado actual de su conocimiento. Se indican en el mismo referencias a trabajos generales; esto no presupone que sean los únicos, pero con ellos se puede tener una visión general del problema.

CONOCIMIENTO ACTUAL

El conocimiento de un ecosistema puede plantearse desde distintos niveles, en los que la complicación del trabajo en ellos y la comprensión de los mismos presente una mayor o menor dificultad práctica y teórica; estos niveles pueden resumirse escuetamente en:

- a. Nivel florístico; se trata de conocer cuáles son las especies que se encuentran en cada lugar; está íntimamente ligado a los aspectos sistemáticos del o de los grupos a considerar.
- b. Nivel descriptivo estructural (bionómico); es un avance en el conocimiento de los ecosistemas puesto que, aparte del aspecto sistemático, hace agrupaciones o asociaciones más o menos reales entre las especies y las sitúa en el espacio. Normalmente estas asociaciones se relacionan con la distribución de uno o varios factores ambientales. En la actualidad este tipo de trabajo se une a una cartografía de la distribución de estas asociaciones, para lo que se emplean, con asiduidad creciente, sensores remotos.

nan con la distribución de uno o varios factores ambientales. En la actualidad este tipo de trabajo se une a una cartografía de la distribución de estas asociaciones, para lo que se emplean, con asiduidad creciente, sensores remotos.

- c. Nivel estructural; es un paso hacia un conocimiento más completo de los ecosistemas, puesto que se establecen las relaciones existentes entre las especies que los constituyen, y las causas de sus abundancias relativas. Se introducen en este apartado aspectos incluidos normalmente en la ecología cuantitativa, tales como la distribución de las especies y los parámetros ecológicos generales, la diversidad de las asociaciones o las muestras y la variación en el espacio y en el tiempo de estas características de los ecosistemas.

- d. Nivel dinámico; está íntimamente relacionado con el apartado anterior, y es el nivel más elevado del conocimiento de un ecosistema; se consideran en él las posibilidades de producción o de flujo energético a través de un sistema y la estructura trófica del mismo; es necesario establecer para ello aspectos de la biología de las especies tales como reproducción, crecimiento, mortalidad, alimentación y variación temporal de las mismas.

Los aspectos energéticos necesarios para el conocimiento de un ecosistema y los datos fisiológicos que es necesario conocer para explicarlos hace que en muchos casos este tipo de estudios sea muy complejo en su planteamiento y necesite de una infraestructura material y científica importante.

LOS SISTEMAS SEDIMENTARIOS

Los sistemas de sedimento tienen una variabilidad intermedia entre los del plancton y los del bentos sobre sustrato duro,

VARIABLES AMBIENTALES

Para caracterizar los sistemas sedimentarios resulta interesante el conocimiento de las variables ambientales que pueden influir en los mismos, que han sido indicadas por numerosos autores, tales como temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, materia orgánica (en conjunto o por sus componentes), granulometría y contenido en agua, entre otros. Es interesante destacar algunos aspectos referentes a la medición de estos parámetros.

El estudio de las variables fisicoquímicas presenta problemas derivados de la frecuencia de toma de datos y, por tanto, de su significación; la variación de ciertos parámetros como temperatura, salinidad u oxígeno disuelto muestra fluctuaciones no definidas en la literatura actual; sería deseable un estudio intensivo de los mismos para poder establecer la velocidad de su variación durante ciclos mareales, diarios, semanales, mensuales o anuales, de forma que se pueda valorar de forma correcta la importancia que puede tener cada uno de ellos sobre la distribución de los organismos.

Parece en principio normal considerar la granulometría como una variable estática; una medida puntual daría la composición granulométrica de la estación. Sin embargo, hay que considerar el sedimento como una estructura dinámica que puede presentar cambios importantes en el tiempo (fig. 1). Es interesante considerar la estratificación del sedimento, por lo menos hasta la profundidad en la que se encuentran los organismos (fig. 1), puesto que la distribución de éstos y la renovación del agua están directamente influenciadas por la estructura del sedimento (CHASSE, 1968).

Ambos aspectos no han sido tratados con la debida atención en la bibliografía (MCCAVE, 1976) y parece probable que in-

puesto que no son tan móviles como el primero ni constituyen un sustrato duradero como el segundo (MARGALEF, 1974).

Dentro de las características de movilidad intermedia, los sedimentos permiten una organización espacial muy desarrollada con implantación de los organismos dentro de un volumen que favorece la existencia de pistas y restos de dura ción significativa, lo que da notables posibilidades de estructuración del espacio.

Otra de las características del sedimento es el de constituir un lugar de acumulación de restos orgánicos producidos en otros lugares, lo que significa la introducción de materia orgánica particulada, una de las fuentes energéticas fundamentales en este tipo de ecosistemas (THORSON, 1957).

Un análisis vertical del sedimento permite el estudio de los sucesos acaecidos con anterioridad en la masa de agua que lo cubre, así como de las tanatocenosis que en ella se encuentran o se conservan.

Los diferentes tipos de organismos que pueblan los sedimentos - microflora, macroflora, microfauna, meiofauna y macrofauna - se sitúan en diferentes estratos de los mismos, siendo el estrato superior el que mayor abundancia de especies posee; la distribución de la biomasa es muy variable, pero generalmente los valores más altos se encuentran en profundidad (BEUKEMA, 1974).

Es necesario distinguir los ecosistemas con influencia continental de los de exclusiva influencia marina, entre otras cosas porque se estudian con distintas técnicas de muestreo; en el primer caso, su accesibilidad permite un muestreo directo, mientras que en los segundos se utilizan muestreos indirectos que hacen necesario el uso de instrumentos de elevado precio y discutible significación.

investigaciones detalladas y continuadas sobre los mismos pro-
porcionen las bases para consideraciones nuevas sobre las
relaciones entre las variables ambientales y los organismos
del sedimento.

MACROFAUNA

En la actualidad la macrofauna es el componente biótico me-
jor conocido en los ecosistemas sedimentarios. Es por ello
que los comentarios sobre este tipo de organismos sirven
igualmente como objetivos para sus otros componentes, aunque
por las características de cada uno sean convenientes algu-
nas matizaciones.

El conocimiento de la fauna de sedimentos es grande en zonas
intermareales y de la plataforma continental, siendo muchas
las áreas en que la macrofauna es conocida. Los fondos abi-
gales han permanecido casi desconocidos hasta hace poco
tiempo; sólo existen datos recogidos en alguna de las gran-
des campañas oceanográfica. Recientemente han aparecido gran
número de trabajos sobre sistemática de la fauna recogida a
gran profundidad en diversas áreas del mundo, lo que ha pro-
porcionado en algunos casos resultados zoológicos sorprenden-
tes (MENZIES, GEORGE & ROWE, 1973).

El estudio de las comunidades bentónicas se ha realizado en
numerosas zonas y por muy diferentes escuelas. Esta gran
cantidad de datos ha permitido importantes trabajos de reco-
pilación y síntesis (THORSON, 1957; PERES & PICARD, 1964;
PÉRES, 1967); en ellos se establecen tipos de comunidades
(criterio de constancia dominancia) que se diferencian en
sus especies "principales" (comunidades paralelas), que sue-
len pertenecer al mismo género (especies vicarias) (THORSON,
1957).

En España el estudio de la fauna bentónica y de las comuni-
des que la forman se encuentra bastante retrasado, siendo mu-
chas y grandes las zonas prácticamente desconocidas, mien-
tras en otras los conocimientos son muy parciales y sin pers-
pectiva en el tiempo; sería necesaria una planificación de
trabajos de este tipo, independientes u organizados en las
campañas que se realizan en la actualidad para poder estable-
cer, aún de forma aproximada, la cartografía de las comuni-
des que se pueden encontrar en nuestras costas.

Uno de los capítulos más interesantes y prometedores es el
estudio de las relaciones entre la distribución y variación
de las comunidades de la macrofauna y de los factores ambien-
tales. Estos estudios se han realizado teniendo en cuenta
la presencia o la abundancia de una especie y el valor de un
factor en muestras puntuales, cuando ambos oscilan mucho en
el tiempo y muchas especies tienen ciclos de vida superiores
a un año.

La relación existente entre la biomasa media de una estación
y la granulometría (fig. 2) presenta un aspecto de estos pro-
blemas; pueden considerarse dentro de líneas más generales,
como los efectos del stress y la respuesta de la macrofauna
al mismo (SANDERS, 1968).

Un estudio del área de muestreo merece ser destacado como una
rutina de trabajo, para poder establecer de forma adecuada
la significación de los datos que se van a manejar. Las cur-
vas área-especies o área-diversidad son los sistemas más ade-
cuados para el cálculo del área mínima; se puede contemplar
la posibilidad de análisis matemáticos más estrictos compa-
rando muestras repetidas de una misma zona. Los estudios de
dinámica y producción necesitarán establecer una repetición
de muestras para poder eliminar errores en el estudio de di-
ferentes especies (BOUDOU-RESQUE, 1974; NIELL, 1974)

Los aspectos estructurales de las comunidades bentónicas tie-
nen un desarrollo más tardío y se realizan a remolque de los

avances conseguidos por la ecología en otros ecosistemas, se puede destacar en este aspecto el interés que presenta la abundancia de cada especie (fig. 3), tanto en número de individuos como de biomasa, y el rango de cada una de ellas. El estudio de las distribuciones teóricas que se ajustan a la abundancia de las especies (fig. 4), permite deducir los tipos de relación que se establecen entre las mismas, sobre todo si los datos son el resultado de períodos largos de muestreo.

Resultan de gran interés los estudios sobre el tipo de distribución espacial de la macrofauna y de las relaciones que se establecen entre la abundancia de las especies y esta distribución (tabla I), puesto que permiten presentar modelos de comportamiento de la macrofauna y explicar los motivos de distribución de grano fino (diversidad B) en las comunidades.

La heterogeneidad entre muestras contiguas (fig. 5), su relación con el concepto de diversidad y la discusión entre distribución en continuo o en facetas y su posible significación como medida de complejidad o de organización de los ecosistemas, son aspectos a tener en cuenta siempre (BRAY & CURTIS, 1957; WHITTAKER, 1967).

La diversidad es un índice utilizado rutinariamente en los trabajos actuales, pero al que no se da ninguna significación en la mayoría de los casos; los estudios comparativos realizados con este índice en diferentes comunidades o zonas (SANDERS, 1968; BOESCH, 1972; ANADON, en prep.) tienen un gran interés al compararlo con el tipo de distribución de la fauna, al servir de indicador de organización y permitir comparaciones rápidas entre las comunidades (MARGALEF, 1957, 1968).

La variación de este índice en el tiempo permite conocer la capacidad de estructuración de la macrofauna en diferentes situaciones ambientales y puede considerarse, con limitacio-

nes, como una estimación válida de la estabilidad en este tipo de sistemas (SANDERS, 1969). Permite ver los efectos de incidencias catastróficas o situaciones de stress sobre la fauna, entre los que no debe olvidarse la acción humana.

Los aspectos de flujo energético en los ecosistemas de sedimento tienen como base ineludible el conocimiento de la producción de cada uno de los componentes. La producción de la macrofauna ha sido estudiada desde antiguo como estimación de las posibilidades alimentarias de los peces. Sin embargo, se puede decir que hasta hace poco tiempo no se realizaron trabajos en los que se consideraran de forma clara y con precisión estos aspectos (SMIDT, 1951; SANDERS, 1956).

Para estimar correctamente la producción de la macrofauna hay que tomar en consideración ciertos aspectos de la biología de las especies, como la migración (SMIDT, 1951; BAGGERMAN, 1953; ANADON, 1977), su distribución por agregados (REYS, 1971-1972; LIE, 1968; GAGE & TETT, 1973; ANADON, 1977), o la distribución en diferentes áreas, (fig. 6) y la competencia entre larvas y adultos (HANDCOCK, 1973).

Los estudios de la producción total de una zona han sido muy escasos, pero a pesar de todo permiten observar ciertas semejanzas en los valores obtenidos (tabla II). Generalmente, el estudio de producción se realiza analizando las cohortes que componen una población (fig. 7). El problema se presenta al tratar de establecer el crecimiento de las distintas especies, que en algunas resulta imposible si no es mediante cultivos; si las épocas de reproducción y fijación están bien determinadas en el tiempo, como ocurre en poblaciones boreales, la diferencia de tallas resulta suficiente; en áreas meridionales la reproducción de muchas especies es continua, mezclándose en un mismo período anual varias cohortes, lo que provoca un enmascaramiento de los resultados.

Los diagramas de ALLEN (1951) (fig. 8) son el método más adecuado para este tipo de estimaciones, aunque hay que pensar también en la utilización de matrices de tránsito (LESLIE, 1945), que posiblemente permitan obtener resultados predictivos de la evolución de las poblaciones.

Un método que permite estimar la producción total de la macrofauna es el considerar ésta como la suma de los incrementos de biomasa que se encuentran en períodos de muestreo sucesivos en la misma estación, siempre y cuando los muestreos se realicen en períodos de tiempo inferiores a los períodos de los ciclos de las especies que la habitan (WESTLAKE, 1969; ANADON, en prensa).

Hay que hacer notar que la mayoría de los trabajos actuales presentan resultados obtenidos en un período anual de muestreo (SANDERS, 1956; BUCHANAN & WARWICK, 1974; WARWICK & PRICE, 1975; WOLF & WOLF, 1977), y existen evidencias de que los ciclos de producción pueden superar en algunos casos este período (BEUKEMA, 1974). El efecto de la competencia larva-adulto en algunas especies (HANDCOCK, 1973), o los ciclos naturales de las mismas, pueden ser causa de estimaciones poco generales para áreas determinadas.

En las consideraciones generales sobre los ecosistemas como el constituido por la macrofauna, es prácticamente imprescindible para situar los resultados dentro de la teoría ecológica general el relacionar la estructura y la dinámica de las comunidades (fig. 9), puesto que un modelo desarrollado de este tipo permite establecer el comportamiento de diferentes comunidades; tiene también importancia en el manejo de recursos de una zona determinada.

Por último, conviene tener siempre en cuenta los aspectos fisiológicos y biológicos de cada una de las especies, como metabolismo, alimentación reproducción, etc., puesto que en valoraciones generales se presenta el problema de considerar

como unitarios diferentes niveles tróficos, con flujos de energía diferentes.

MICROFAUNA MEIOFAUNA

Los estudios sobre fauna intersticial de sedimentos (microbentos-meobentos) pueden dividirse atendiendo a dos criterios: por el tamaño y por la composición faunística (taxocenosis), aunque ambas clasificaciones estén íntimamente relacionadas; los conocimientos que se tienen en la actualidad sobre el conjunto son pocos, pero su estudio ha recibido en los últimos tiempos un gran impulso.

La metodología de muestreo es más asequible que la de la macrofauna, pero, por lo general, su extracción y su estudio sistemático son más problemáticos. El apartado sistemático es el que tiene más importancia en la actualidad, con una abundantísima literatura en la que se revisan grupos o se crean especies o taxones superiores.

El gran desarrollo de los estudios de meiobentos ha conducido a los primeros intentos de recapitulación sistemática de las asociaciones entre especies, con la creación de comunidades que se superponen a las de la macrofauna (FENCHEL, 1969; SOYER, 1971; GUILLE & SOYER, 1974), lo que significa aportar datos de la variación numérica de los grupos o de las especies (fig. 10).

Sobre la respuesta de los distintos grupos o especies a factores ambientales se han publicado diferentes trabajos en los últimos años (WIESER, 1960; COULL, 1968; FENCHEL, 1969; SOYER, 1971; HARRIS, 1972; SCHEIBEL & NOODT, 1975); su interés radica en la rapidez de respuesta de los animales de pequeño tamaño a la variación ambiental, con posibilidades predictivas muy grandes.

La relación entre un solo parámetro ambiental y la densidad de los grupos ha sido más utilizada y da una idea aproximada de los que se puede encontrar en algunas situaciones (fig. 11). Parece más interesante la aplicación de métodos de regresión múltiple o análisis multivariante (HULINGS & GRAY, 1976; ANADON, 1977), puesto que la variación de cualquier grupo es el resultado de la interacción de todos los factores que sean discernibles en el sedimento, aunque la importancia de algunos sea reducida.

Uno de los principales problemas de estas estimaciones es que la respuesta a un determinado factor no es nunca lineal; puede ser resuelto por transformaciones matemáticas después de conocer la fisiología de las especies mediante cultivo, aunque las dificultades técnicas de éstos sean importantes.

Sin embargo, las orientaciones generales de la ecología actual se han introducido poco entre los que estudian estos grupos. Desde un punto de vista estructural se han realizado típicos intentos para valorar la diversidad de la meiofauna (WIESER, 1960) o para conocer la distribución espacial de las especies (HEIP, 1976; HEIP & ENGELS, 1977). Los resultados no permiten la sistematización ni consideraciones globales; es por tanto necesario que se realicen con prontitud trabajos sobre estos aspectos, puesto que su información resulta imprescindible para comprender al sistema meiofauna-microfauna.

Los aspectos dinámicos todavía se encuentran más atrasados; el principal problema es la rapidez del ciclo biológico de las especies y la dificultad para estimar las distintas clases de edad de la población; estas características las hacen aproximarse mucho a las comunidades planctónicas, aunque sean diferentes.

Es tradicional en la literatura la discusión sobre la importancia (producción) que tienen en el sedimento los sistemas meio-bentos-microbentos y macrofauna. Sólo en la actualidad, con un estudio del flujo energético en nemátodos (PLATT &

WARWICK, en prensa), calculado a partir de las tasas de respiración y comparándolo con los valores encontrados en la macrofauna, se puede tener una primera aproximación real. Los estudios de producción del microbentos y del meiobentos deben de establecer la significación de estos grupos en diferentes comunidades y conocer su importancia en el flujo energético y, por tanto, sus relaciones con niveles tróficos superiores.

Los estudios de alimentación y asimilación tendrían un interés especial y serían complementarios de los estudios de producción; deben desarrollarse asimismo de forma paralela trabajos que traten de establecer los aspectos demográficos del meiobentos, analizando natalidad, supervivencia, ciclos biológicos, duración de vida o cualquier otro parámetro que contribuya de manera real a conocer la biología de las especies del meiobentos.

MICROFLORA

La microflora del sedimento incluye todas las especies de algas que viven, sobre o entre los granos de arena del mismo. La importancia de estas especies es considerable por representar una producción elevada; el estudio de su comportamiento en zonas donde la atenuación de la luz es muy rápida ha de presentar aspectos problemáticos de la producción primaria. No se han realizado de forma exhaustiva estudios sistemáticos de la microflora, por lo que hay que esperar resultados interesantes de una investigación detallada; sin embargo, las dificultades de extracción son altas y esto puede representar una desventaja en su estudio. Las asociaciones de especies no están bien definidas; es necesario que los resultados aparecidos (MOUL & MASON, 1957; LUCHINI, 1972) sean continuados y se trabajen grupos diferentes a las diatomeas, para poder conocer la constitución de estos sistemas, aunque sea de forma cualitativa.

Debido a las dificultades de estudio pocas veces se ha tratado de evaluar el cociente P:B de este tipo de comunidades, no hallándose datos satisfactorios en la bibliografía conocida; tampoco permite comparar globalmente con otros sistemas, por lo que el significado o la importancia de la microflora en el sedimento permanece muy oscuro.

Es de desear que la producción primaria de los sedimentos, así como el papel que desempeña el plancton que recubre al sedimento, o la materia orgánica que llega en forma particulada, su degradación o aprovechamiento y los compuestos resultantes, ácidos grasos, ácidos húmicos, la mineralización y retención de nutrientes por el sedimento y las relaciones C:N y P:N, entre otros temas, sean abordados con intensidad en el futuro, puesto que unen su interés práctico y teórico: proporcionan los conocimientos sobre la base alimentaria de la fauna y sobre la duración, renovación y degradación de la materia orgánica.

MACROFLORA

La macroflora agrupa a dos tipos de organismos: uno que engloba a especies de cianofíceas, oscilatorias y clorofíceas que poseen una gran rapidez de desarrollo y crecen sobre el sedimento, fijándose a los granos de arena; el otro grupo lo constituyen fanerógamas que están adaptadas totalmente al medio marino (Zosteráceas, Posidoniáceas, Zaniqueliáceas e Hidrocaritáceas), o se desarrollan en zonas de inundación periódica o continúa con fuertes oscilaciones de salinidad, tales como marismas o manglares. Trataremos sobre la primera categoría de organismos; la segunda ha sido estudiada ampliamente y su bibliografía es muy extensa y puede encontrarse con facilidad.

Aspectos derivados de la migración de las especies y de su distribución espacial en el sedimento y las necesidades energéticas de las mismas contribuirán a conocer su estructuración. La distribución cuantitativa de las diferentes especies y su variación temporal pueden ser interesantes para conocer la actividad de estos organismos y su organización como sistema.

La producción primaria del microfitobentos ha sido tratada en pocos trabajos, y generalmente éstos utilizan metodologías variadas. Los análisis clorofílicos del sedimento (Fig. 12) son sencillos y aportan buenos resultados, pero es necesario explicar su distribución y los parámetros que en ella influyen (FENCHEL & STRAARUP, 1971), procurando establecer el significado de las clorofilas fósiles o de productos de degradación de las clorofilas; la relación entre el contenido clorofílico y el índice C:N puede ser de gran interés (PAMATMAT, 1968).

La variación estacional del contenido clorofílico del estrato superior del sedimento (1 cm) resulta significativo para el cálculo de la producción primaria (Fig. 13) durante largos períodos (CADEE & HEGEMAN, 1977). Los excesos de clorofila con respecto a los máximos teóricos necesarios para soportar la síntesis máxima también han de ser revisados, puesto que es normal encontrarlos en la microflora.

Los trabajos sobre productividad con isótopos radioactivos se están desarrollando con ciertas precauciones desde 1960 (GRONTVED, 1960), puesto que las incubaciones tienen que realizarse con fracciones de sedimento que están distorsionadas con respecto a su estado natural. El cultivo en el laboratorio de grandes volúmenes de sedimento, con posibilidades de muestreo continuo en diferentes canales (profundidades), con estimaciones del consumo de oxígeno, o del contenido de carbono orgánico disuelto o fijo a los granos, proporciona estimaciones adecuadas (MCINTYRE, MUNRO & STEELE, 1970) de la producción del sedimento. Existen otras posibilidades incluso más sofisticadas, pero su comentario convertiría esta exposición en una relación de métodos.

Uno de los principales problemas que presentan es el de trastarse de una vegetación de rápido desarrollo y ciclos cortos, generalmente muy adherente al sustrato; en períodos primaverales y otoñales de latitudes medias recubren totalmente el sedimento. Su importancia radica en el gran aporte de biomasa que producen en un lapso de tiempo muy corto; el significado que esto puede tener para el sistema bentónico está en discusión, sin que se haya realizado una comprobación exhaustiva.

Actualmente su estudio se realiza analizando el recubrimiento de cada especie y su variación en el tiempo (POLDERMAN, 1975; VAN WIJK & POLDERMAN, 1977). Los resultados no parecen muy satisfactorios, puesto que explican confusamente el porqué de los cambios; no permiten calcular la producción ni su variación en función de los cambios específicos encontrados y por tanto el ciclo anual; además, las estimaciones de cobertura pueden dar una idea errónea de la importancia de las distintas especies.

Las relaciones entre la energía incidente, el contenido en nutrientes y el desarrollo de distintas especies se presenta como un campo de interés para una vegetación de ciclos muy rápidos, incluso inferiores a un mes.

Al estar constituida por especies comunes en todos los mares, el conocimiento de la variación de su comportamiento en amplias zonas geográficas puede aportar datos importantes para conocer su relación con diferentes factores y tener pautas generales del comportamiento de sistemas estacionales.

La valoración de la actividad fotosintética de la macroflora y de su capacidad respiratoria, como medida de su actividad; las secuelas de la misma, como el producir déficits de oxígeno en el agua del sedimento (eutrofización), y las elevadas mortalidades que esto causa en la macrofauna y meio-

fauna, son de gran interés en algunos campos, como los cultivos en bancos naturales.

CONCLUSIONES

Se ha pretendido en este trabajo pasar revista a la situación de las investigaciones en los ecosistemas sedimentarios y cuáles pueden ser las perspectivas de su estudio desde un punto de vista ecológico. El subdividir la presentación en diferentes grupos viene condicionado por las diferencias metodológicas y de desarrollo que tienen los mismos es más un problema de tipo práctico que de tipo teórico.

Pero esta necesidad no debe confundirse con el interés que representan los estudios completos de un ecosistema, compuesto y organizado en función de todas las categorías que se han citado anteriormente. Las relaciones entre los grupos tienen un claro carácter de flujo energético, que no tienen el sentido flora, microfauna, meiofauna, macrofauna; sino que, sobre todo en las últimas categorías, existen fuertes imbricaciones (fig. 14).

Un conocimiento y valoración del flujo energético en el sedimento puede considerarse como un objetivo primordial que hay que plantearse desde un punto de vista ecológico. Este flujo además, no debe restringirse a los componentes bióticos del sedimento, sino que las interrelaciones de este ecosistema con los que lo rodean son muy importantes; el concepto de sistema abierto y la importancia de las entradas y salidas energéticas hay que considerarlos en toda su importancia.

Los sedimentos que se encuentran en la zona fótica tienen una producción primaria propia elevada, pero a su vez existen aportes terrestres que en áreas estuáricas pueden ser superiores a la anterior. La incidencia de la sedimentación

del planctón se hace mucho más acusada en los sedimentos de mayor profundidad, donde constituyen el más importante, si no el único recurso alimentario."

La utilización de la flora y la fauna de sedimentos es amplia, y en muchos casos el hombre la explota directamente. En general, se puede decir que los sistemas sedimentarios son explotados o utilizados directamente por el hombre en áreas de escasa profundidad, en algunos casos de forma intensiva (marisqueo). Esta utilización no está controlada con conocimiento de la dinámica del sistema; los desequilibrios y errores en su explotación son explicables por no poseer la información necesaria para estructurar la misma.

Otro sistema explotador está constituido por aves y otras especies terrestres que encuentran una alimentación abundante en zonas intermareales o someras. La extracción más importante de los sedimentos la realizan sin embargo los peces bentopelágicos, que obtienen una gran proporción de su alimento en los mismos. Las posibilidades pesqueras están fundamentadas en las posibilidades de conseguir alimento del sedimento por los peces (en definitiva, de la producción primaria planctónica); su conocimiento de forma directa (producción) o los efectos que producen las artes de pesca de arrastre en el ecosistema, son necesarios como apoyo para una planificación pesquera razonada.

El conjunto del bentos de sedimento, el conocimiento de su estructura y función en diferentes condiciones, las interrelaciones con los factores ambientales, su respuesta a la explotación, el flujo energético en su interior y con los sistemas colindantes, da una visión de la problemática ecológica que presentan, y muestra sugestivas posibilidades de estudio que merecen ser emprendidas, destacadas y sustentadas por los centros científicos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, K.R. 1951.- The Horokiwi stream. A study of a trout population. N.Z. Mar. Dep. Fish. Bull., 10: 238.
- ANADON, R. 1977.- Estudio ecológico de la playa de La Hoz, Ría de Vigo, España, durante los años 1973-75. Tesis doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- ANADON, R. en prensa. Estudio ecológico de la macrofauna del estuario de La Foz (NW de España): I. Composición, estructura, variación estacional y producción de las comunidades. Inv. Pesq.
- BAGGERMAN, B. 1953.- Spatfall and transport of Cardium edule L. Arch. Neerl. Zool., 10 (3): 315-342.
- BEUKEMA, J.J. 1974.- Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 10 (2): 236-261.
- BLISS, C.I. & R.A. FISCHER. 1953.- Fitting the negative-binomial distribution to biological data. Biometrics, 9 (2): 176-196.
- BOESCH, D.F. 1972.- Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia area. Chesapeake Sci., 13 (3): 206-211.
- BOUDOURESQUE, C.F. 1974.- Aire mínima et peuplements algaux marins. Bull. Soc. Phycol.Fr., 19: 141-157.
- BRAY, J. & J.T. CURTIS. 1957.- An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr., 27 (4): 325-349.
- BUCHANAN, J.B. & R.M. WARWICK. 1974.- An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. J. mar. biol. Ass. UK., 54: 197-222.
- CADÉE, G.C. & J. HEGENAN. 1977.- Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 11 (1): 24-41.

del planctón se hace mucho más acusada en los sedimentos de mayor profundidad, donde constituyen el más importante, si no el único recurso alimentario."

La utilización de la flora y la fauna de sedimentos es amplia, y en muchos casos el hombre la explota directamente. En general, se puede decir que los sistemas sedimentarios son explotados o utilizados directamente por el hombre en áreas de escasa profundidad, en algunos casos de forma intensiva (marisqueo). Esta utilización no está controlada con conocimiento de la dinámica del sistema; los desequilibrios y errores en su explotación son explicables por no poseer la información necesaria para estructurar la misma.

Otro sistema explotador está constituido por aves y otras especies terrestres que encuentran una alimentación abundante en zonas intermareales o someras. La extracción más importante de los sedimentos la realizan sin embargo los peces bentopelágicos, que obtienen una gran proporción de su alimento en los mismos. Las posibilidades pesqueras están fundamentadas en las posibilidades de conseguir alimento del sedimento por los peces (en definitiva, de la producción primaria planctónica); su conocimiento de forma directa (producción) o los efectos que producen las artes de pesca de arrastre en el ecosistema, son necesarios como apoyo para una planificación pesquera razonada.

El conjunto del bentos de sedimento, el conocimiento de su estructura y función en diferentes condiciones, las interrelaciones con los factores ambientales, su respuesta a la explotación, el flujo energético en su interior y con los sistemas colindantes, da una visión de la problemática ecológica que presentan, y muestra sugestivas posibilidades de estudio que merecen ser emprendidas, destacadas y sustentadas por los centros científicos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, K.R. 1951.- The Horokiwi stream. A study of a trout population. N.Z. Mar. Dep. Fish. Bull., 10: 238.
- ANADON, R. 1977.- Estudio ecológico de la playa de La Hoz, Ria de Vigo, España, durante los años 1973-75. tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- ANADON, R. en prensa. Estudio ecológico de la macrofauna del estuario de La Foz (NW de España): I. Composición, estructura, variación estacional y producción de las comunidades. Inv. Pesq.
- BAGGERMAN, B. 1953.- Spatfall and transport of Cardium edule. L. Arch. Neerl. Zool., 10 (3): 315-342.
- BEUKENA, J.J. 1974.- Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 10 (2): 236-261.
- BLISS, C.I. & R.A. FISCHER. 1953.- Fitting the negative-binomial distribution to biological data. Biometrics, 9 (2): 176-196.
- BOESCH, D.F. 1972.- Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia area. Chesapeake Sci., 13 (3): 206-211.
- BOUDOURESQUE, C.F. 1974.- Aire mínima et peuplements algaux marins. Bull. Soc. Phycol.Fr., 19: 141-157.
- BRAY, J. & J.T. CURTIS. 1957.- An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr., 27 (4): 325-349.
- BUCHANAN, J.B. & R.M. WARWICK. 1974.- An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. J. mar. biol. Ass. UK., 54: 197-222.
- CADÉE, G.C. & J. HEGENAN. 1977.- Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 11 (1): 24-41.

- CHASSE, C. 1968.- Distribution qualitative et quantitative des peuplements littoraux des sédiments meubles au long d'un gradient édaphique synthétique quantifié l'instabilité. III Europ. Mar. Biol. Symp. Arcachon. Vie Milieu, supp. 22 657-675.
- COULL, B.C. 1968.- Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform. Ph. D. dissertation, Lehigh Univ. (USA).
- FENCHEL, T. 1969.- The ecology of marine microbenthos: IV. Structure and function of the benthic ecosystems, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. Ophelia, 6: 1-188.
- FENCHEL, T. & B.S. STRAARUP. 1971.- Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. Oikos, 22: 172-182.
- GAGE, J. & P.B. TENT. 1973.- The use of lognormal statistics to describe the benthos of Loch Etive and Creran. J. Anim. Ecol., 42: 373-382.
- GRONTVED, J. 1960.- On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish Fjords. Medd. Danm. Fisk. Havunders. (ny Ser.), 3: 55-92.
- GUILLE, A. & J. SOYER. 1974.- Bionomie benthique du plateau continental de la cote catalane française: 8. Macrofaune et méiofaune, rapports quantitatifs et biocénétiques. Vie Milieu, 24 (2B): 301-320.
- HANDCOCK, D.A. 1973.- The relation between stock and recruitment in exploited invertebrates. R-PV CIEM, 164: 113-131.
- HARRIS, R.P. 1972.- Horizontal and vertical distribution of the intertidal Harpacticoid copepods of a sandy beach. J. mar. biol. Ass. UK., 52: 375-387.
- HEIP, C. 1976.- The spatial pattern of Cyprideis torosa (Jones 1850) (Crustacea Ostracoda). J. mar. biol. Ass. UK., 56: 179-189.

- HEPP, G. & P. ENGELS. 1977.- Spatial segregation in copepod species from a brackish water habitat. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 26 (1): 77-96.
- HULINGS, N.C. & J.S. GRAY. 1976.- Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. Mar. Biol., 34: 77-83.
- LESLIE, P.H. 1945.- On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 33: 183-212.
- LIE, U. 1968.- A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound, Washington, USA, 1963-64. Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders., 14 (5): 229-556.
- LUCHINI, L. 1971 (72).- Etude qualitative et quantitative d'une population de Diatomées du microphytobenthos épilithé (anse des Cuivres, Marseille). Téthys, 3 (3): 459-505.
- MARGALEF, R. 1957.- La teoría de la información en ecología. Mem. R. Acad. Cienc. y Artes Barcelona, 32 (13): 373-449.
- MARGALEF, R. 1968.- Perspectives in Ecological Theory. Univ. Chicago Press, Chicago-London. 111 Pags.
- MARGALEF, R. 1974.- Ecología. Omega, Barcelona. 951 pags.
- MCCAIVE, I.N. 1976.- The benthic Boundary Layer. Plenum Press, New York.
- MCINTYRE, A.D., A.L.S. MUNRO & J.H. STEELE. 1970.- Energy flow in a sand ecosystem. In: Marine Food Chains. Oliver & Boyd, Edimburgh. Pgs. 19-31.
- MENZIES, R.J., R.Y. GEORGE & G.T. ROWE. 1973.- Abyssal environment and ecology of the world oceans. John Wiley & Sons, New York. 488 pags.
- MOUL, E.T. & MASON. 1957.- Study of diatom populations on sand and mud flats in the Woods Hole area. Biol. Bull., 113 351.
- NIELL, F.X. 1974.- Les applications de l'indice de Shannon à l'étude de la végétation intertidale. Bull. Soc. Phycol. Fr., 19: 238-254.

- PAMATMAT, M.M. 1968.- Ecology and metabolism of the benthic community on an antertidal sand flat. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 53 (2): 211-298.
- PERÈS, J.M. 1967.- Les bioceenoses dans le système phytal. Rec. Trav. St. Mar. End., 42 (58): 1-113.
- PERÈS, J.M. & J. PICARD. 1964.- Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Rec. Trav. St. Mar. End., 31 (47): 5-137.
- PLATT, H. & R.M. WARWICK, en prensa. The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem. Com. Symp. "The shore environment: Methods and ecosystems". Portsmouth, 1979.
- POLDERMAN, P.J.G. 1975.- The algal communities of the northern part of the salt marsh "De Mok" on Texel (The Netherlands). Acta Bot. Neerl., 24 (5/6): 361-278.
- REYS, J.-P. 1971-72.- Analyses statistiques de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. Téthys, 3 (2): 381-403.
- SANDERS, H.L. 1956.- Oceanography of Long Island Sound, 1952-54; X. The biology of marine bottom communities. Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15: 345-414.
- SANDERS, H.L. 1968.- Marine benthic diversity: A comparative study. Amer. Nat., 102 (925): 243-282.
- SANDERS, H.L. 1969.- Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. Brookhaven Symp. Biol., 22: 71-80.
- SCHEIBEL, W. & W. NOODT. 1975.- Population densities and characteristics of meiobenthos in different substrates in the Kiel Bay. Merent. Jukl./Havsforsksinst., 239: 173-178.
- SMIDT, E.L.B. 1951.- Animal production in the Danish Wadden sea. Medd. Komn. Danm. Fisk. Havunder. Fisk., 11 (6): 1-151.
- SOYER, J. 1971.- Bionomie benthique du plateau continental de la cote catalane française: V. Densités et biomasses du meiobenthos. Vie Milieu, 22 (2B): 251-291.

- THORSON, G. 1957.- Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: Treatise on Marine Ecology and Paleocology. Mem. Geol. Soc. America., 67 (1): 461-534.
- VAN WIJK, R.J. & P.J.G. POLDERMAN. 1977.- A permanent quadrat study of salt marsh algal vegetation by means of mapping. Hydrobiol. Bull., 11 (2): 351-372.
- WARWICK, R.M., C.L. GEORGE & J.R. DAVIES. 1978.- Annual macrofauna production in a Venus community. Estuarine Coastal Mar. Sci., 7: 215-241.
- WARWICK, R.M. & R. PRICE. 1975.- Macrofauna production in an estuarine mud-flat. J. mar. biol. Ass. UK, 55: 1-18.
- WESTLAKE, D.F. 1969.- Primary production rates from changes in biomass (Macrophytes). In: Primary productivity in aquatic environments. Blackwell. IPB Handbook 12: 103-107.
- WHITTAKER, R.H., 1967.- Gradient analysis of vegetation. Bot. Rev., 49: 207-264.
- WIESER, W. 1960.- Benthic studies in Buzzards Bay: II. The meiofauna. Limnol. Oceanog., 5: 121-137.
- WOLF, W.J. & L. de WOLF. 1977.- Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands. Estuarine Coastal Mar. Sci., 5: 1-24.

Número de individuos y valor de k (BlISS & FISHER, 1953) para el número de individuos y la biomasa de las especies más abundantes encontradas en 20 cuadrados adyacentes de 400 cm² en el estuario de La Foz (España). Se añaden dos muestreos de 64 y 72 cuadrados de 400 cm² realizados para Arenicola marina.

Especie	Nº indiv.	Número	k	Biomasa
MOLUSCOS				
<u>Loripes lacteus</u>	53	5.971	1.668	
<u>Cardium edule</u>	70	0.847	0.331	
<u>Venerupis pullastra</u>	28	5.768	1.177	
<u>Venerupis decussata</u>	20	9.960	1.449	
<u>Pellina tenuis</u>	352	11.847	2.816	
OLIGUETOS				
<u>Alpheidius hombergi</u>	63	10.872	0.563	
<u>Lycera convoluta</u>	11	1.252	0.669	
<u>Alipatra neapolitana</u>	20	500.750	0.819	
<u>Pygospio elegans</u>	25	2.449	0.973	
<u>Arenicola marina</u>	4	0.155	0.158	
64 cuadrados	25	0.361	-----	
72 cuadrados	72	1.475	-----	
NUMERO TOTAL	816	22.234	-----	
BIOMASA TOTAL		-----	2.766	

TABLA II

Valores de biomasa media (g m⁻²), producción (g m⁻² año⁻¹) e Índice P:B obtenidos por diferentes autores en estudios de macrofauna de sedimentos. (), valores medios de todo el estudio. +, valores calculados por el autor.

Localidad	Autor	Profundidad	Biomasa	Producción	P:B
Long Island Sound (USA)	Sanders, 1956	6-31 m	3.93-27.57	8.0-64.5	2.17-3.10
Northumberland (G.B)	Buchanan & Warwick, 1974	80 m	3.98	1.7	0.42 +
Estuario del Tamar (GB)	Warwick & Price, 1975	mareal	13.24	13.31	1.00 +
Bahía de Camarthen (GB)	Warwick, George & Davies, 1978	17 m	45.79	25.81	0.56
Estuario de Grevelingen (Holanda)	Wolf & Wolf, 1977	mareal	12.20-37.5	0.1-119.9	0.72-8.65
Playa de La Foz (España)	Anadón, 1977	mareal	2.72-37.42	16.8-118.3	1.57-5.24
			(27.27)	(54.24)	(2.64)

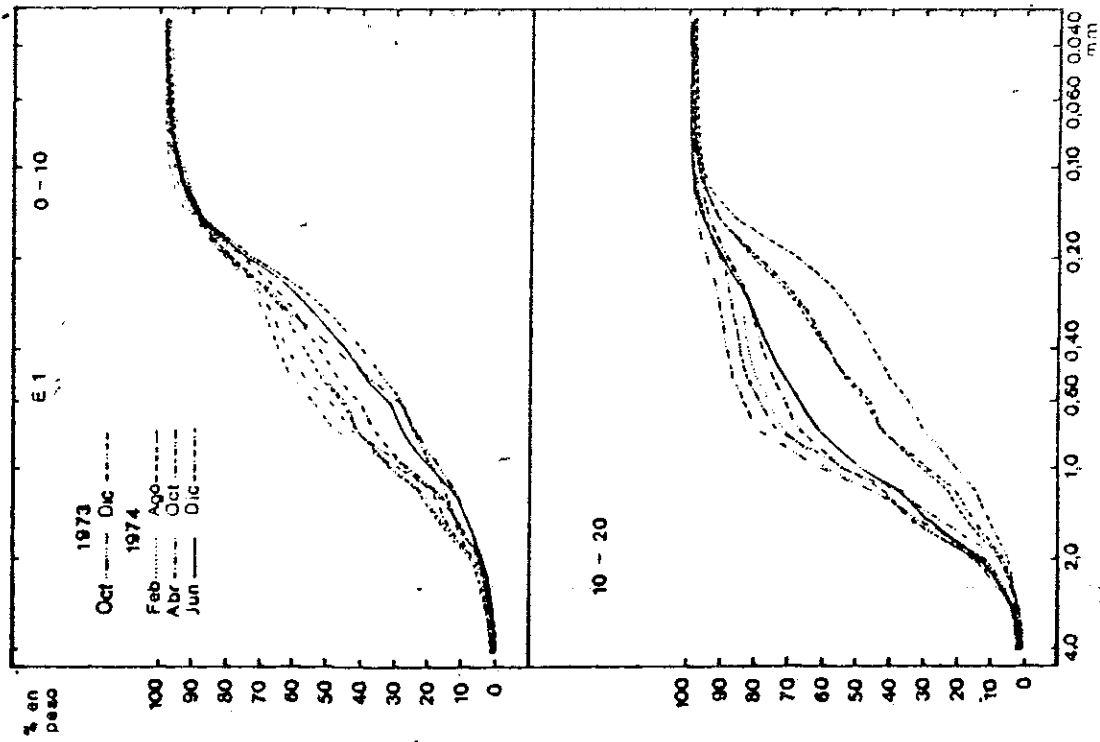


Fig. 1.- Curvas granulométricas acumulativas para dos fundeadures en una estación del estuario de La Foz (NW de España).

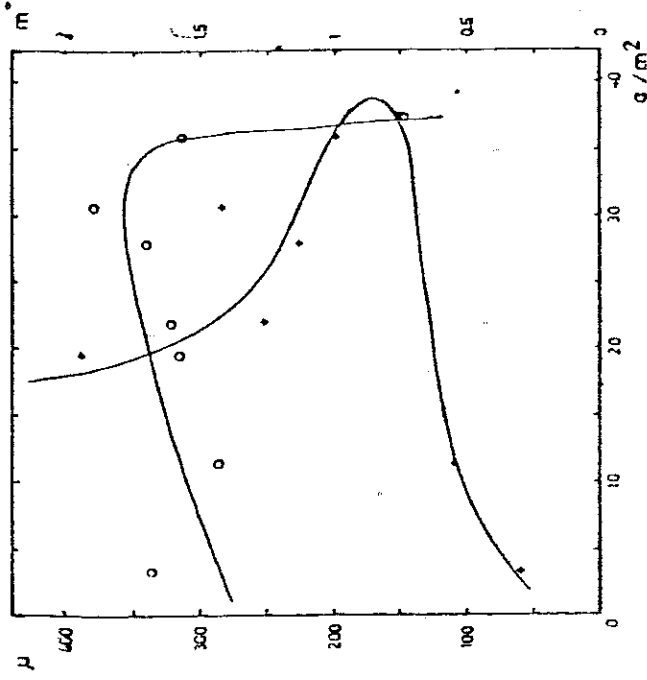


Fig. 2.- Relación entre el tamaño medio del grano (+) y la altura de marea (o) con la biomasa media en ocho estaciones de una playa de la Ría de Vigo (NW de España).

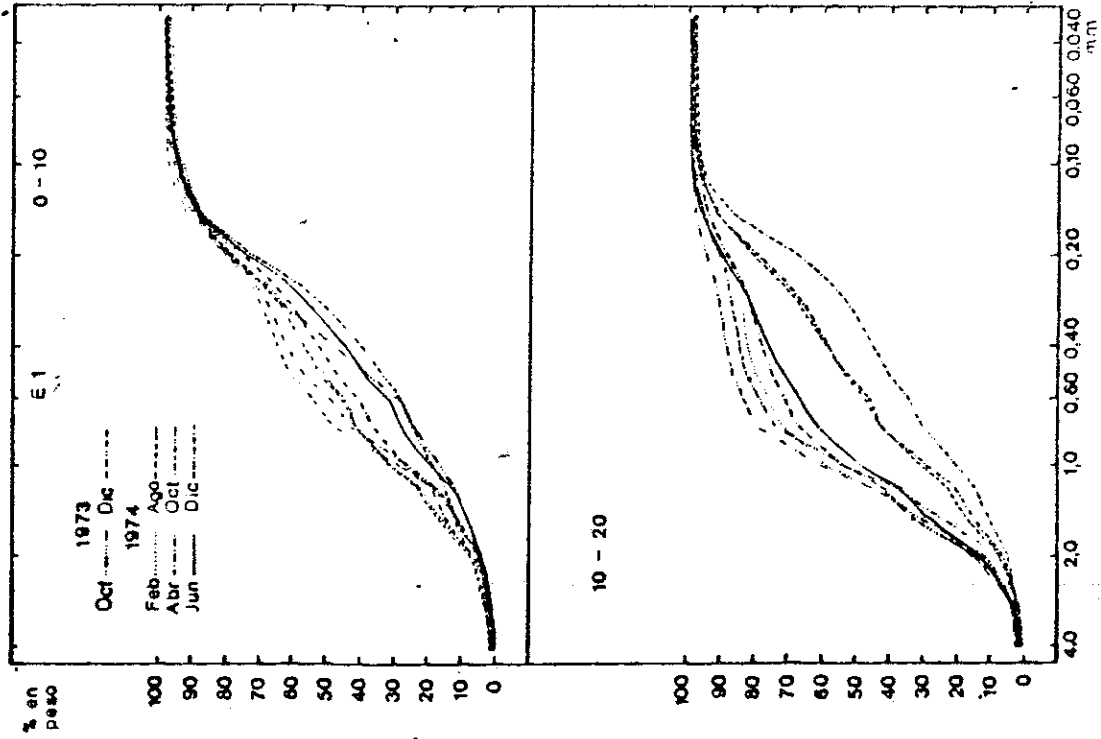


Fig. 1.- Curvas granulométricas acumulativas para dos profundidades en una estación del estuario de La Foz (NW de España).

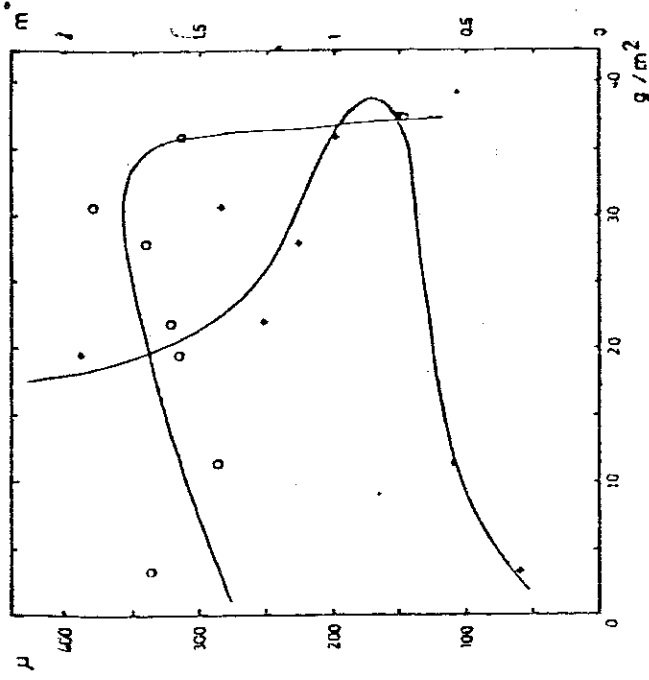


Fig. 2.- Relación entre el tamaño medio del grano (+) y la altura de marea (o) con la biomasa media en ocho estaciones de una playa de la Ría de Vigo (NW de España).

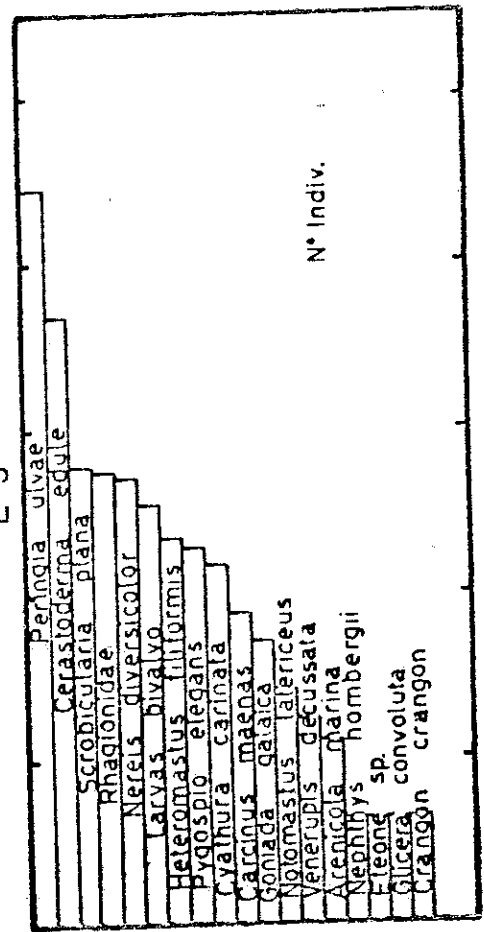
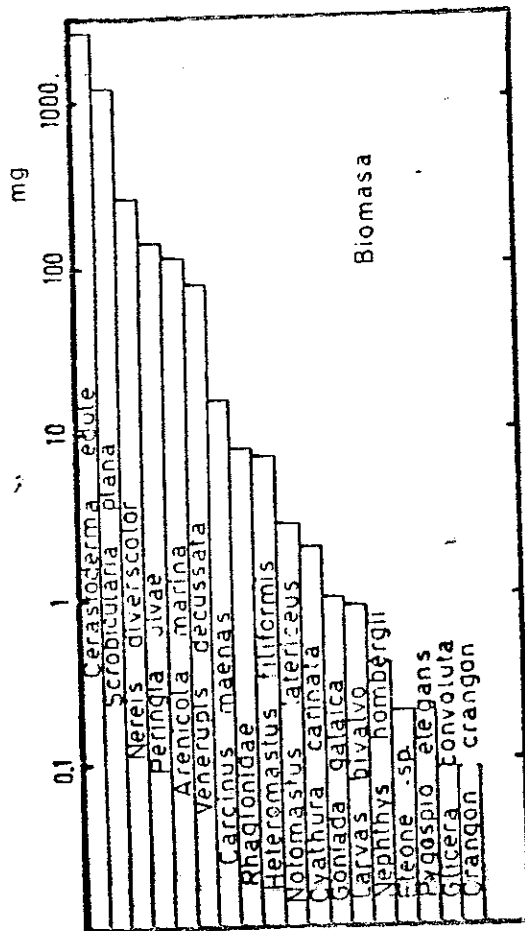
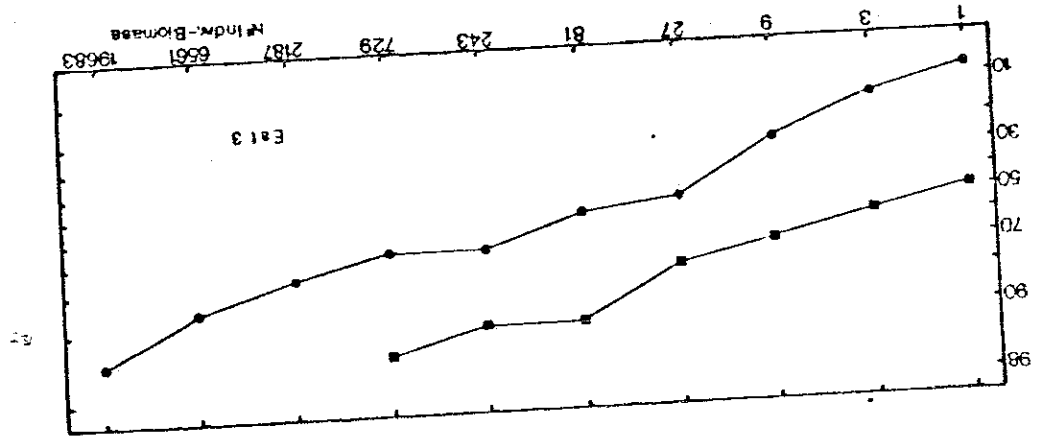


Fig. 3.- Densidad y biomasa media de las especies encontradas a lo largo de dos años en una estación del estuario de La Foz (NW de España).

Fig. 4.- Distribución de los porcentajes acumulativos en clases x3 del número (■) y la biomasa (●) de las especies de una estación del estuario de La Foz. (NW de España).



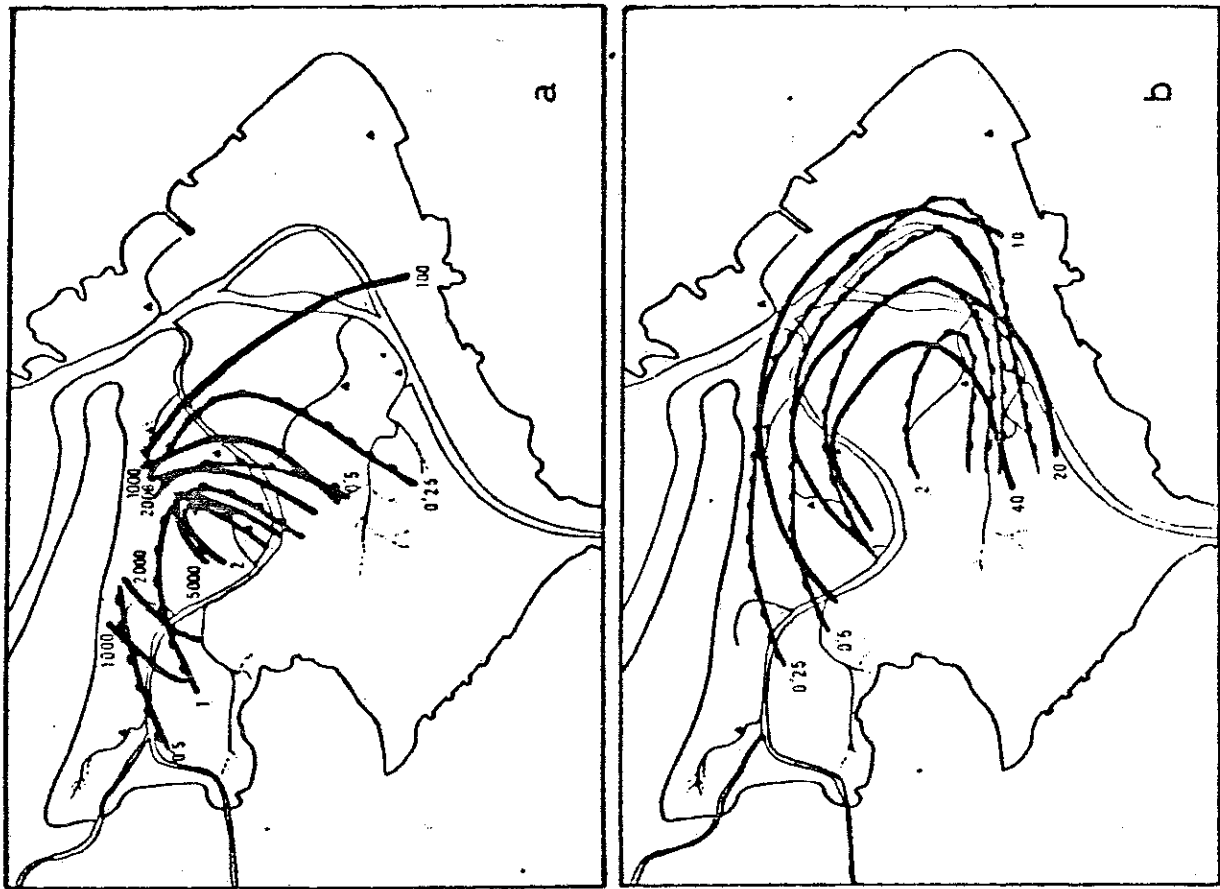


Fig. 6.- Densidad (nº de individuos, —) y biomasa (mg, ---) medias de *Perigrina ulvae* (a) y *Cardium edule* (b) en el estuario de La Foz (NW de España).

1504	0720	1230	0761	1289
1029	0642	1933	1305	1629
0799	1513	1576	1546	0789
1298	1669	1207	1733	1666
1717	1721	0709	1292	0790
1814	0424	1818	2108	1488
1381	0878	1882	1788	1888
1233	0853	0894	1887	2318
0788	0334	1078	1489	2102

Fig. 5.- Valores de la diversidad e índice de heterogeneidad en varios muestreos contiguos en dos estuarios del estuario de La Foz. (NW de España).
 — : $0.5 < D < 0.2$; — : $0.2 < D < 0.5$; — : $0.1 < D < 0.2$;
 — : $0.05 < D < 0.1$.

11 11 11

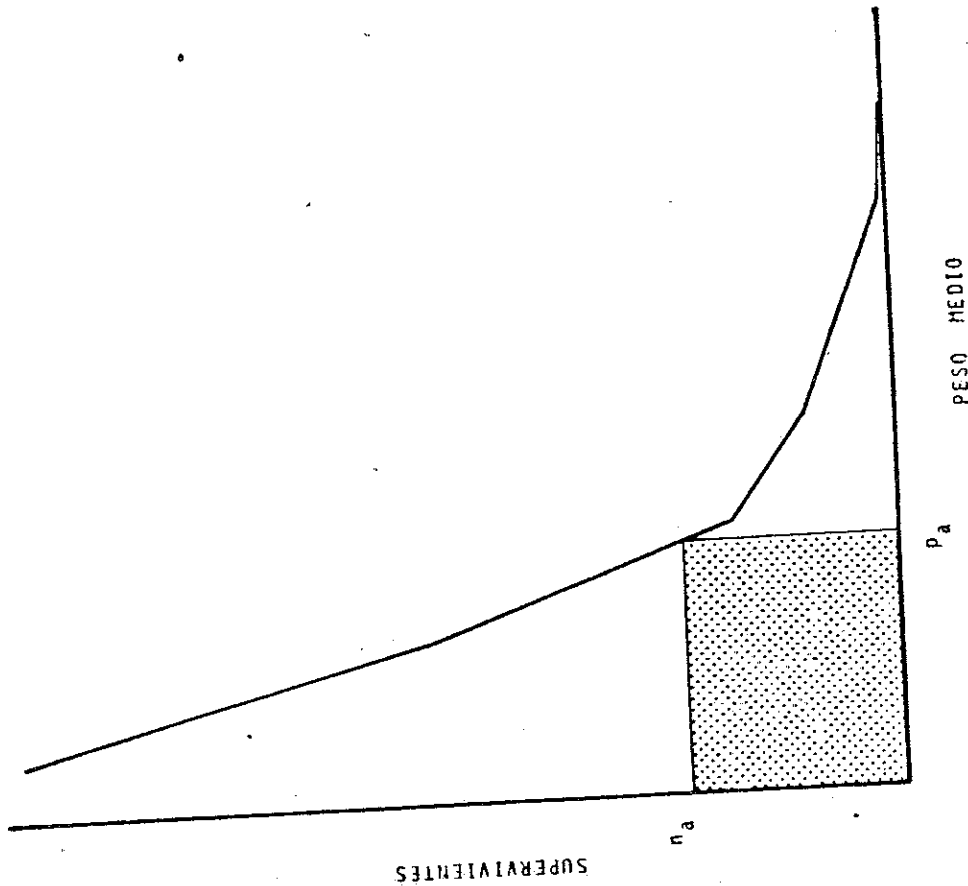


Fig. 8.- Representación esquemática de un diagrama de Allen (supervivencia en función del peso medio de los individuos de una cohorte). El rectángulo señala la biomasa de la cohorte en un momento determinado.

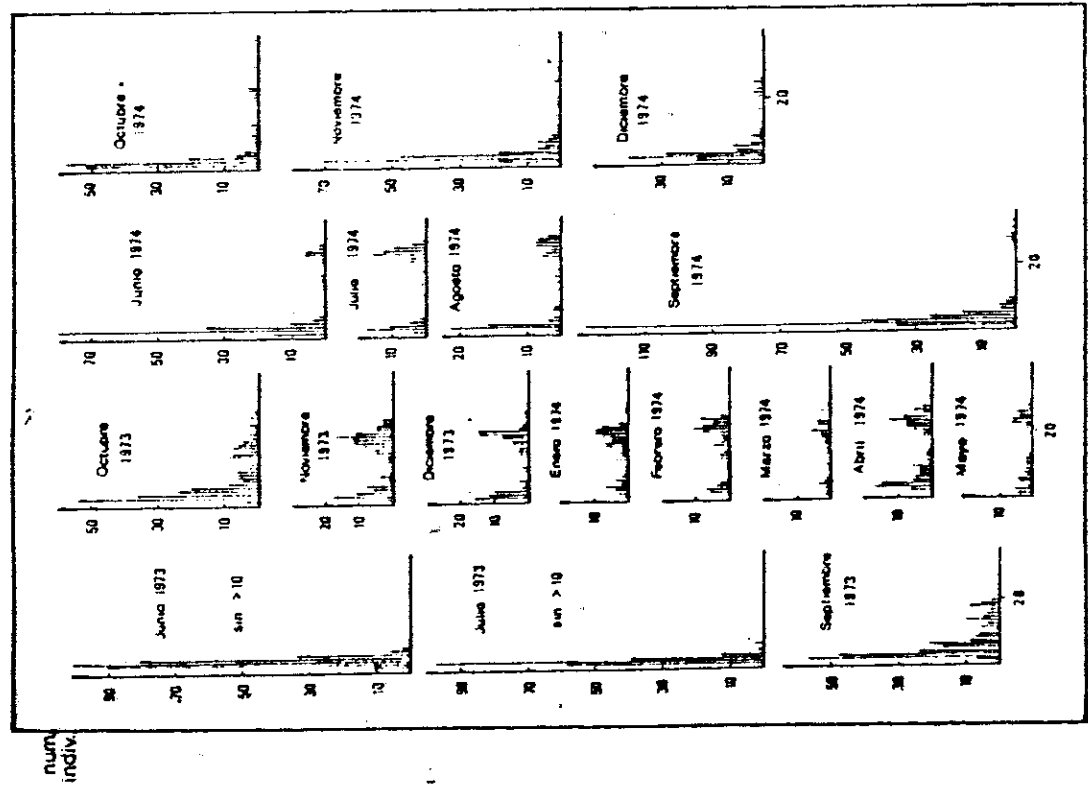


Fig. 7.- Distribución de las tallas de Cardium edule L. desde junio de 1973 a diciembre de 1974 en el estuario de La Foz (NW de España).

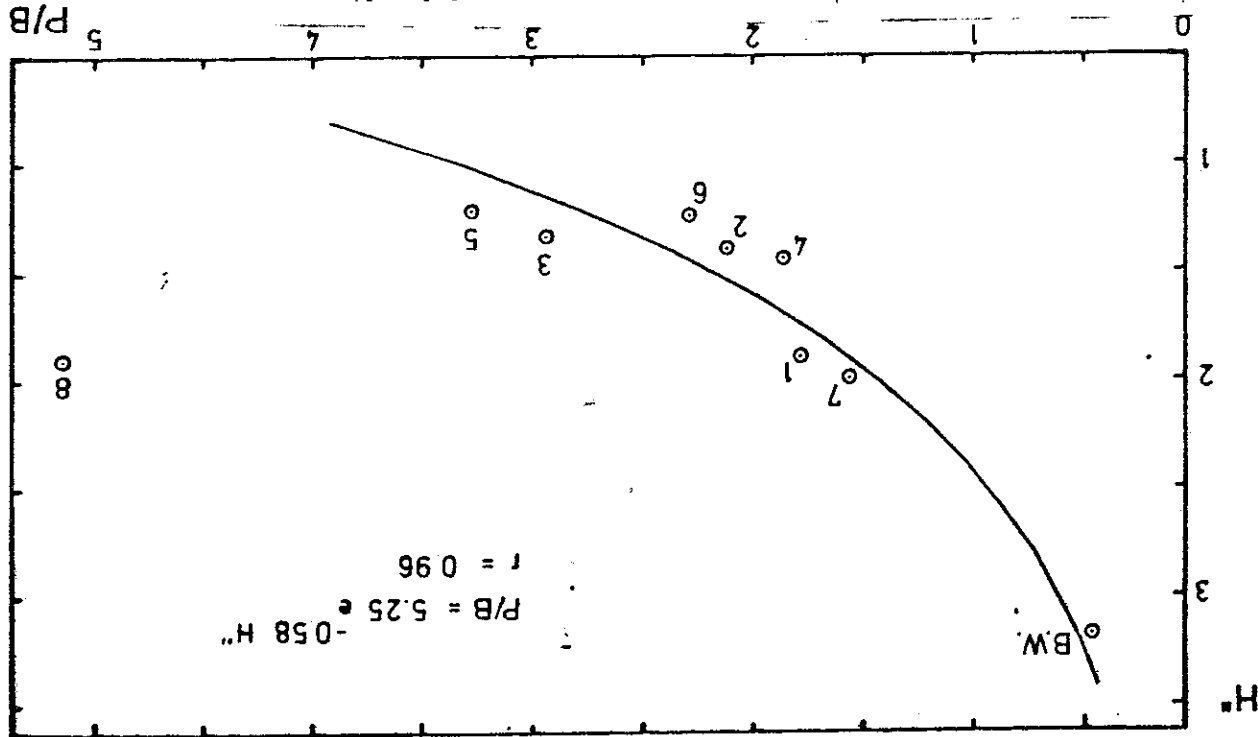


Fig. 9.- Relación entre el P/B y la diversidad media en ocho estaciones intermareales del estuario de La Foz y una estación profunda del mar del Norte (BUCHANAN & WARWICK, 1974):

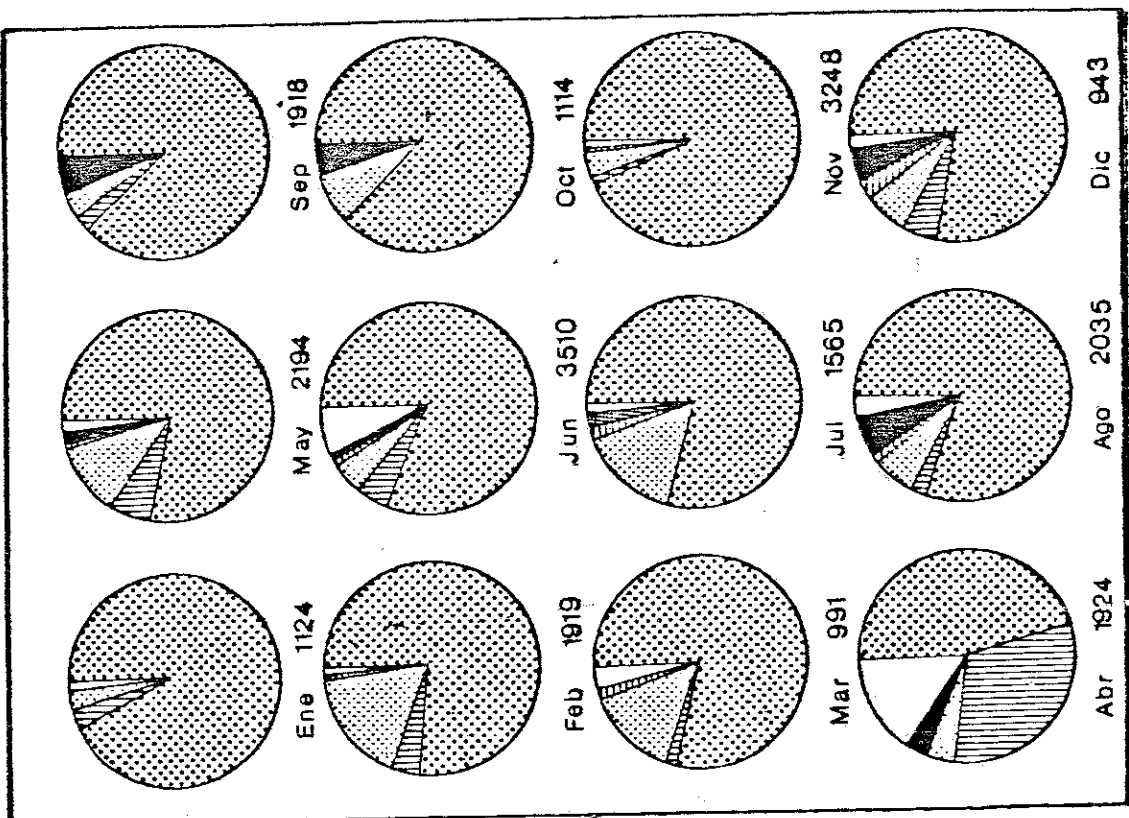


Fig. 10.- Variación de la composición porcentual de la mejor fauna y valores totales de ésta en número de individuos en una playa de la Ría de Viljo (NW de España). Nemátodos; Harpacticoides; Foraminíferos; Isotrácodos; Acaros; Otros grupos.

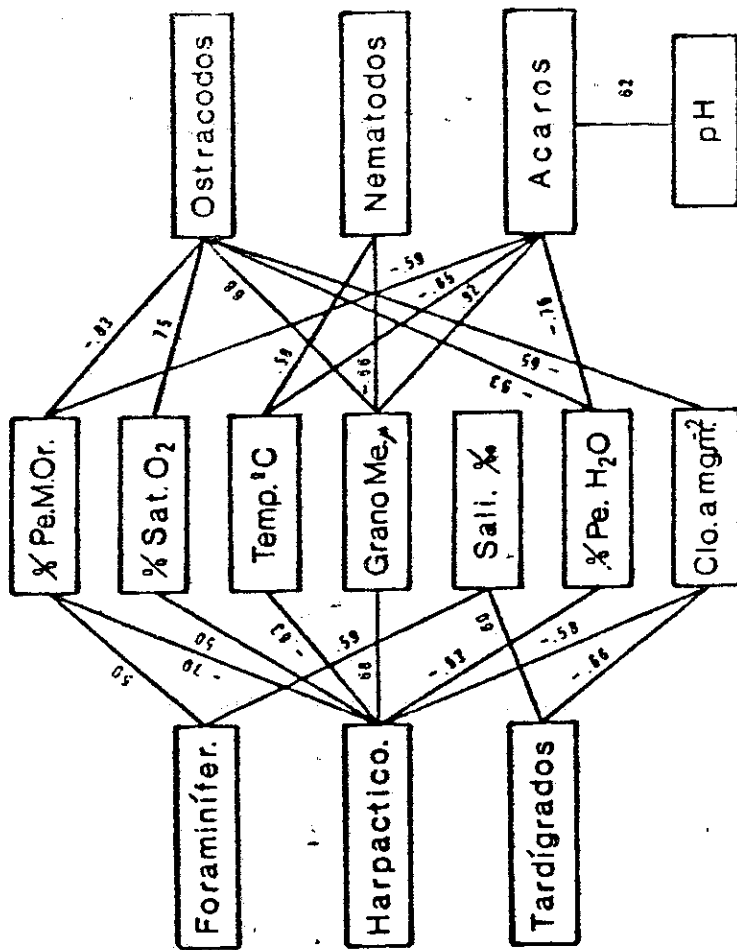


Fig. 11.- Diagrama esquemático de las relaciones entre los distintos grupos de la meiofauna con diferentes factores ambientales en una playa de la Ría de Vigo (NW de España). Los números indican los valores de correlación; significación superior al 90%.

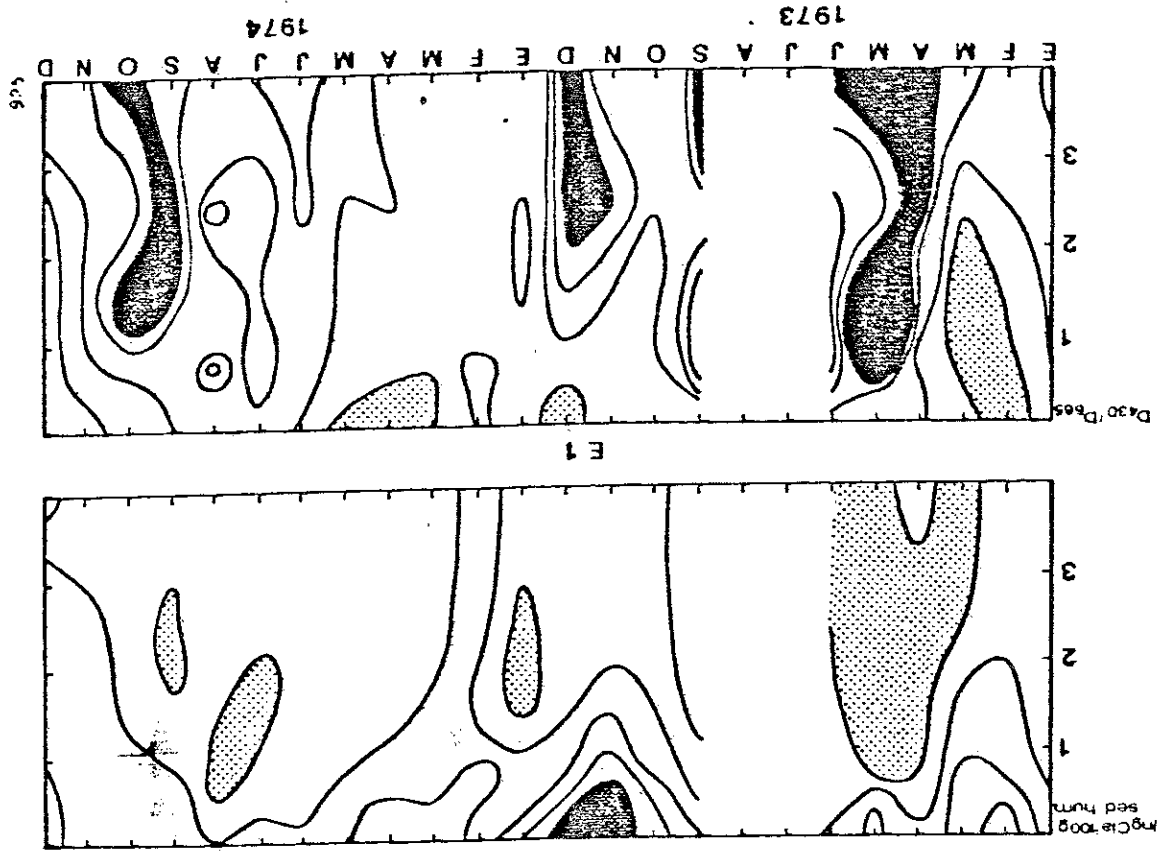


Fig. 12.- Distribución de los valores de clorofila *a* y del índice pigmentario D₄₃₀/D₄₆₅ en el tiempo y en profundidad (cm) en una estación del estuario de La Puz (NW de España). Clorofila *a* [] < 0,5; 0,5-1,0; 1,0-1,5; 1,5-2,0; 2,0 < . Índice pigmentario: [] < 2,6; 2,6-3,0; 3,0-3,5; 3,5-4,0; 4,0 < .

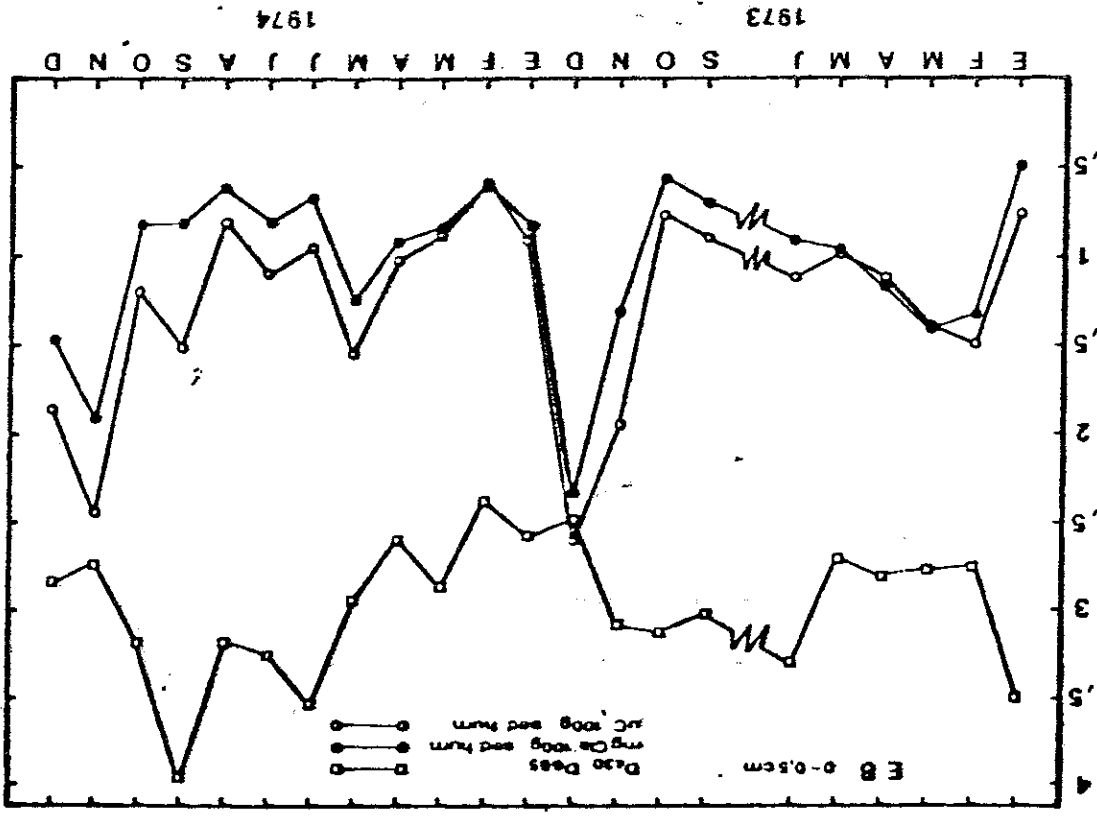


Fig. 13.- Valores mensuales de clorofila a, carotenos y índice pigmentario D₄₃₀/D₆₀₅ en la capa superficial del sedimento (0-0,5 cm) en una estación del estuario de La Foz (NW de España).

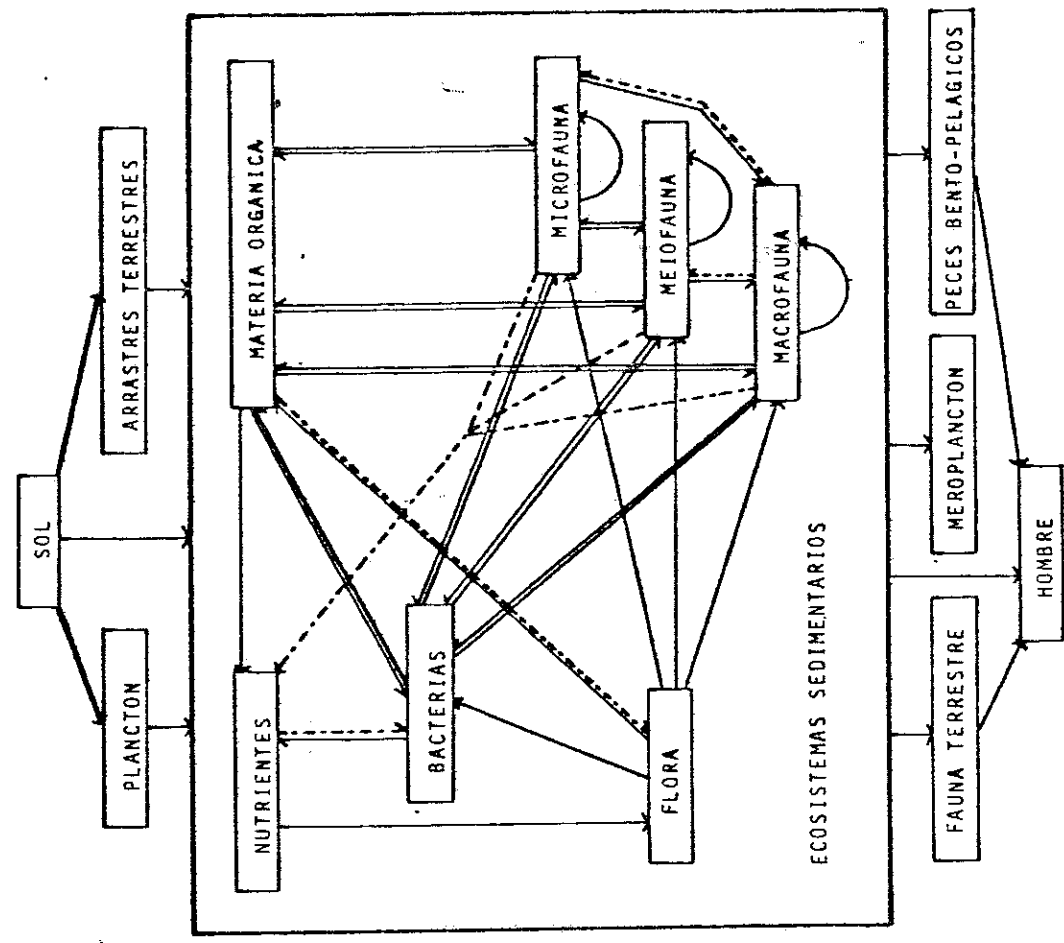


Fig. 14.- Diagrama esquemático de los ciclos de materia en el bentos de sedimento.