

**INFLUENCIA DE LA DENSIDAD DE *Caulerpa prolifera* (CHLOROPHYTA)  
SOBRE LA COMPOSICIÓN DE LA MACROFAUNA EN UNA PRADERA EN  
LA BAHÍA DE ALGECIRAS (SUR DE ESPAÑA)**

**INFLUENCE OF THE DENSITY OF *Caulerpa prolifera* (CHLOROPHYTA)  
ON THE COMPOSITION OF THE MACROFAUNA IN A MEADOW IN  
ALGECIRAS BAY (SOUTHERN SPAIN)**

J.E. Sánchez-Moyano\*  
E.M. García-Adiego  
F.J. Estacio  
J.C. García-Gómez

Laboratorio de Biología Marina  
Departamento de Fisiología y Biología Animal  
Facultad de Biología, Universidad de Sevilla  
Apartado 1095  
41080 Sevilla, España  
\* E-mail: smoyano@cica.es

*Recibido en septiembre de 1999; aceptado en octubre de 2000*

**RESUMEN**

Las fluctuaciones de biomasa y cobertura de *Caulerpa prolifera* (Chlorophyta) se utilizaron para estimar la influencia de la presencia del alga sobre la composición de la comunidad animal asociada, en una pequeña escala espacial. Por medio de análisis de ordenación, basados en la abundancia de las distintas especies, se han obtenido agrupaciones de estaciones relacionadas con la diferente densidad de alga. Fundamentalmente, se han diferenciado aquellos puntos con mayor biomasa algal (estaciones 1, 2 y 8) y el resto de las estaciones de muestreo (biomasa media o baja). De acuerdo con los resultados del análisis de correspondencias canónicas, la biomasa total de alga, la cobertura y el porcentaje de materia orgánica del sedimento son los factores que explican las diferencias en la composición de las comunidades de macrobentos. Se discuten las respuestas de diversas especies a la distribución espacial del alga. En definitiva, las discontinuidades de *Caulerpa* propician un alto grado de heterogeneidad en un sistema tan reducido espacialmente como éste, lo que pone de manifiesto la importancia de estos enclaves para el mantenimiento de la biodiversidad en el sistema litoral.

*Palabras clave:* *Caulerpa*, comunidades de macrobentos, densidad algal, sur de España.

**ABSTRACT**

The coverage and biomass fluctuations of *Caulerpa prolifera* (Chlorophyta) were used to assess the influence of the alga on the composition of its associated animal community, on a small spatial scale.

By means of ordination analysis, based on species abundance, a series of groups, related to the different algal density recorded, were obtained: those stations with highest algal biomass (stations 1, 2 and 8) and the remaining stations (medium and low biomass). According to a canonical correspondence analysis, total algal biomass, coverage and percentage of organic matter explained the differences in the composition of the macrobenthic communities. The response of some species to the spatial distribution of the alga are also discussed. In conclusion, the patchiness of *Caulerpa* beds cause a high degree of heterogeneity in a spatially reduced system, suggesting the importance of these sites for the biodiversity in coastal ecosystems.

*Key words:* *Caulerpa*, macrobenthic communities, algal densities, southern Spain

## INTRODUCCIÓN

La presencia de vegetación determina una mayor riqueza específica y mayor densidad animal que los sustratos adyacentes sin cobertura (e.g., Heck y Orth, 1980; Irlandi, 1994; Heck *et al.*, 1995). Según Lewis (1984), los factores que condicionan esta riqueza se pueden resumir en los siguientes: mayor número de microhábitats o complejidad estructural, gran cantidad de recursos alimenticios, protección frente a los depredadores, deposición y estabilización del sedimento y la materia orgánica, y reducción de las fuerzas hidrodinámicas y de la erosión. Los distintos autores han enfatizado la influencia de cada uno de estos factores como causa principal de la importancia de estos sistemas, si bien la mayoría coincide en señalar a la complejidad del hábitat como el más relevante, aunque con diversas interpretaciones (e.g., Heck y Orth, 1980; Hall y Bell, 1988; Hacker y Steneck, 1990).

*Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophyta) suele formar densas praderas sobre fondos blandos desde 1 m hasta 20 m de profundidad. Está constituida por una serie de estolones que forman una red inextricable, del que parten hacia el sustrato unos finos rizoides y hacia arriba unos frondes erguidos y aplanados. El ciclo biológico del alga es intermedio entre las algas anuales y las perennes. La

## INTRODUCTION

The presence of vegetation is determinant for a greater species richness and greater animal density, relative to adjacent substrates without vegetation coverage (e.g., Heck and Orth, 1980; Irlandi, 1994; Heck *et al.*, 1995). According to Lewis (1984), factors conditioning this richness may be synthesized in the following: greater number of microhabitats or structural complexity, many food resources, protection against predators, deposition and stabilization of sediments and organic matter, and a decrease in hydrodynamic stress and erosion. Different authors have emphasized the influence of each one of these factors as the main cause of the importance of these systems; however, most of them agree that the complexity of the habitat is the most relevant, although with different interpretations (e.g., Heck and Orth, 1980; Hall and Bell, 1988; Hacker and Steneck, 1990).

*Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophyta) usually forms dense meadows over soft bottoms from 1 to 20 m in depth. It is composed of a series of stolons that form an inextricable net, from which fine rhizoids emerge towards the substrate, and erect and flat fronds arise. The biological cycle of this alga is intermediate between annual and perennial algae. The meadow is permanent (the disappearance of the old thallus and the appearance

pradera siempre permanece (la desaparición del talo antiguo y la aparición del nuevo es más o menos progresiva), pero ninguna parte del alga vive más de un año.

La pradera existente en la Bahía de Algeciras (sur de España) constituye uno de los pocos reductos de la antigua pradera de fanerógamas marinas que cubría gran parte de sus fondos en las primeras décadas del siglo (De Buen, 1924). Las formaciones de *C. prolifera*, pese a no constituir un sistema tan rico y estructurado como las praderas de fanerógamas, permiten el establecimiento de importantes poblaciones animales, especialmente en ambientes empobrecidos, de escasa renovación de agua y con considerables aportes de materia orgánica (e.g., las áreas portuarias). Su particular ciclo biológico y su desigual grado de cobertura permiten estudiar con relativa facilidad la posible influencia de la presencia de alga sobre la composición de la comunidad animal asociada en una pequeña escala espacial.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La pradera de *C. prolifera* se localiza en el saco interno de la Bahía de Algeciras, protegida por el espigón de San Felipe (La Línea) (fig. 1). La zona de estudio presenta escasa renovación de agua, bajo hidrodinamismo, es utilizada como embarcadero y soporta varios pequeños efluentes urbanos. La pradera abarca una superficie de unos 0.06 km<sup>2</sup>, extendiéndose entre los 5 y 2 m de profundidad.

Se establecieron tres transectos paralelos de 200 m de longitud y con una separación de aproximadamente 100 m entre sí, orientados hacia el este. Estos transectos abarcaron la práctica totalidad de la pradera (fig. 1), con un total de 10 estaciones, seleccionadas según su situación y la densidad de planta observada.

La evolución del ciclo vegetativo de *C. prolifera* es muy dependiente de la temperatura

of the new one is more or less progressive), but none of the parts of the alga live for more than one year.

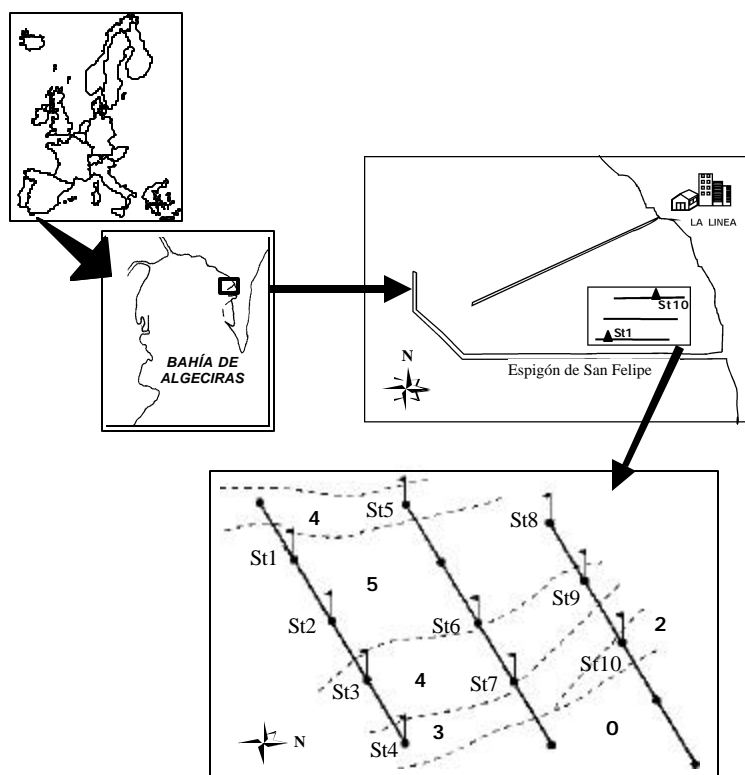
The meadow found in Algeciras Bay (southern Spain) is one of the few remaining parts of the old marine phanerogam meadow that used to cover much of its bottom in the first decades of the century (De Buen, 1924). The *C. prolifera* formations, even though they do not constitute such a rich and structured system as the phanerogam meadow, allow the settlement of important animal populations, especially in impoverished environments, of scarce water exchange and with considerable input of organic matter (e.g., harbors). Its peculiar biological cycle and uneven degree of coverage make it relatively easy to study the possible influence of the alga on the composition of the associated animal community on a small spatial scale.

## MATERIAL AND METHODS

The meadow of *C. prolifera* is located in the internal bight of Algeciras Bay, protected by the San Felipe pier (La Línea) (fig. 1). The study area features scarce water renewal and poor hydrodynamics, is used for landings and receives several small urban effluents. The meadow covers a surface of around 0.06 km<sup>2</sup>, ranging between 5 and 2 m in depth.

Three parallel, 200-m-long transects were established 100 m apart, with an eastward orientation. These transects covered practically the whole meadow (fig. 1) and a total of 10 stations were selected based on their location and the plant density observed.

The evolution of the vegetative cycle of *C. prolifera* is very dependent on the water temperature (Meinesz, 1980); thus, samples were collected in September 1992, when the temperatures are highest and, consequently, the vegetative development of the alga is greatest (Sánchez-Moyano, 1996).



**Figura 1.** Localización de la pradera de *Caulerpa prolifera* en la Bahía de Algeciras y situación de las estaciones de muestreo. Cobertura vegetal a lo largo de la zona de estudio de acuerdo con una escala subjetiva: 0 = sin cobertura, 1 = <5%, 2 = 5–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 = >75%.

**Figure 1.** Location of the *Caulerpa prolifera* meadow in Algeciras Bay and location of the sampling stations. Vegetation coverage along the study area according to a subjective scale: 0 = without coverage, 1 = <5%, 2 = 5–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 = >75%.

del agua (Meinesz, 1980); por ello, el muestreo se realizó durante el mes de septiembre de 1992, coincidiendo con el periodo con temperaturas más elevadas del año y, por tanto, de mayor desarrollo vegetativo del alga (Sánchez-Moyano, 1996).

En cada estación, mediante buceo, se tomaron cinco réplicas con una calicata de 15×15 cm de perímetro, con la cual se alcanzaba el área mínima de muestreo. Cada muestra fue obtenida hasta 5 cm de profundidad en el sedimento. Las réplicas se tamizaron en agua

At each station, five replicates were taken, by diving, with a bore of 15 × 15 cm perimeter, with which the minimum sampling area was covered. Each sample was obtained down to a depth of 5 cm in the sediments. Replicates were sieved in seawater through a 0.5-mm mesh and the different species were then separated, determined and quantified. The animal community selected was the sessile and vagile invertebrate macrofauna.

The algal biomass of each replicate was separately calculated for fronds and stolons.

de mar por una luz de malla de 0.5 mm y, posteriormente, se procedió a la separación, determinación y cuantificación de las distintas especies. El conjunto de la comunidad animal seleccionada ha sido la macrofauna de invertebrados, tanto sésiles como vágiles.

Se calculó la biomasa algal de cada réplica para frondes y estolones por separado. Los estolones se limpiaron previamente para eliminar los restos adheridos a los rizoides. A cada fracción se le calculó el peso seco (tras 24 horas a 70°C). Durante el muestreo se anotó la cobertura vegetal observada a lo largo de los tres transectos según una escala subjetiva de 0 a 5.

El porcentaje de materia orgánica del sedimento se calculó tras calcinación a 500°C durante 5 horas de tres réplicas de 2 g de sedimento seco de cada estación, obteniéndose el peso seco libre de cenizas. La granulometría del sedimento, debido a un predominio de la fracción fina o pelítica, se determinó mediante el método de Boyoucos (Boyoucos, 1934).

#### Tratamientos estadísticos

Con los datos de abundancia (expresados en número de individuos por metro cuadrado) se calculó la riqueza específica, la diversidad (Shannon y Weaver, 1963) y la dominancia cuantitativa. Las diferencias espaciales se probaron mediante el test de Kruskal-Wallis.

Las posibles variaciones espaciales del porcentaje de materia orgánica se verificaron a través de un ANOVA simple (modelo I), tras comprobar normalidad por el test de Kolmogorov-Smirnov y de homogeneidad de varianzas (test de Barlett).

Las relaciones entre parámetros bióticos y abióticos se determinaron mediante el análisis de correlación de Pearson. El nivel de significación utilizado en los distintos test estadísticos fue de 0.05; otros niveles empleados se especifican en cada caso.

Stolons were first cleaned to eliminate any remains attached to the rhizoids. The dry weight of each fraction was estimated (after 24 hours at 70°C). During the sampling, the vegetation coverage observed along the three transects was recorded, according to a subjective scale of 0 to 5.

The percentage of organic matter in the sediments was calculated after calcination of three 2-g replicates of dry sediment from each station at 500°C for 5 hours, obtaining the ash-free dry weight. Due to the dominance of the fine or pelitic fraction, the sediment granulometry was determined with the Boyoucos method (Boyoucos, 1934).

#### Statistical treatments

The species richness, diversity (Shannon and Weaver, 1963) and quantitative dominance were calculated with the abundance data (number of individuals per square meter). The spatial differences were determined by means of the Kruskal-Wallis test.

Possible spatial variations in the percentage of organic matter were verified through a simple ANOVA (model I), after checking normality by the Kolmogorov-Smirnov test and homogeneity of variances (Barlett test).

The relationships between biotic and abiotic parameters were determined by the Pearson analysis of correlation. The significance level used in the different statistical tests was 0.05, specifying, in each case, when other levels were used.

The affinities among the stations were established by a non-metric multidimensional scaling analysis (MDS) (PRIMER program) based on the Bray-Curtis similarity index. Abundance data were transformed according to the fourth root  $\sqrt[4]{x}$ . The validity of the ordination was verified with the Kruskal stress coefficient.

Las afinidades entre estaciones se establecieron por un análisis MDS (*non-metric multidimensional scaling analysis*) (programa PRIMER) basado en el índice de similaridad de Bray-Curtis. Los datos de abundancia se transformaron según la raíz cuarta  $\sqrt[4]{x}$ . La validez de la ordenación se verificó con el coeficiente de estrés de Kruskal.

Las diferencias en la composición de las comunidades se establecieron por el test no paramétrico ANOSIM (programa PRIMER), con base en la abundancia de las especies en cada estación. Su estadístico  $R$  alcanza el valor 0 cuando no existen diferencias y 1 en el caso contrario.

Con el objeto de determinar si existe una relación entre el medio físico y la composición faunística, se aplicó el análisis de correspondencias canónicas. Este análisis es una técnica de gradiente directo, de tal forma que la ordenación de estaciones resultante está directamente relacionada con los valores de los factores ambientales (Ter Braak, 1986). Los factores ambientales seleccionados han sido: biomasa total de alga, biomasa del fronde, biomasa del estolón, cobertura, porcentaje de materia orgánica en el sedimento y granulometría (según el porcentaje del componente pelítico). Para verificar la significancia estadística del análisis, se aplicó el test de Monte Carlo para el primer eje.

## RESULTADOS

### Características físicas de la pradera

La pradera de *Caulerpa* presentó un alto grado de desarrollo durante el periodo de muestreo, con la existencia de una gran superficie y altos porcentajes de cobertura (fig. 1). Esto puede ser clarificado mediante la representación de los valores de biomasa algal (biomasa total, frondes y estolones) en cada una de las estaciones (fig. 2).

Differences in the community composition were established by the ANOSIM non-parametric test (PRIMER program) based on the abundance of species at each station. Its statistic  $R$  has a value of 0 when there are no differences and of 1 in the opposite case.

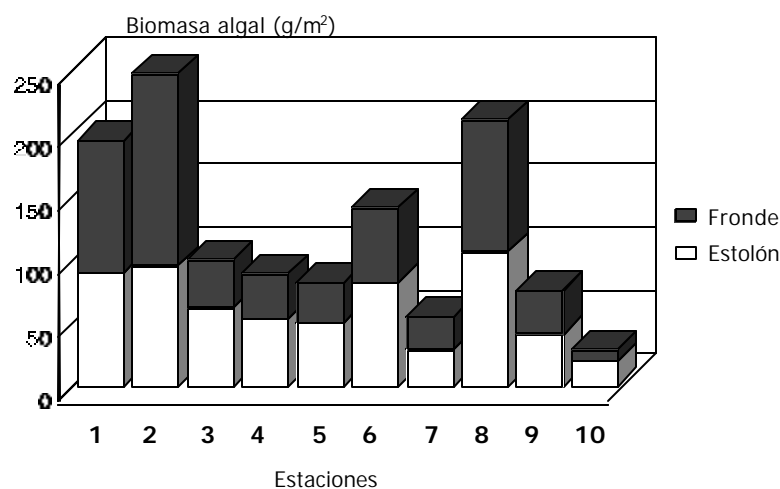
To determine if a relationship exists between the physical environment and the faunistic composition, a canonical correspondence analysis was applied. This analysis is a direct gradient technique in which the resulting ordination of stations is directly related to the values of the environmental factors (Ter Braak, 1986). The environmental factors selected were: total biomass of the alga, frond biomass, stolon biomass, coverage, percentage of organic matter in sediments and granulometry (according to the percentage of the pelitic component). The Monte Carlo test was applied for the first axis in order to verify the statistical significance of the analysis.

## RESULTS

### Physical characteristics of the meadow

The *Caulerpa* meadow showed a high degree of development during the sampling period, with a large surface and high coverage percentage (fig. 1). This can be clarified by representing the values of the algal biomass (total biomass, fronds and stolons) at each station (fig. 2).

Granulometry details of each sampling station based on the composition of silt, clay and sand are given in table 1. At those stations with greater plant density (1, 2 and 8, for instance), a dominance of the pelitic fraction, mainly silt, was observed. In barer areas, such as station 10, or at those situated on the meadow limits, such as 5 and 7, the presence of the sand component was more noticeable. A spot located around station 6 was discordant with the tendencies observed, with an important



**Figura 2.** Biomasa algal (total, frondes y estolones) expresados como peso seco.  
**Figure 2.** Algal biomass (total, fronds and stolons) given as dry weight.

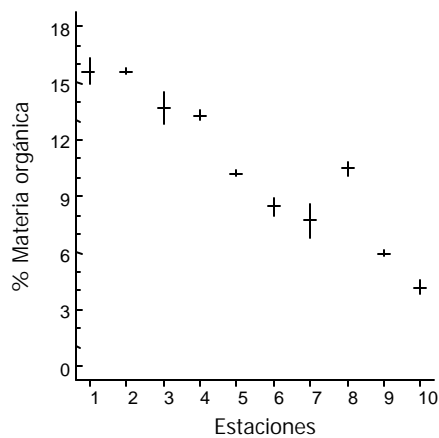
**Tabla 1.** Composición granulométrica en tanto por ciento (limo, arcilla y arena) de las distintas estaciones de muestreo.

**Table 1.** Percent granulometric composition (silt, clay and sand) of the different sampling stations.

Estaciones	Limo	Arcilla	Arena
1	52	18	30
2	57	13	30
3	40	23	37
4	36	27	37
5	22	22	56
6	5	12	83
7	35	21	44
8	46	19	35
9	35	20	45
10	21	17	62

La granulometría de cada punto de muestreo con base en su composición de limo, arcilla y arena se detalla en la tabla 1. En aquellas estaciones con una mayor densidad de planta (1, 2 y 8, por ejemplo) se observó un

accumulation of thick and biotritric material consisting basically of many remains of calcareous algae. However, in general, the granulometry of the area varied from sandy-mud to muddy-sand.



**Figura 3.** Porcentaje de materia orgánica del sedimento en las distintas estaciones muestreadas. Las líneas verticales muestran la desviación típica en cada punto.

**Figure 3.** Percentage of organic matter in the sediment of the different stations sampled. Vertical lines indicate the typical deviation at each point.

predominio de la fracción pelítica, fundamentalmente limos. En zonas más desnudas, como la estación 10, o en aquellas situadas en los extremos de la pradera, como la 5 y la 7, la presencia del componente arenoso fue más notable. Un punto discordante con las tendencias observadas se localiza en los alrededores de la estación 6, donde se acumula una importante cantidad de material grueso y biodetrítico consistente básicamente en numerosos restos de algas calcáreas. En líneas generales, sin embargo, la granulometría de la zona osciló entre el fango arenoso y la arena fangosa.

Por su parte, el contenido de materia orgánica en el sedimento (fig. 3) muestra una correlación significativa con la biomasa total de alga ( $r = 0.691$ ). Las diferencias espaciales son notables (ANOVA,  $F = 17.004$ ), existiendo un gradiente de mayor a menor porcentaje de materia orgánica desde el primer transecto (estaciones 1, 2, 3 y 4) al último. La cercanía del espigón de San Felipe al primer transecto debe ejercer cierta protección, así como modificar las pautas de corrientes en la zona favoreciendo la deposición del material fino. De hecho, las estaciones 1 y 2 presentaron unos

The content of organic matter in the sediment (fig. 3) shows a significant correlation with the total algal biomass ( $r = 0.691$ ). The spatial differences are notable (ANOVA,  $F = 17.004$ ), with a gradient of higher percentage of organic matter in the first transect (stations 1, 2, 3 and 4) decreasing towards the last. The proximity of the San Felipe pier to the first transect must protect, as well as modify, the patterns of the local currents, favoring the deposition of fine materials. In fact, stations 1 and 2 showed very high values of organic matter (close to 16%). At station 8, a new peak of organic matter is observed because of the high plant density, whereas the minimum was located at station 10, where *Caulerpa* was barely present.

#### Faunistic results

A total of 140 taxa were identified, among which 50 mollusks, 41 polychaetes, 35 crustaceans and 5 echinoderms are distinguished (table 2). The contribution of the different taxonomic groups to the composition of the community is represented in figure 4.



valores muy elevados de materia orgánica (próximos al 16%). De igual forma, se observó cómo la estación 8 muestra un nuevo pico de materia orgánica gracias a la alta densidad de planta, mientras que el mínimo se localizó en la estación 10, donde la presencia de *Caulerpa* fue mucho menor.

### Resultados faunísticos

Se identificaron un total de 140 *taxa*, entre los que destacan 50 moluscos, 41 poliquetos, 35 crustáceos y 5 equinodermos (tabla 2). En la figura 4 se representa la contribución de los distintos grupos taxonómicos a la composición de la comunidad.

Las estaciones 1, 2 y 8 fueron las que presentaron el mayor porcentaje de moluscos, constituyéndose en el grupo predominante. Esta situación coincidió con las áreas de mayor densidad de planta. Las especies que más contribuyen a ese porcentaje suelen ser animales que reptan sobre los frondes o que necesitan una superficie para asentarse, como el bivalvo *Anomia ephippium* L. 1758, con una dominancia cuantitativa del 11.35% en la estación 1, 8.38% en la 2 y 7.76% en la 8. No obstante, las especies más abundantes fueron los prosobranquios *Pusillina radiata* (Philippi, 1836), con una dominancia de 22.30%, 29.43% y 13.97%, respectivamente, y *Jujubinus striatus* (L., 1758), con 5.76%, 7.19% y 5.31%, respectivamente, de dominancia; este último fue menos representado pero de mucho mayor tamaño que el anterior. Dentro de los moluscos, también abundaron bivalvos como *Loripes lacteus* (L., 1758) y *Abra alba* (W. Wood, 1802), al menos en las estaciones 1 y 8. En la estación 2, punto que presentó el pico más alto de biomasa algal, los bivalvos estuvieron escasamente representados debido posiblemente al impedimento físico que supone el sistema de estolones para el desarrollo de esta clase. De hecho, existe una correlación negativa entre la

Stations 1, 2 and 8, located in areas where plant density is greatest, had the highest percentage of mollusks, which proved to be the dominant group. The species that contributed most to this percentage tended to be animals that crawl on the fronds or need a surface to settle on, such as the bivalve *Anomia ephippium* L. 1758, with a quantitative dominance of 11.35% at station 1, 8.38% at station 2 and 7.76% at station 8. Nonetheless, the most abundant species were the prosobranch *Pusillina radiata* (Philippi, 1836), with a dominance of 22.30%, 29.43% and 13.97%, respectively, and *Jujubinus striatus* (L., 1758) with 5.76%, 7.19% and 5.31%, respectively. The latter was less represented but greater in size than the former. Among the mollusks, bivalves such as *Loripes lacteus* (L., 1758) and *Abra alba* (W. Wood, 1802) were also abundant, at least at stations 1 and 8. At station 2, the site with the highest peak of algal biomass, bivalves were scarcely represented due possibly to the physical constraint as a result of the stolon system for the development of this class. In fact, there is a negative correlation between coverage and the total number of bivalve species ( $r = -0.698$ ). Other species that greatly depend on the surfaces available for settlement are the polychaete *Spirorbis militaris* (Claparede, 1870) that grows on the *Caulerpa* fronds, with 7.26% at station 2, and the bryozoan *Watersipora subovoidea* (D'Orbigny, 1852).

On the other hand, crustaceans were scarcely represented at these stations, especially at 1 and 2, either by swimming species, such as gammarids, or by species in the water-sediment interface, such as the tanaidaceans *Apseudes latreillei* (Milne-Edwards, 1828) and *Apseudes talpa* (Montagu, 1808) (both species were numerically important in the rest of the meadow).

At stations 3 and 4 there was an important percentage of arthropods, mainly of *A.*

**Tabla 2.** Clases de dominancia de las diferentes especies encontradas en cada estación.  
**Table 2.** Dominance classes of the different species found at each station.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Turbellaria</i>										
<i>Drepanophorus</i> sp.										
<i>Nemertini</i> sp. 1										
<i>Nemertini</i> sp. 2										
<i>Nemertini</i> sp. 3										
<i>Phascolium strombi</i>										
<i>Chaetognatha</i>										
<i>Watersipora subovoidea</i>										
MOLLUSCA										
Bivalvo indeter.										
<i>Nucula sulcata</i>										
<i>Solemya togata</i>										
<i>Anomia ephippium</i>										
<i>Limaria hians</i>										
<i>Chlamys varia</i>										
<i>Chlamys glabra</i>										
<i>Corbula gibba</i>										
<i>Digitaria digitaria</i>										
<i>Acanthocardia paucicostata</i>										
<i>Parvicardium exiguum</i>										
<i>Plagiocardium papillosum</i>										
<i>Loripes lacteus</i>										
<i>Spisula subtruncata</i>										
<i>Mysella bidentata</i>										
<i>Abra alba</i>										
<i>Gastrana fragilis</i>										
<i>Tellina pulchella</i>										
<i>Tellina</i> sp.										
<i>Callista chione</i>										
<i>Dosinia lupinus</i>										
<i>Pitar rudis</i>										
<i>Tapes decussatus</i>										
<i>Venus casina</i>										
<i>Venus verrucosa</i>										
<i>Calliostoma laugeri</i>										
<i>Clanculus jussieui</i>										
<i>Jujubinus striatus</i>										
<i>Calyptrea chinensis</i>										
<i>Bittium reticulatum</i>										
<i>Cerithium vulgatum</i>										
<i>Granulina</i> cf. <i>clandestina</i>										
<i>Hexaplex trunculus</i>										
<i>Muricido</i> sp. (juvenil)										
<i>Amyclina corniculum</i>										
<i>Nassarius cuvieri</i>										
<i>Nassarius incrassatus</i>										
<i>Lunatia macilenta</i>										
<i>Payraudeautia intricata</i>										
<i>Alvania montagui</i>										
<i>Pusillina radiata</i>										
<i>Rissoa guerinii</i>										

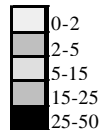
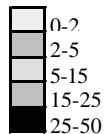


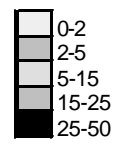
Tabla 2 (Cont.)

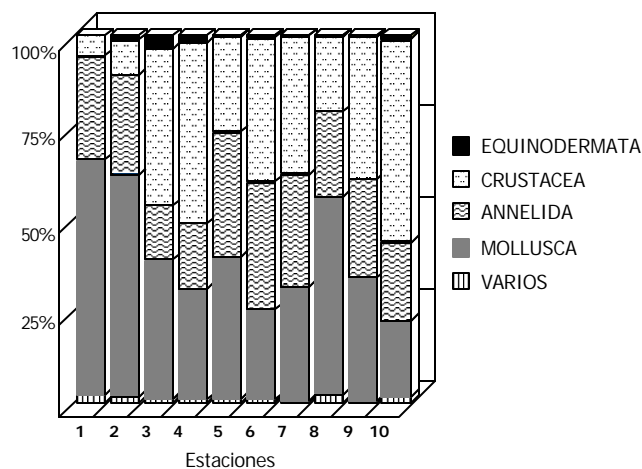
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Manoelia</i> sp.										
<i>Mangeliella multilineolata</i>										
<i>Turritella monterosatoi</i>										
<i>Haminaea</i> sp.										
<i>Odostomia conoidea</i>										
<i>Odostomia lukisi</i>										
<i>Turbonilla cf. acuta</i>										
<i>Lobiger serradifalci</i>										
<i>Goniodoris castanea</i>										
POLYCHAETA										
<i>Capitella capitata</i>										
<i>Notomastus latericeus</i>										
<i>Euclymene collaris</i>										
<i>Eunice vittata</i>										
<i>Dorvillea rubrovittata</i>										
<i>Lumbrineris funchalensis</i>										
<i>Paradoneis lyra</i>										
<i>Myriochele heeri</i>										
<i>Syllidia armata</i>										
<i>Glycera trydactyla</i>										
<i>Nephtys hombergi</i>										
<i>Laeonereis glauca</i>										
<i>Neanthes caudata</i>										
<i>Nereis falsa</i>										
<i>Eulalia bilineata</i>										
<i>Genetivlis</i> sp.										
<i>Sthenelais boa</i>										
<i>Ehlersia ferrugina</i>										
<i>Exogone verugera</i>										
<i>Sphaerosyllis hystrix</i>										
<i>Sphaerosyllis pirifera</i>										
<i>Syllis cornuta</i>										
<i>Syllis gracilis</i>										
<i>Amphiglena mediterranea</i>										
<i>Branchiommma lucullana</i>										
<i>Chone collaris</i>										
<i>Oriopsis armandi</i>										
<i>Pomatoceros triqueter</i>										
<i>Spirorbis militaris</i>										
<i>Cauleriella bioculata</i>										
<i>Cirratulus filiformis</i>										
<i>Cirriformia tentaculata</i>										
<i>Dodecaria</i> sp.										
<i>Tharyx marioni</i>										
<i>Aonides oxycephala</i>										
<i>Prionospio</i> sp.										
<i>Pseudopolydora antennata</i>										
<i>Spionidae</i> sp.										
<i>Lagis koreni</i>										
<i>Eupolymnia nebulosa</i>										
<i>Polycirrus caliendrum</i>										



**Tabla 2** (Cont.)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>OLIGOCHAETA</b>										
<i>Akteirilus</i> cf. <i>monospermathecus</i>										
<b>CRUSTACEA</b>										
<i>Ampelisca diadema</i>										
<i>Amphilocheus brunus</i>										
<i>Amphithoe ramondi</i>										
<i>Lembos viguieri</i>										
<i>Lembos websteri</i>										
<i>Microdeutopus versiculatus</i>										
<i>Corophium annulatum</i>										
<i>Erichthonius brasiliensis</i>										
<i>Siphonaeetes</i> sp.										
<i>Dexamine</i> cf. <i>siniventris</i>										
<i>Gammarella fucicola</i>										
<i>Leucothoe oboa</i>										
<i>Lysianassa costae</i>										
<i>Pariambus typicus</i>										
<i>Phthisica marina</i>										
<i>Harpinia</i> sp.										
<i>Iphinoe elisae</i>										
<i>Iphinoe maculata</i>										
<i>Iphinoe serrata</i>										
<i>Iphinoe tenella</i>										
<i>Iphinoe</i> sp.										
<i>Cumella pygmaea</i>										
<i>Hinnolyte</i> sp.										
<i>Paguristes oculatus</i>										
<i>Palaemon adspersus</i>										
<i>Cyathura carinata</i>										
<i>Astacilla</i> cf. <i>axeli</i>										
<i>Stellanthura cryptobia</i>										
<i>Gnathia</i> sp.										
<i>Cymodoce truncata</i>										
<i>Nebalia bipes</i>										
<i>Aapseudes latreillei</i>										
<i>Aapseudes talpa</i>										
<i>Leptocheilia dubia</i>										
<i>Zeuxo normani</i>										
<b>ECHINODERMATA</b>										
<i>Amphipholis squamata</i>										
<i>Amphiura chiajei</i>										
<i>Ophiothrix fragilis</i>										
<i>Ophiura albida</i>										
<i>Cucumaria planci</i>										





**Figura 4.** Importancia relativa (%) de los distintos grupos taxonómicos en cada estación de muestreo.  
**Figure 4.** Relative importance (%) of the different taxonomic groups at each sampling station.

cobertura y el número total de especies de bivalvos ( $r = -0.698$ ). Otras especies muy dependientes de superficie hábiles para asentarse son el poliqueto *Spirorbis militaris* (Claparede, 1870), que crece sobre los frondes de *Caulerpa*, presentando un 7.26% en la estación 2, y el briozoo *Watersipora subovoidea* (D'Orbigny, 1852).

Por el contrario, existió una escasa representación de los crustáceos en estas estaciones, especialmente en la 1 y 2, tanto de especies de hábitos nadadores, por ejemplo algunos gammáridos, como de especies de la interfase agua-sedimento, como los tanaidáceos *Apsedes latreillei* (Milne-Edwards, 1828) y *Apsedes talpa* (Montagu, 1808) (ambas especies fueron de gran importancia cuantitativa en el resto de la pradera).

En las estaciones 3 y 4 hubo un importante porcentaje de artrópodos debido fundamentalmente a la especie *A. latreillei*, con los máximos de dominancia cuantitativa de toda la zona de estudio (29.56% y 37.37%, respectivamente). Otro aspecto fue la presencia casi

*latreillei*, with the maximum quantitative dominance values of the whole study area (29.56% and 37.37%, respectively). Also, the echinoderm *Cucumaria planici* (Brandt) occurred almost exclusively at both stations and, even though it was not very abundant (2.94% and 1.61%), it proved to be qualitatively important.

At stations 5, 6 and 7, there was a better distribution of the three main groups: mollusks, annelids and arthropods. In the area delimited by these stations, two polychaete species of the family Capitellidae become abundant: *Notomastus latericeus* Sars, 1851, with 8.10%, 6.34% and 3.38%, and *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), with 7.60%, 7.66% and 10.88%, at each of these stations respectively. The main representatives of the crustaceans were the gammarid *Corophium annulatum* Chevreux, 1908 (7.38% at station 7) and, especially, the tanaidaceans *Apsedes latreillei* (3.20%, 6.25% and 13.22%, respectively) and *A. talpa* (10.95%, 20.61% and 7.16%, respectively).

exclusiva en ambas estaciones del equinodermo *Cucumaria planici* (Brandt), que si no fue muy abundante (2.94% y 1.61%), sí resultó cualitativamente importante.

En las estaciones 5, 6 y 7 se mostró un mejor reparto entre los tres grupos principales: moluscos, anélidos y artrópodos. A partir de la zona delimitada por estas estaciones empezaban a abundar dos especies de poliquetos de la familia Capitellidae: *Notomastus latericeus* Sars, 1851, con 8.10%, 6.34% y 3.38%, respectivamente; y *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), con 7.60%, 7.66% y 10.88%, respectivamente. Como representantes de los crustáceos, resaltan el gammárido *Corophium annulatum* Chevreux, 1908 (7.38% en la estación 7) y, especialmente, los tanaidáceos *Aapseudes latreillei* (3.20%, 6.25% y 13.22%, respectivamente) y *A. talpa* (10.95%, 20.61% y 7.16%, respectivamente).

La estación 9 fue muy similar a las tres anteriores, siendo sus especies más destacables el bivalvo *Abra alba* (8.85%), el poliqueto *Notomastus latericeus* (7.89%) y los crustáceos *Ampelisca diadema* (A. Costa, 1853) (5.39%), *Corophium annulatum* (5.32%) y *Aapseudes latreillei* (17.25%).

La estación 10, situada en uno de los extremos de la pradera y prácticamente sin vegetación, mostró una dominancia muy repartida entre las distintas especies. Sólo destacan *A. latreillei* (12.18%) y *A. talpa* (9.45%), así como el caprelido *Pariambus typicus* (Kroyer, 1844) (10.66%), único punto de toda la zona donde fue cuantitativamente importante.

#### Parámetros univariantes

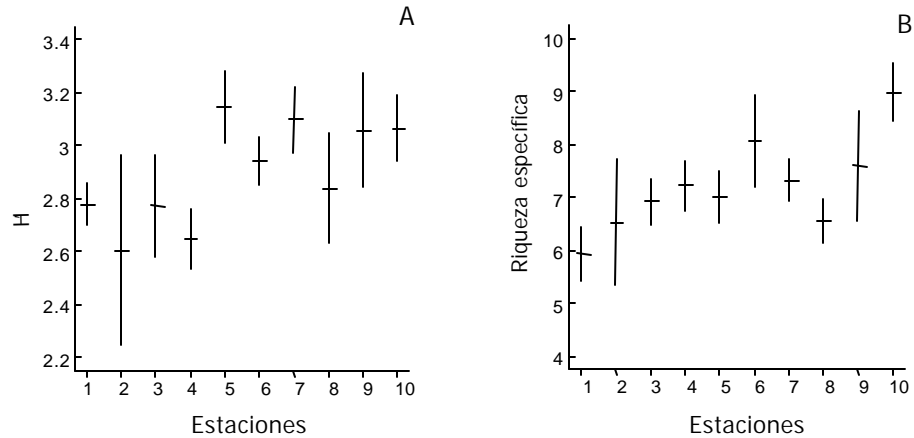
En la figura 5 se representa la evolución espacial de la diversidad y la riqueza específica de la macrofauna. En líneas generales, se observaron valores altos del índice de diversidad de Shannon-Wiener, aunque con

Station 9 was very similar to the three previous ones. The most predominant species were the bivalve *Abra alba* (8.85%), the polychaete *Notomastus latericeus* (7.89%) and the crustaceans *Ampelisca diadema* (A. Costa, 1853) (5.39%), *Corophium annulatum* (5.32%) and *Aapseudes latreillei* (17.25%).

At station 10, situated on one of the outer limits of the meadow and practically without vegetation, the dominance of the different species was quite even. Only three species were more predominant: *A. latreillei* (12.18%), *A. talpa* (9.45%) and the caprellid *Pariambus typicus* (Kroyer, 1844) (10.66%), which was only quantitatively important at this station.

#### Univariant parameters

The spatial evolution of diversity and species richness of the macrofauna are represented in figure 5. In general terms, high values of the Shannon-Wiener diversity index were observed, though with significant variations in the meadow (Kruskal-Wallis test,  $P < 0.001$ ), possibly favored by the spatial heterogeneity of the algal biomass. The stations with greater densities of *Caulerpa* (1, 2 and 8), together with stations 3 and 4, are those that present the lowest indexes, as well as the highest percentage of organic matter in the sediment. In fact, the maximum negative correlations with the Shannon index are obtained with the total algal biomass ( $r = -0.629$ ), organic matter ( $r = -0.832$ ) and granulometry ( $r = -0.711$ ). The rest of the stations, with medium or low biomass, had the highest values (greater than 3). The same tendency was observed for species richness (Kruskal-Wallis test,  $P < 0.001$ ), with a more pronounced gradient from the stations with the highest density to those with the lowest; the highest richness was recorded at station 10. Significant negative correlations were observed with the vegetation coverage ( $r = -0.735$ ) and with the



**Figura 5.** Variación espacial del índice de diversidad de Shannon-Wiener (A) y riqueza específica (B). Las líneas verticales muestran la desviación típica en cada punto.

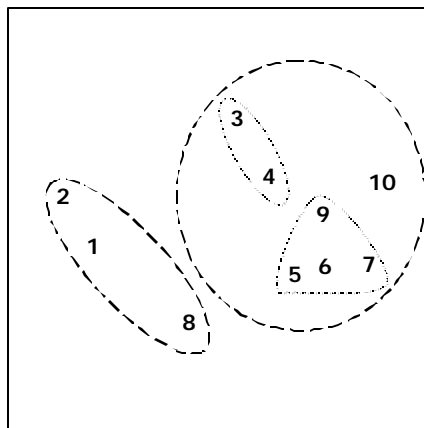
**Figure 5.** Spatial variation of the Shannon-Wiener diversity index (A) and species richness (B). Vertical lines indicate the typical deviation at each point.

variaciones significativas de éste en la pradera (test de Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ), favorecido posiblemente por la heterogeneidad espacial de la biomasa algal. Las estaciones con mayores densidades de *Caulerpa* (1, 2 y 8), junto con las estaciones 3 y 4, son las que muestran índices más bajos, las mismas que presentan los mayores porcentajes de materia orgánica del sedimento. De hecho, las máximas correlaciones negativas con el índice de Shannon se obtienen con la biomasa total de alga ( $r = -0.629$ ), materia orgánica ( $r = -0.832$ ) y la granulometría ( $r = -0.711$ ). Por su parte, el resto de las estaciones con densidad de planta media o baja presentan los valores más altos (superiores a 3). La riqueza específica muestra la misma tendencia (test de Kruskal-Wallis,  $P < 0.001$ ), con un gradiente más marcado desde las estaciones de mayor a menor densidad, siendo la estación 10 aquella que presenta la mayor riqueza. Se observaron correlaciones negativas significativas con la cobertura vegetal ( $r = -0.735$ ) y con el porcentaje de materia orgánica ( $r = -0.641$ ).

percentage of organic matter ( $r = -0.641$ ), which in turn, is strongly correlated to the total biomass ( $r = 0.691$ ).

#### Multivariate analysis

The MDS analysis of the stations based on species abundance provided a series of groups closely linked to the different plant densities recorded (fig. 6). Thus, basically two groups are obtained: the first composed of those stations with the highest algal biomass (1, 2 and 8); and the second formed by the remaining stations, among which some distinctions may be established. In this manner, stations 3 and 4, situated close together in the first transect, can be grouped together (with a similarity of nearly 90%). A second subgroup is composed of stations 5, 6 and 7 of the second transect and station 9 of the third transect, as they have similar values of algal biomass. Finally, station 10, the site with the least density, is clearly separated from the others.



**Figura 6.** Ordenación MDS de las estaciones en función de las abundancias de las especies bentónicas encontradas. Coeficiente de estrés: 0.048.

**Figure 6.** MDS ordination of the stations in terms of the abundance of the benthonic species found. Stress coefficient: 0.048.

Ésta a su vez está fuertemente correlacionada con la biomasa total ( $r = 0.691$ ).

#### Análisis multivariante

Mediante un análisis MDS de las estaciones basado en las abundancias de las especies, se obtiene una serie de agrupaciones estrechamente ligadas a las distintas densidades de planta registradas (fig. 6). Así, se obtienen fundamentalmente dos grupos: el primero constituido por aquellas estaciones con más alta biomasa algal (1, 2 y 8); y el segundo formado por las estaciones restantes, aunque dentro del cual podemos establecer algunas distinciones. Así, se pueden agrupar las estaciones 3 y 4 (con una similitud próxima al 90%), las cuales se sitúan cercanas espacialmente sobre el primer transecto. Un segundo subgrupo estaría constituido por las estaciones 5, 6 y 7 del segundo transecto y la estación 9 del tercer transecto, las cuales muestran valores más similares de biomasa algal. Por último, la estación 10, punto de más baja densidad, se separa claramente de las demás.

These differences were tested by means of the one-way ANOSIM analysis (table 3). Even though the surface covered by the whole study area was rather reduced, the spatial differences between each of the stations were noticeable. The smallest differences were detected between stations 3 and 4, which have a similar plant density and are spatially very close together. Moreover, the group formed by stations 5, 6, 7 and 9 has lower values, which confirms the groups established by the ordination analysis.

According to the results obtained with the canonical correspondence analysis (table 4), the first axis is strongly related to the total biomass, the percentage of organic matter and the coverage, whereas the second axis is only related to coverage. In figure 7, as indicated by the position of the arrows, a strong relationship is observed between parameters such as biomass and organic matter. Hence, the stations are positioned on the gradient imposed by these variables, with stations 1 and 2 (maximum algal density) evident at one end and station 10 (minimum coverage) at the other. The statistic



**Tabla 3.** Valores del estadístico *R* (ANOSIM) entre las estaciones.  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

**Table 3.** Values of the statistic *R* (ANOSIM) between stations.  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ .

Estaciones	<i>R</i>	Estaciones	<i>R</i>	Estaciones	<i>R</i>
2-1	0.50	7-1	1.00	9-3	0.89
3-1	1.00	7-2	1.00	9-4	0.58
3-2	0.82	7-3	0.99	9-5	0.39*
4-1	0.99	7-4	0.82	9-6	0.44*
4-2	0.86	7-5	0.71	9-7	0.35*
4-3	0.17*	7-6	0.76	9-8	0.98
5-1	0.98	8-1	0.89	10-1	1.00
5-2	0.98	8-2	0.84	10-2	1.00
5-3	0.96	8-3	1.00	10-3	1.00
5-4	0.74	8-4	0.95	10-4	0.94
6-1	0.99	8-5	0.99	10-5	0.97
6-2	0.93	8-6	0.92	10-6	0.84
6-3	0.99	8-7	1.00	10-7	0.83
6-4	0.82	9-1	1.00	10-8	1.00
6-5	0.70	9-2	1.00	10-9	0.78

Estas diferencias han sido probadas mediante el análisis ANOSIM de una vía (tabla3). Pese a que el área total de estudio implica una superficie muy reducida, las diferencias espaciales entre cada una de las estaciones son notables. Las menores diferencias se detectaron entre las estaciones 3 y 4, las cuales presentan una densidad de planta similar, además de encontrarse espacialmente muy próximas. También el grupo constituido por las estaciones 5, 6, 7 y 9 muestra valores más bajos del estadístico, hecho que demuestra las agrupaciones establecidas por el análisis de ordenación.

Según los resultados obtenidos con el análisis de correspondencias canónicas (tabla 4), el primer eje está fuertemente relacionado con la biomasa total, el porcentaje de materia

validity of the analysis was proved by the Monte Carlo test ( $F = 2.01$ ,  $P < 0.01$ ).

## DISCUSSION

There is an important influence of the algal density on the composition of the macrofaunal community in the *Caulerpa prolifera* meadow. The fact that it is an area subject to high organic loads and with poor water renewal might imply scant animal representation, at least in species number. However, the presence of the meadow itself constitutes an attraction for the development of an important fauna.

*Caulerpa* stolons have a large capacity to retain sediment, favouring its stabilization and a certain humification of the environment.

**Tabla 4.** Resultados del análisis de correspondencias canónicas. BIOM: biomasa total; MTOR: porcentaje de materia orgánica; GRAN: granulometría; COBER: cobertura vegetal.

**Table 4.** Results of the canonical correspondence analysis. BIOM: total biomass; MTOR: percentage of organic matter; GRAN: granulometry; COBER: vegetation coverage.

Correlaciones con los ejes	Eje 1	Eje 2	Inflación
BIOM	0.887	-0.243	3,246
MTOR	0.916	0.038	3,174
GRAN	0.679	0.178	2,186
COBER	0.675	-0.718	3,210

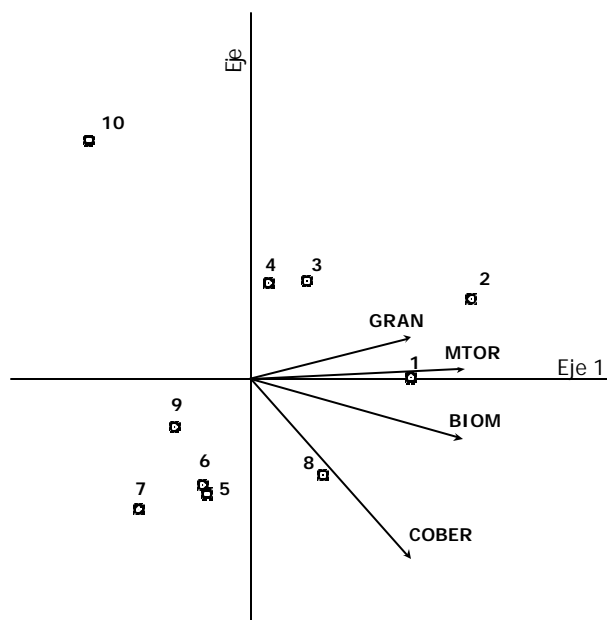
	Eje 1	Eje 2
Correlación especies-medio	0.992	0.938
% varianza acumulada de los datos	28.7	42.3
de especies de la relación especies-medio	47	69.3

orgánica y la cobertura, mientras que el segundo eje tan sólo está con la cobertura. En la figura 7, por la disposición de las flechas, se constata que existe una alta relación entre parámetros como biomasa y materia orgánica. Así, las estaciones se disponen en ese gradiente impuesto por estas variables, destacando en uno de los extremos las estaciones 1 y 2 (máxima densidad de alga) y en el otro, la estación 10 (mínima cobertura). La validez estadística del análisis se probó mediante el test de Monte Carlo ( $F = 2.01$ ,  $P < 0.01$ ).

## DISCUSIÓN

Existe una importante influencia de la densidad de alga sobre la composición de la comunidad de macrofauna en la pradera de *Caulerpa prolifera*. El hecho de ser una zona sometida a una alta carga orgánica y con escasa renovación de sus aguas podría suponer una escasa representación animal, al menos en número de especies. Sin embargo, la presencia de la

Therefore, plant density must influence the granulometric composition and the percentage of organic matter in sediments, factors that are considered among the most important to determine the species which develop in soft bottoms (Gray, 1981). In other areas close to Algeciras Bay, for example, normal values of organic content for sandy bottoms are between 1.39% and 3.11%, whereas for biodetritic bottoms with muddy components, they are between 1.06% and 4%. Compared to these percentages, the values for the point of maximum organic contamination of the bay, the Saladillo inlet, range from 10.33% to 21.06% (Estacio, 1996; Estacio *et al.*, 1997). López-Jamar (1986) considers that, in soft bottoms without vegetation, there is considerable evidence of contamination of organic origin, with values around 7%. Hence, the values recorded at the meadow (16% maximum) suggest humification of the substrate caused by the presence of vegetation. In general, substrates with high organic loads produce an increase in abundance, biomass and



**Figura 7.** Ordenación de las estaciones con respecto a los dos primeros ejes del análisis de correspondencias canónicas. BIOM: biomasa total; MTOR: porcentaje de materia orgánica; GRAN: granulometría; COBER: cobertura vegetal.

**Figure 7.** Ordination of the stations in relation to the first two axes of the canonical correspondence analysis. BIOM: total biomass; MTOR: percentage of organic matter; GRAN: granulometry; COBER: vegetation coverage.

pradera en sí misma constituye un atractivo para el desarrollo de una importante fauna.

Los estolones de *Caulerpa* tienen una gran capacidad retentiva del sedimento, favoreciendo su estabilización y una cierta humificación del medio. Por ello, la densidad de planta debe estar influyendo la composición granulométrica y el porcentaje de materia orgánica del sedimento, factores que son considerados como de los más importantes para determinar las especies que se desarrollan en los fondos blandos (Gray, 1981). En otras áreas próximas de la Bahía de Algeciras, los valores normales de contenido orgánico rondan, por ejemplo, en fondos arenosos entre 1.39% y 3.11%, mientras que en fondos biodetríticos con componentes fangosos entre 1.06% y 4%. En contraste con

faunal production, except when anaerobic conditions are generated (Buchanan and Moore, 1986). This may be the reason for the negative effect of the vegetation coverage on the infauna, especially on the bivalves (Olafsson, 1988, Sundbäck *et al.*, 1990), either because of the development of anoxic conditions or because of the physical constraint due to the stolon structure.

In this study, the high percentages of organic matter at station 2 (values greater than 16%), in addition to the presence of dense vegetation may be the main reason for the lesser presence and abundance of bivalve species relative to other areas. However, in general, the presence of vegetation coverage has had a positive effect on the animal density,

estos porcentajes, el punto de máxima contaminación orgánica de la bahía, la ensenada del Saladillo, posee unos valores que han oscilado entre 10.33% y 21.06% (Estacio, 1996; Estacio *et al.*, 1997). López-Jamar (1986) considera que en fondos blandos sin vegetación existen fuertes evidencias de contaminación de origen orgánico, con valores alrededor del 7%. Por tanto, los valores registrados en la pradera (máximo de 16%) sugieren una humificación del sustrato provocada por la presencia de vegetación. Por lo general, sustratos con una alta carga orgánica producen un incremento en la abundancia, biomasa y producción de la fauna excepto cuando se crean condiciones anaeróbicas (Buchanan y Moore, 1986). Posiblemente por ello se ha visto un efecto negativo de la cobertura vegetal sobre la infauna, especialmente en los bivalvos (Olafsson, 1988; Sundbäck *et al.*, 1990), ya sea por la aparición de condiciones anóxicas o por el impedimento físico que supone la estructura de los estolones.

En este estudio, los elevados porcentajes de materia orgánica en la estación 2 (valores superiores al 16%) unido a la presencia de una densa vegetación puede ser la causa principal de la menor presencia y abundancia de especies de bivalvos con respecto a otras zonas. Aunque, en general, la presencia de la cobertura vegetal ha tenido un efecto positivo sobre la densidad animal, fundamentalmente sobre la infauna móvil compuesta en su mayoría por detritívoros subsuperficiales. Esto puede deberse a dos factores: enriquecimiento de los recursos tróficos (Everett, 1994) y refugio frente a los depredadores (Orth *et al.*, 1984; Irlandi y Peterson, 1991).

Se ha constatado que la diversidad de las especies animales asociadas a la vegetación aumenta con el incremento de biomasa de planta (Heck y Wetstone, 1977; Orth *et al.*, 1984). Han llegado a detectarse diferencias en la densidad animal entre zonas desnudas y con

mainly on the motile infauna composed basically of subsurface detritivores. This may be due to two factors: the enrichment of the trophic resources (Everett, 1994) and shelter against predators (Orth *et al.*, 1984; Irlandi and Peterson, 1991).

It has been shown that the diversity of animal species associated to vegetation increases as the plant biomass increases (Heck and Wetstone, 1977; Orth *et al.*, 1984). Differences in animal density have been detected between areas with and without vegetation, with values 3 and 52 times higher for the infauna and epifauna, respectively (Summerson and Peterson, 1984). However, minimum diversity or species richness were recorded precisely at the sites where the density of *Caulerpa* was highest (stations 1 and 2). In fact, there are negative correlations between algal biomass and these parameters.

According to Heck and Orth (1980), the behavior of the epifauna, mainly vagile invertebrates and juvenile fishes, in relation to plant density (measured in this case as plant surface per unit of substrate), is of a progressive increase in the number of specimens until an asymptotic value is reached, after which the vegetation becomes so dense that unfavorable conditions occur, such as anoxia phenomena, space reduction, etc., that cause the number of individuals to decrease. The decrease in diversity may also be due to the presence of certain species that have a very high quantitative dominance and are favored by the existence of abundant surfaces, such as the prosobranchs *Jujubinus striatus* and *Pusillina radiata*, or by the high humification conditions, such as the polychaetes *Notomastus latericeus* and *Capitella capitata*. When space is limited and dominance hierarchy exists, diversity decreases as the plant density increases as a result of the success of the dominant species (Dayton, 1971). Nevertheless, according to Bell and Westoby (1986), this model of the faunal

vegetación de tres veces superior para la infauna, mientras que para la epifauna ha sido de hasta 52 veces (Summerson y Peterson, 1984). Sin embargo, son precisamente en los puntos de mayor biomasa de *Caulerpa*, estaciones 1 y 2, donde se alcanzan los mínimos de diversidad o riqueza específica. De hecho, existen correlaciones negativas entre la biomasa algal y estos parámetros.

Según Heck y Orth (1980), el comportamiento de la epifauna, fundamentalmente invertebrados vágiles y juveniles de peces, con respecto a la densidad de planta (medida en este caso como superficie de planta por unidad de sustrato), es de un incremento progresivo del número de individuos hasta un valor asintótico tras el cual la vegetación llega a ser tan densa que se producen condiciones desfavorables, como fenómenos de anoxia, compactación del espacio, etc., que provocan una disminución del número de individuos. La disminución de la diversidad también puede ser debida a la presencia de ciertas especies cuyas dominancias cuantitativas son muy altas y que son favorecidas por la existencia de abundantes superficies, como los prosobranchios *Jujubinus striatus* y *Pusillina radiata*, o por las condiciones de alta humificación, como los poliquetos *Notomastus latericeus* y *Capitella capitata*. Cuando el espacio es limitado y existe una jerarquía de dominancia, se observa que a medida que la densidad de planta aumenta, la diversidad disminuye como resultado del éxito de estas especies dominantes (Dayton, 1971). No obstante, para Bell y Westoby (1986), este modelo de distribución de la fauna con base en la densidad de planta es sólo cierto cuando todas las especies de la comunidad, o al menos aquellas dominantes, tienen la misma respuesta. Sin embargo, lo esperable es que cada especie responda individualmente a las distintas condiciones. En el presente trabajo se observa cómo las respuestas de las distintas especies son diferentes

distribución based on plant density is true only when all the species of the community, or at least the dominant ones, have the same response. However, one would expect each species to respond individually to different conditions. In this work, it was observed how the response of the species to the spatial distribution of the algal biomass was different.

Hence, the numerically important species of prosobranchs (*J. striatus*, *P. radiata* and *Bittium reticulatum*, Da Costa, 1778) are very limited by the presence of the alga or its consequences, such as the higher percentage of organic matter. This dependence on the algal biomass and especially the fronds may be because they constitute available surfaces for the development of an important periphyton, the preferred food of most herbivores and grazers (Robertson and Mann, 1982; Orth and van Montfrans, 1984). Low algal biomass (especially from the stolon system) must also favor the abundance of macrofauna with limited mobility, such as bivalves, as the space for development increases (Baron *et al.*, 1993). Bivalves develop in good numbers at all the sites sampled, except at station 2, due to the constraint imposed by the high stolon density.

The scarcity of crustaceans at stations 1 and 2 is also remarkable. Many of the most abundant species have digging habits, such as *Apeudes latreillei*, *A. talpa* and *Corophium annulatum*, and the presence of a dense stolon system must hinder their locomotion or, at least, reduce the space available. Amphipods and tanaidaceans are one of the most common prey of fishes and other epibenthonic predators, such as decapods, in these systems (Nelson, 1979; Stoner, 1983). Even though a direct relationship has been observed between crustacean abundance, especially amphipods, and plant density, a high value of vegetation coverage may also favor certain predators, offering them camouflage and reducing visibility for the potential prey (Heck and Orth, 1980; Howard

frente a la distribución espacial de la biomasa algal.

Así, las especies de prosobranquios cuantitativamente importantes (*J. striatus*, *P. radiata* o *Bittium reticulatum*, Da Costa, 1778) están muy limitadas por la presencia del alga o las consecuencias derivadas, como el mayor porcentaje de materia orgánica. Esta dependencia por la biomasa algal, fundamentalmente por los frondes, puede deberse a que éstos suponen superficies hábiles para el desarrollo de un importante perifiton, el cual constituye el alimento preferido para la mayoría de los herbívoros y/o ramoneadores (Robertson y Mann, 1982; Orth y van Montfrans, 1984). Una baja biomasa de alga (especialmente del sistema de estolones) debe favorecer también la abundancia de la macrofauna de escasa movilidad, como los bivalvos, al aumentar el espacio para desarrollarse (Baron *et al.*, 1993). Los bivalvos se desarrollan en buen número en todos los puntos muestreados, salvo la limitación impuesta por la alta densidad de estolones encontrada en la estación 2.

También destaca la gran pobreza de los crustáceos en las estaciones 1 y 2. Muchas de las especies más abundantes son de hábitos excavadores, como *Apseudes latreillei*, *A. talpa* o *Corophium annulatum*, y la presencia de una densa red de estolones debe impedirles su desplazamiento o al menos reducir los espacios disponibles. Anfípodos y tanaidáceos son unas de las presas más comunes de peces y otros depredadores epibentónicos como los decápodos en estos sistemas (Nelson, 1979; Stoner, 1983). Si bien se ha visto una relación directa entre la abundancia de crustáceos, especialmente anfípodos, y la densidad de planta, un alto valor de cobertura vegetal también puede favorecer a ciertos depredadores al ofrecerles camuflaje y reducir la visibilidad a la presa potencial (Heck y Orth, 1980; Howard y Koehn, 1985). Precisamente en estas estaciones donde la gran cantidad de frondes puede

and Koehn, 1985). Precisely at the stations where a large amount of fronds may favor camouflage, there is an important presence of gobies and the most numerous populations of decapods occur, such as *Hippolyte* sp. or *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, which are potential epifaunal predators (Nelson, 1981; Chessa *et al.*, 1989). Moreover, under conditions of extreme plant density, competition may develop for limited resources, such as space. In fact, aggressive intra- and inter-specific behaviors have been demonstrated in high densities of amphipods (Brawley and Adey, 1981). Under conditions of intermediate or low algal biomass, however, limitations of space are less probable, and there is a clear separation in the space between the most dominant species found; for example, *Ampelisca diadema* and *Apseudes latreillei* in the infauna, *Corophium annulatum* in the water-sediment interface, or *Ampithoe ramondi* Auouin, 1826 and *Microdeutopus versiculatus* (Bate, 1856) in the epifauna.

In conclusion, the results suggest that the patchiness of *Caulerpa*, together with the different faunal requirements, propitiate a high degree of heterogeneity in such a spatially reduced system like this one, creating a mosaic of abundances of the different species. This reveals the importance of these sites for the maintenance of the biodiversity in coastal ecosystems and, especially, in areas subject to higher anthropic pressure, such as ports and zones near urban developments.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank CEPSA (Compañía Española de Petróleos, S.A.), Sevillana de Electricidad, Ayuntamiento de los Barrios and Mancomunidad de Municipios del Campo de Gibraltar for financial support.

English translation by Manuel Gardea.

favorecer el camuflaje, se desarrollan las poblaciones más numerosas de decápodos, como *Hippolyte* sp. o *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, potenciales depredadores de epifauna (Nelson, 1981; Chessa *et al.*, 1989), así como una importante presencia de góbidos. Además, en condiciones de extrema densidad de planta puede darse competencia por recursos limitados, en este caso el espacio. De hecho han sido demostrados comportamientos agresivos intra e interespecíficos en altas densidades de anfípodos (Brawley y Adey, 1981). Mientras que en condiciones de biomasa algal intermedia o baja es más improbable que se produzca limitación de espacio, observándose una separación muy clara en el espacio entre las distintas especies más dominantes encontradas, como por ejemplo, *Ampelisca diadema* y *Apseudes latreillei* en la infauna, *Corophium annulatum* en la interfase agua-sedimento, o *Ampithoe ramondi* Auouin, 1826 y *Microdeutopus versiculatus* (Bate, 1856) en la epifauna.

En definitiva, los resultados sugieren que las discontinuidades de *Caulerpa*, junto con los diferentes requerimientos de la fauna, que dan lugar a un mosaico de abundancias de las distintas especies, propician un alto grado de heterogeneidad en un sistema tan reducido espacialmente como éste. Todo ello pone de manifiesto la importancia de estos enclaves para el mantenimiento de la biodiversidad en el sistema litoral y, en especial, en zonas sometidas a mayor presión antrópica, como las áreas portuarias y proximidades de núcleos urbanos.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a CEPESA (Compañía Española de Petróleos, S.A.), Sevillana de Electricidad, Excmo. Ayuntamiento de los Barrios y Mancomunidad de Municipios del Campo de Gibraltar por la financiación de este trabajo.

#### REFERENCIAS

- Baron, J., Clavier, J. and Thomassin, B.A. (1993). Structure and temporal fluctuations of two intertidal seagrass-bed communities in New Caledonia (SW Pacific Ocean). *Mar. Biol.*, 117: 139–144.
- Bell, J.D. and Westoby, M. (1986). Importance of local changes in leaf height and density to fish and decapods associated with seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 249–274.
- Boyucos, C.J. (1934). The hydrometer method for making mechanical analysis of soils. *Soils Sci.*, 38: 335–343.
- Brawley, S.H. and Adey, W.H. (1981). The effect of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. *Mar. Biol.*, 61: 167–177.
- Buchanan, J.B. and Moore, J.J. (1986). A broad review of variability and persistence in the Northumberland benthic fauna: 1971–85. *J. Mar. Biol. Assoc., UK*, 66: 641–657.
- Chessa, L.A., Scardi, M., Fresi, E. and Russu, P. (1989). Consumers in *Posidonia oceanica* beds: 1. *Processa edulis* (Risso) (Decapoda: Caridea). *International Workshop on Posidonia Beds, GIS Posidonie*, 2: 243–250.
- Dayton, P.K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351–389.
- De Buen, R. (1924). Avance al estudio oceanográfico de la Bahía de Algeciras. *Bol. Pesca*, 89: 1–32.
- Estacio, F.J. (1996). Distribución y variación espaciotemporal de las comunidades macrobentónicas del sedimento en la Bahía de Algeciras. Implicaciones en la evaluación de la calidad ambiental del medio marino. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, 482 pp.
- Estacio, F.J., García-Adiego, E.M., Fa, D.A., García-Gómez, J.C., Daza, J.L., Hortas, F. and Gómez-Ariza, J.L. (1997). Ecological analysis in a polluted area of Algeciras Bay (southern Spain): External “versus” internal outfalls and environmental implications. *Mar. Pollut. Bull.*, 34(10): 780–793.

- Everett, R.A. (1994.) Macroalgae in marine soft-sediment communities: Effects on benthic faunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175: 253–274.
- Gray, J.S. (1981). *The Ecology of Marine Sediments. An Introduction to the Structure and Function of Benthic Communities.* Cambridge Univ. Press, 185 pp.
- Hacker, S.D. and Steneck, R.S. (1990). Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology*, 71 (6): 2269–2285.
- Hall, M.O. and Bell, S.S. (1988). Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *J. Mar. Res.*, 46: 613–630.
- Heck, K.L. Jr. and Wetstone, G.S. (1977). Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeogr.*, 4: 135–142.
- Heck, K.L. Jr. and Orth, R.J. (1980). Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. *Estuarine Perspective*: 449–464.
- Heck, K.L. Jr., Able, K.W., Roman, C.T. and Fahay, M.P. (1995). Composition, abundance, biomass and production of macrofauna in a New England estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries*, 18(2): 379–389.
- Howard, R.K. and Koehn, J.D. (1985). Population dynamics and feeding ecology of pipefish (Syngnathidae) associated with eelgrass beds of Western Port, Victoria. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 36: 361–370.
- Irandi, E.A. (1994). Large- and small-scale effects of habitat structure on rates of predation: How percent coverage of seagrass affects rates of predation and siphon nipping on an infaunal bivalve. *Oecologia*, 98: 176–183.
- Irandi, E.A. and Peterson, C.H. (1991). Modification of animal habitat by large plants: Mechanisms by which seagrasses influence clam growth. *Oecologia*, 87: 307–318.
- Lewis, F.G. (1984). Distribution of macrobenthic crustaceans associated with *Thalassia*, *Halodule* and bare sand substrata. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 101–113.
- López-Jamar, E. (1986). Estudio comparativo de las comunidades infaunales de la zona submareal de las rías de Arosa y de Muros (NW de España). Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 181 pp.
- Meinesz, A. (1980). Contribution a l'étude des Caulerpales (Chlorophytes). Avec une mention particulière aux espèces de la Méditerranée occidentale. Tesis, Universidad de Niza, 262 pp.
- Nelson, W.G. (1979). Experimental studies of selective predation on amphipods: Consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38: 225–245.
- Nelson, W.G. (1981). Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 141–149.
- Olafsson, E.B. (1988). Inhibition of larval settlement to a soft bottom benthic community by drifting algal mats: An experimental test. *Mar. Biol.*, 97: 571–574.
- Orth, R.J. and van Montfrans, J. (1984). Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: A review. *Aquat. Bot.*, 18: 43–69.
- Orth, R.J., Heck, K.L. Jr. and van Montfrans, J. (1984). Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, 7(4A): 339–350.
- Robertson, A.I. and Mann, K.H. (1982). Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in an eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 63: 151–171.
- Sánchez-Moyano, J.E. (1996). Variación espacio-temporal en la composición de las comunidades animales asociadas a macroalgas como respuestas a cambios en el medio. Implicaciones en la caracterización ambiental de las áreas costeras. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, 407 pp.
- Shannon, C.E. and Weaver, W. (1963). *The Mathematical Theory of Communication.* Univ. Illinois Press, Urbana, Illinois, 117 pp.
- Stoner, A.W. (1983). Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three seagrass species. *J. Crustacean Biol.*, 3(4): 505–518.



- Summerson, H.C. and Peterson, C.H. (1984). Role of predation in organizing benthic communities of a temperate-zone seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 63–77.
- Sundbäck, K., Jönsson, B., Nilson, P. and Lindström, I. (1990). Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: An experimental study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 261–74.
- Ter Braak, C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5): 1167–1179.