

Estructura trófica infralitoral de la bahía de Santander.

M. Lastra, J. Palacio, A. Sanchez & J. Mora

Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología.
Universidad de Santiago de Compostela. La Coruña, España

Abstract : Subtidal benthic fauna of Santander Bay (N of Spain) has been studied on the basis of its trophic composition. Distribution and dominance data of trophic levels show high dominance of deposit-feeders throughout the study area. These dominances are due to Crustaceans in the oceanic influenced area and to Polychaetes at the inner part of the bay.

Correlations between physico-chemical parameters and stations reveal organic matter, silt and clay contents as discriminant parameters in trophic group distribution.

Résumé : La composition trophique de la macrofaune des substrats meubles infralittoraux a été étudiée en baie de Santander (N de l'Espagne). Des données sur la distribution et la dominance des groupes trophiques obtenues en fonction de groupes faunistiques montrent des fortes dominances des dépositivores dans l'aire étudiée ; ces dominances sont dues aux Crustacés dans la zone d'influence océanique et aux Polychètes dans la partie intérieure de la baie.

Les corrélations entre les paramètres physico-chimiques et les stations montrent que les paramètres déterminants de la distribution des groupes trophiques sont la matière organique et les pélites (limons et argiles).

INTRODUCCION

El estudio de la diversificación trófico-estructural de las comunidades bentónicas es de una gran importancia en la ecología descriptiva dado que permite apreciar características no valorables a partir de los parámetros convencionales destinados al estudio del funcionamiento de ecosistemas (Diversidad, Equitatividad, Riqueza específica, etc.).

El conocimiento de los distintos grupos tróficos da idea del modo y nivel de aprovechamiento de la energía dominante en el medio, a partir de lo cual podemos inferir el grado de estructuración y optimización de la comunidad animal, partiendo de la base de que a mayor complejidad trófica y presencia de los niveles superiores (carnívoros), mayor será el grado de estructuración (Odum, 1971 ; Bianchi & Morri, 1985). Por estructuración entendemos el mayor o menor número de interrelaciones establecidas entre las especies o de las especies con el medio.

Por otra parte el análisis de la estructura trófica puede darnos una información indirecta sobre las características físicas del medio, dado que éstas condicionan la presencia de especies con morfología funcional adecuada a optimizar la captación del alimento.

El objetivo del presente trabajo es establecer criterios de diferenciación de las poblaciones bentónicas de un sistema estuárico partiendo exclusivamente del comportamiento trófico y ecológico de las especies. Comparamos los resultados con los obtenidos a partir de los parámetros físico-químicos del medio y de los datos faunísticos cuantitativos.

MATERIAL Y METODOS

Tomamos como estudio previo la cartografía biosedimentaria de la bahía de Santander (Lastra *et al.*, 1990), realizada a partir de 46 puntos distribuidos por el área infralitoral (Fig. 1), utilizando una draga Van Veen de 0.05 m², recogiendo 1/4 m² de superficie y tamizándose las muestras con malla de 1 mm.

En lo que se refiere a comunidades, los resultados revelaron la presencia de dos zonas bien diferenciadas :

- un área de influencia oceánica sometida a un elevado hidrodinamismo, de granulometría fundamentalmente arenosa, con profundidades entre 1.5 y 25 m, y pobre en materia orgánica (0.07-0.99 %) sobre la que se asienta una comunidad reducida, dominada fundamentalmente por crustáceos (pagúridos anfípodos y cumáceos).

- un área interna, con profundidades entre 1.5 y 15 m, contenidos en materia orgánica entre 0.1 y 4.24 % y fondos heterogéneos sobre los que se asienta una comunidad de *Abra* con una facies de *Melinna palmata* en el tercio interno. Existe también un área de ecotono que aparece al dirigirse hacia la comunidad vecina y en las zonas próximas a las plataformas intermareales arenosas que ocupan el Sur de la bahía.

Grupos tróficos

La capacidad de muchas especies de variar sus métodos de alimentación para adaptarse a los cambios de nutrientes hace muy compleja su clasificación trófica (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Wolff, 1983). Dado que no existe bibliografía disponible que analice el comportamiento trófico de todas las especies incluidas en este trabajo, en algunos casos hemos recurrido a generalizaciones establecidas sobre taxones cuyas especies poseen similares comportamientos alimenticios :

Decápodos.- (En general) oportunistas omnívoros con preferencia por la alimentación de origen animal y con tendencias predatoras.

Anfípodos.- Salvo las especies en las cuales se ha dispuesto de información, son considerados como oportunistas con preferencia por la alimentación detritívora y necrófaga (la cual puede ser asumida como una variante de la alimentación detritívora).

Pagúridos.- Detritívoros.

Cumáceos.- Detritívoros.

Tanaidáceos.- Detritívoros.

Nemertinos.- Carnívoros.

Cnidarios.- Suspensívoros.

En todo caso, y en base a las fuentes bibliográficas, hemos procurado referirnos a la dieta preferente de las especies, dado que muchas de ellas, potencialmente, pueden aprovechar distintas fuentes de alimento, teniendo además en cuenta el tipo de sustrato sobre el que se encontraban. Como adenda a este trabajo incluimos el listado de especies, señalando en cada caso el grupo trófico al que han sido asignadas.

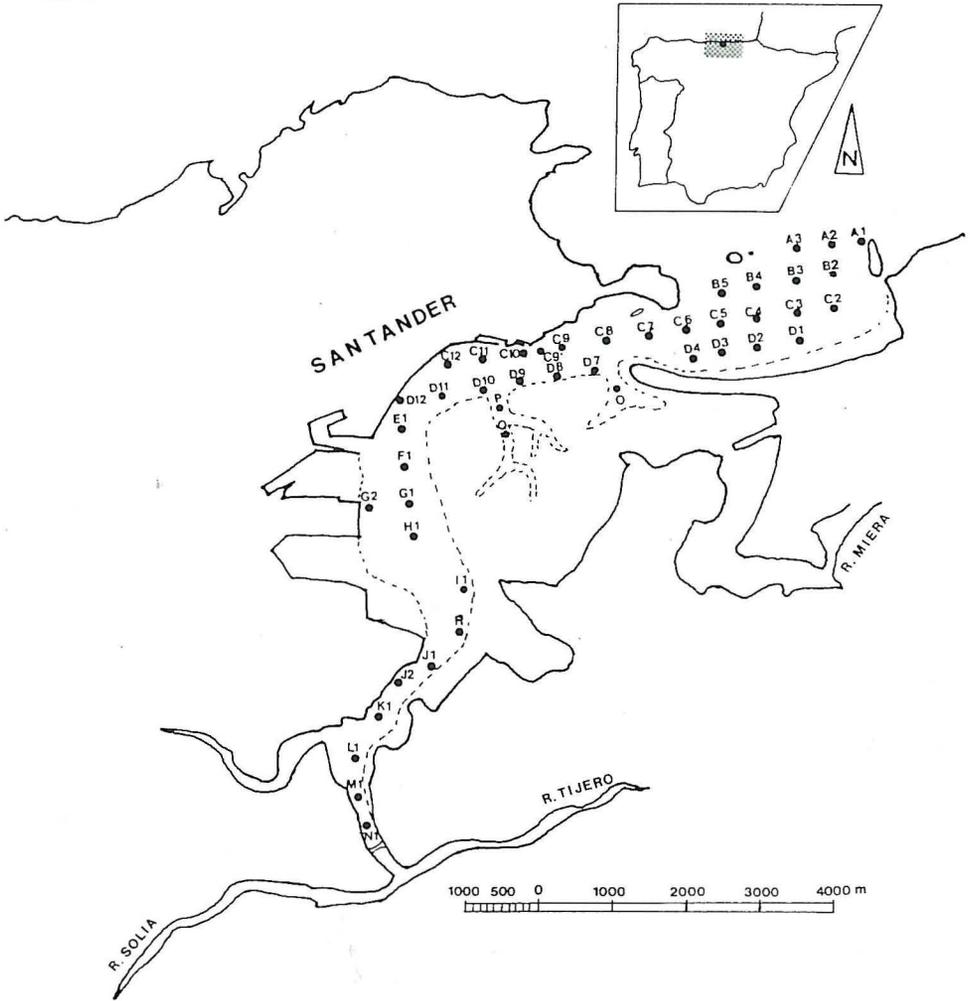


Fig. 1 : Distribución de las estaciones de muestreo.

En la clasificación de los sistemas alimenticios de las especies, hemos adoptado los grupos establecidos por Fauchald y Jumars (1979) para los gusanos Poliquetos, esto es, carnívoros, detritívoros (depositívoros superficiales), sedimentívoros (depositívoros subsuperficiales), suspensívoros, herbívoros y omnívoros.

Grupos ecológicos

El método de los grupos ecológicos se puso a punto en el laboratorio de Oceanografía biológica de la Universidad de Bretaña Occidental, siendo aplicado a distintos sectores de

las costas bretonas (Hily, 1984 ; Marc, 1986). Este método define 5 grupos ecológicos en relación con la eutrofización del medio:

- Grupo I : especies sensibles a la polución. Son las que primero desaparecen de la población.
- Grupo II : especies indiferentes a la polución. Sufren débiles variaciones numéricas en el gradiente de polución.
- Grupo III : especies tolerantes al exceso de materia orgánica. Se ven estimuladas por el enriquecimiento orgánico.
- Grupo IV : especies de ciclo corto con comportamiento oportunista. Dominantes en zonas contaminadas.
- Grupo V : especies oportunistas de medios contaminados. Solo proliferan en sedimentos reducidos hasta la superficie.

Análisis de los datos

En primer lugar se establecieron las dominancias de los distintos grupos tróficos en cada una de las estaciones y las correlaciones entre las abundancias de estos y los parámetros del medio a través del coeficiente de correlación no paramétrica de Spearman (r_s) (Sokal & Rohlf, 1979).

Para el tratamiento numérico, a la matriz formada con los efectivos de los distintos grupos tróficos (transformación $\log_{10}(x+1)$ en las estaciones, se aplicaron técnicas multivariantes a través del análisis factorial de correspondencias (AFC). Esta técnica tiene como característica más interesante la de hacer jugar un papel simétrico a los casos y las observaciones (Gil, 1978), lo cual permite estudiar afinidades entre las variables, las observaciones, y ambas entre si. De esta manera se obtuvo una ordenación de los puntos de muestreo en función de su estructura trófica.

Así mismo, se valoró el grado de asociación entre los parámetros del medio y la ordenación obtenida, para lo cual se valoró el grado de correlación entre las coordenadas de las estaciones sobre los ejes I y II y los valores de los parámetros físico-químicos (profundidad, % de pelitas, tamaño medio de grano, C orgánico y Carbonatos). Robertson *et al.* (1989) Basford *et al.* (1989) y Eleftheriou & Basford (1989) aportan ejemplos del uso de esta técnica para estudios bentónicos en el Mar del Norte.

RESULTADOS

En la figura 2 (a y b) se representan las dominancias de los distintos grupos tróficos en función de sus efectivos.

Detritívoros.- (Fig. 3) Podemos observar que son el único grupo con presencia en todos los ambientes muestreados ; esta presencia se establece en función de varios taxones según las distintas áreas. En la zona de influencia oceánica de la bahía (estaciones situadas al Este del punto C-8), con fondos de clasificación granulométrica arenosa y sometida a fuerte

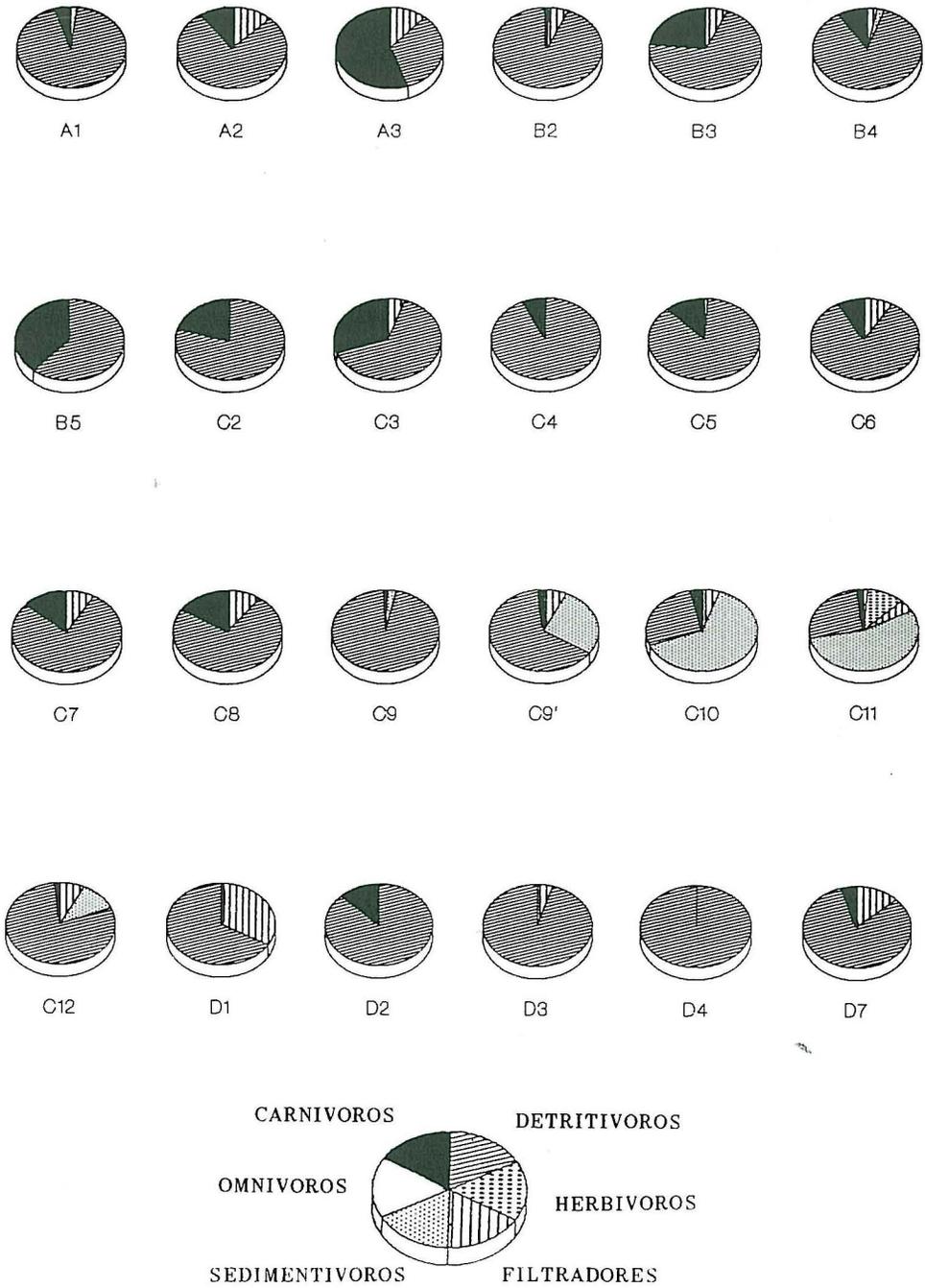


Fig. 2a : Dominancia de los distintos grupos tróficos en función de sus efectivos.

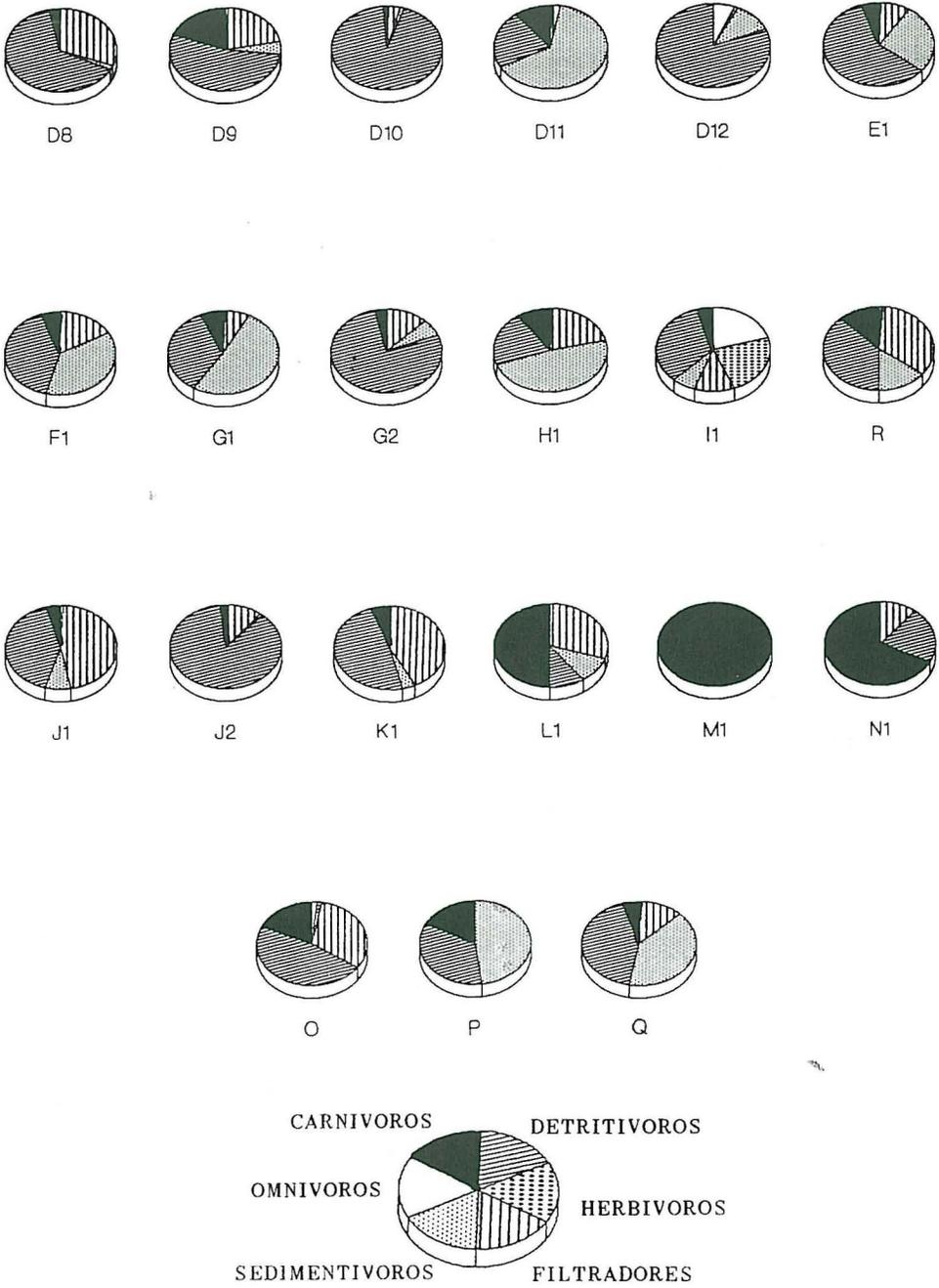


Fig. 2b : Dominancia de los distintos grupos tróficos en función de sus efectivos.

hidrodinamismo, los anfípodos y pagúridos son los grupos faunísticos a partir de los cuales se establece la dominancia de los detritívoros.

En las estaciones localizadas en las zonas internas de la bahía, sobre fondos heterogéneos con contenidos significativos de pelitas y materia orgánica, la dominancia de los detritívoros está en función de los poliquetos, con fuertes presencias de especies como *Melinna palmata*, *Audouinia tentaculata*, *Spiochaetopterus costarum* y distintas especies de las Familias *Cirratulidae* y *Spionidae*. Los moluscos contribuyen a la presencia de los detritívoros, en menor escala, a través de especies de la Familia *Nuculidae* (*Nucula turgida*) y *Semelidae* (*Abra alba*), además de la presencia de dos prosobranquios ubiqüistas : *Nassarius reticulatus* y *N. pygmaeus*.

Se encontró una correlación positiva entre la distribución de este grupo y el contenido en limos y arcillas ($\Gamma_s = 0.355$) y el % de C orgánico ($\Gamma_s = 0.398$), siendo negativa la correlación establecida con los carbonatos ($\Gamma_s = - 0.357$). En los tres casos la significación fue superior al 99 %.

Sedimentívoros.- (Fig. 4) El área comprendida al Oeste del transecto definido por las estaciones C-8 y D-8 marca la zona de aparición de los sedimentívoros. Podemos considerar que la presencia de los sedimentívoros está relacionada con niveles de pelitas por encima del 15 % y contenidos en materia orgánica por encima del 2 %.

Aunque solo dominan con claridad en la zona central de la bahía (estaciones C-10, C-11, D-11, G-1, H-1 y P), su presencia es prácticamente constante en todos los ambientes de la zona interna. El grupo faunístico dominante entre los sedimentívoros son los poliquetos, fundamentalmente a partir de las familias *Capitellidae* (*Nótomastus latericeus*, *Heteromastus filiformis*, *Mediomastus fragilis*) y *Maldanidae* (*Euclymene oerstedii*).

La distribución de este grupo presenta mayores correlaciones con el % de pelitas ($\Gamma_s = 0.535$), el C orgánico ($\Gamma_s = 0.567$) y los carbonatos ($\Gamma_s = 0.407$) que las encontradas para los detritívoros.

Suspensívoros.- (Fig. 5) Este nivel trófico está presente en casi todos los ambientes de la bahía, pero con una dominancia menor que los detritívoros o sedimentívoros. Los moluscos bivalvos son el grupo faunístico más representativo. También los Ascidiaceos contribuyen de forma muy importante a la presencia de los suspensívoros en las estaciones del tercio interno de la bahía (*Asciella aspersa*). Los poliquetos están prácticamente ausentes del grupo, con tan solo la presencia de algunos ejemplares de la familia *Sabellidae* (*Sabella pavonina*).

Este grupo presenta fuertes correlaciones positivas con el % de pelitas ($\Gamma_s = 0.595$) y el C orgánico ($\Gamma_s = 0.559$).

Carnívoros.- (Fig. 6) Este nivel trófico está presente en toda la zona de estudio aunque no domina en prácticamente ninguna estación. Los poliquetos y nemertinos son los taxones que integran este grupo a partir de varias especies de las familias *Nereidae*, *Nephtyidae*, *Glyceridae* y *Phylodocidae*. En la zona expuesta a la acción oceánica el Poliqueto *Nephtys cirrosa* es el único representante de este nivel trófico.

Omnívoros y herbívoros.- Son dos niveles de escasa importancia, representados fundamentalmente por poliquetos de la familia *Eunicidae* (*Lumbrinereis spp.*), *Nereidae*

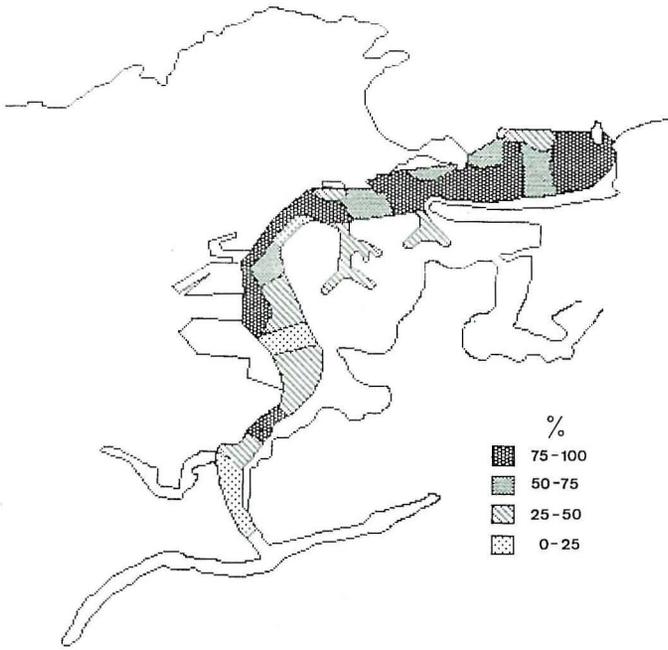


Fig. 3 : Distribución espacial de los detritívoros en la bahía de Santander.

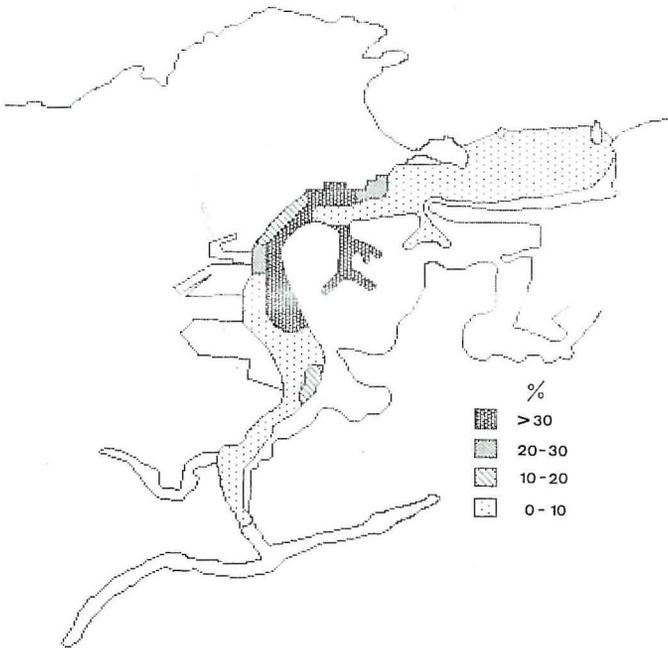


Fig. 4 : Distribución espacial de los sedimentívoros en la bahía de Santander.

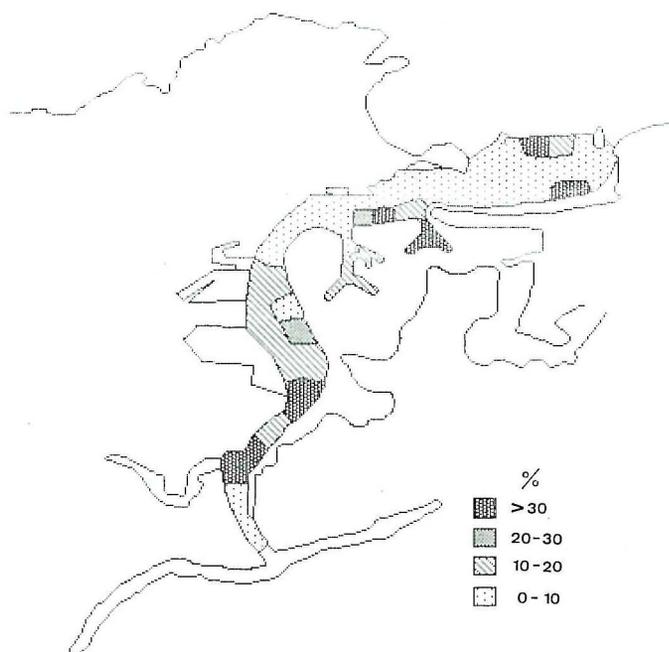


Fig. 5 : Distribución espacial de los suspensivos en la bahía de Santander.

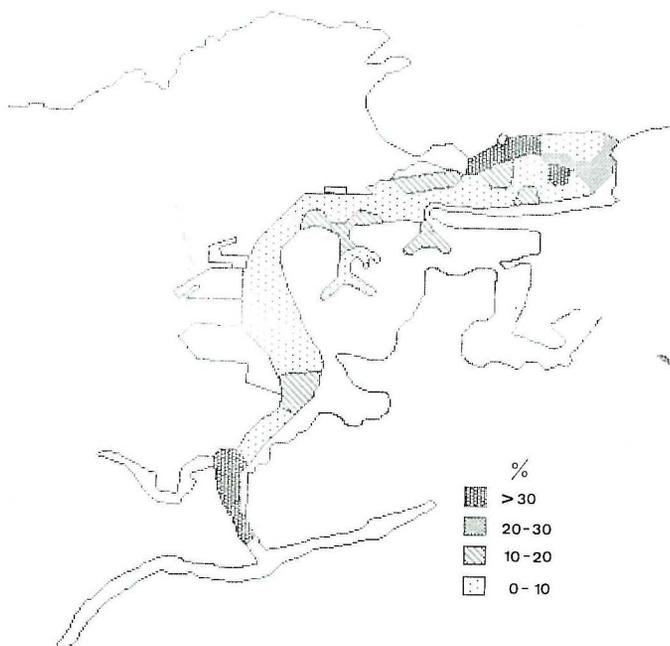


Fig. 6 : Distribución espacial de los carnívoros en la bahía de Santander.

(*Platynereis dumerilii*) y anfípodos (*Gammarus locusta*), presentes fundamentalmente en zonas de deposición del tercio interno de la bahía.

Grupos ecológicos

La zona de influencia oceánica está ocupada fundamentalmente por especies del grupo I, en función básicamente de los anfípodos y cumáceos que la ocupan (*Bathyporeia elegans*, *Urothoe pulchella*, *U. brevicornis*, *Cumopsis sp.*, *Leucothoe incisa*, *Hippomedon denticulatus*).

La zona interna presenta un elevado número de especies de los grupos II (*Nephtys hombergii*, *Marphysa bellii*, *Lucinoma borealis*, *Glycera convoluta*), III (*Spio filicornis/martiniensis*, *Notomastus latericeus*, *Apeudes latreilli*, *Perinereis cultrifera*, *Platynereis dumerilii*, *Cerastoderma edule*, *Mysella bidentata*) y IV (*Polycirrus sp.*, *Audouinia tentaculata*).

Ordenación: AFC

La figura 7 muestra la disposición de las estaciones y los niveles tróficos con respecto a los ejes I y II. La tabla 1 muestra los parámetros matemáticos explicativos del AFC.

Dada la débil inercia absorbida por los ejes III y IV, ambos fueron excluidos de la representación.

TABLA I

Inercias aportadas por los diferentes ejes en el AFC.

	Inercia	Inercia acumulada
Eje I	47.4 %	47.4 %
Eje II	23.0 %	70.4 %
Eje III	12.9 %	83.3 %
Eje IV	9,7 %	93.0 %

La ordenación ofrece un gradiente en forma de V que se dispone desde el sector negativo del eje I y positivo del eje II hasta el sector positivo de ambos ejes, sin que a priori podamos establecer agrupamientos evidentes de las estaciones. Aplicando el método de las elipses de confianza (Sokal & Rohlf, 1979) a las mismas estaciones que habían formado agrupamientos significativos en función de los parámetros del medio y de las especies

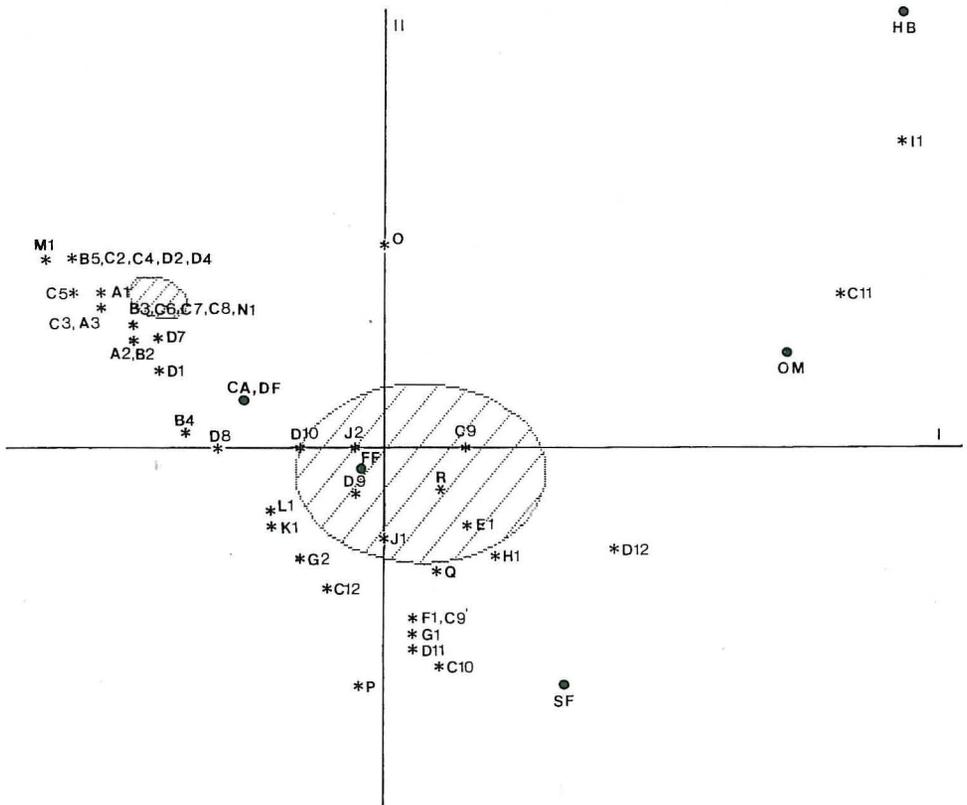


Fig. 7 : Análisis factorial de correspondencias (AFC) de las estaciones en función de los efectivos de los distintos grupos tróficos : (DF) detritívoros, (SF) sedimentívoros, (FF) suspensívoros, (CA) carnívoros, (OM) omnívoros, (HB) herbívoros.

(Lastra *et al.*, 1990), obtenemos dos elipses claramente separadas a un nivel de significación del 99 %.

La elipse situada en el sector negativo del eje I y positivo del eje II corresponde a las estaciones del sector de influencia oceánica de la bahía, localizadas al Este de la estación C-8, con fondos predominantemente arenosos. Dada la proximidad, dentro de la ordenación, de los carnívoros y los detritívoros, podemos afirmar que estos dos niveles son los dominantes en la zona, lo cual podemos confirmar en el análisis de las figuras 2a y 2b.

La segunda elipse, localizada en la zona central del diagrama, corresponde a las estaciones de la zona interna de la bahía (al Oeste de la estación C-8), caracterizada por el predominio de los detritívoros, sedimentívoros y suspensívoros. La presencia de omnívoros y herbívoros es accidental y por lo tanto provoca el alejamiento de las estaciones en que aparecen (1-1, C-11).

Correlación con los parámetros

La Tabla 2 muestra las correlaciones entre las coordenadas de los ejes I y II y los valores de los parámetros medioambientales. El % C y el % de pelitas (limos + arcillas) están fuertemente correlacionados positivamente con el eje I ($P < 0.01$), y de forma más débil ($P < 0.05$) con el eje II ; estas dos variables están a su vez fuertemente correlacionadas entre si ($\Gamma_s = 0.93$). Los carbonatos y la profundidad muestran correlaciones negativas con el eje I ($P < 0.05$).

Estos resultados indican que los parámetros determinantes en la distribución de los niveles tróficos en las estaciones son el contenido en C orgánico y las pelitas. Con respecto al contenido en carbonatos y profundidad, hablar de estos dos parámetros implica hablar de las condiciones de la zona de influencia oceánica, con elevado hidrodinamismo y fondos de arenas fundamentalmente organógenas.

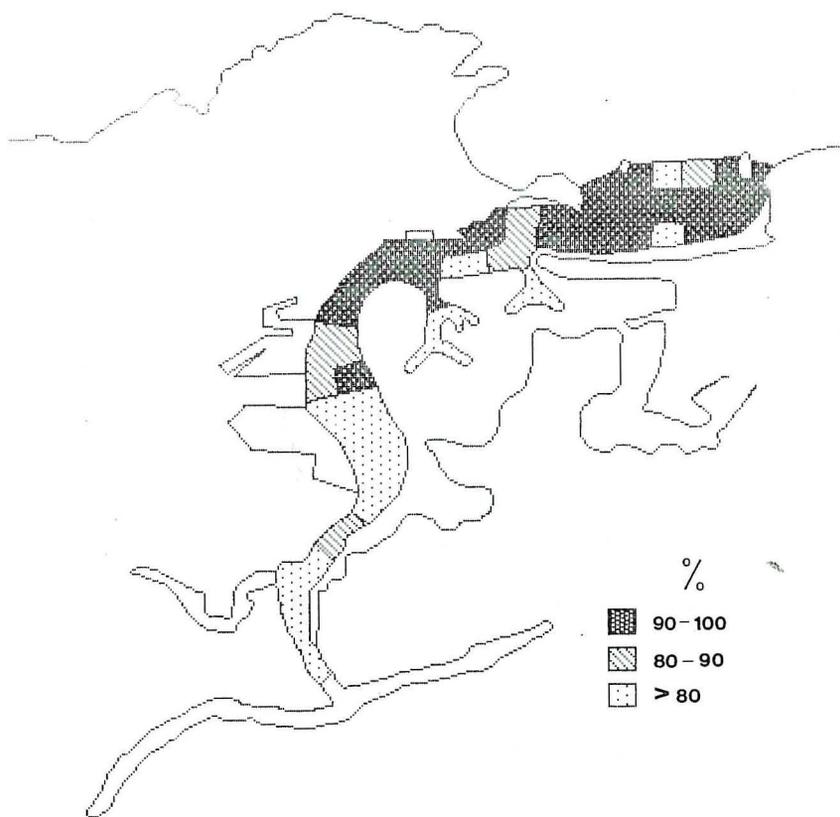


Fig. 8 : Distribución espacial de los valores del índice trófico de Wildish en la bahía de Santander.

TABLA II

Correlaciones entre las coordenadas de las estaciones en el AFC y los parámetros del medio : (Prof) profundidad, (C org) carbono orgánico, Pelitas (limos + arcillas), ($\text{CO}_3^{=}$), (ϕ) tamaño medio de grano. ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$.

	Prof.	C org.	Pelitas	$\text{CO}_3^{=}$	ϕ
Eje I	0.307*	0.528**	0.524**	- 0.329*	0.068
Eje II	0.267	- 0.372	- 0.359*	0.169	0.053

Índice trófico

El índice de Wildish (1985) se basa en la relación $\text{TR \%} = D \cdot 100 / (D + S)$, donde D y S son el número, riqueza específica o producción de los depositívoros (superficiales y sub-superficiales) y suspensívoros, respectivamente. Según los valores obtenidos en función de los ind/m², diferenciamos dos zonas en el sublitoral de la bahía de Santander (Fig. 8) :

- Zona de influencia oceánica y zona media de la bahía.
- Tercio interno de la bahía y canales de desagüe de las plataformas intermareales.

El límite entre estas dos zonas se establece en torno a la estación E-1.

DISCUSION

La ordenación obtenida en el AFC implica que las poblaciones diferenciadas por Lastra *et al.* (1990) en función de la composición faunística y de los parámetros físico-químicos del medio se ve también reflejada en la estructura trófica.

Al igual que en otros sistemas sublitorales estuáricos descritos por distintos autores (Watling, 1975 ; Maurer *et al.*, 1979 ; Gaston *et al.* 1988 ; Gaston & Nasci, 1988 ; Le Bris, 1988 ; Curras 1990) los grupos tróficos dominantes son los detritívoros y los sedimentívoros. La presencia de suspensívoros sólo es significativa en las zonas internas de la bahía (al Sur de estación F-1), en especial en zonas donde la velocidad de corriente y la proporción de partículas en suspensión es elevada (Pearson, 1971). Los valores del índice trófico de Wildish, basados en la densidad de depositívoros y suspensívoros, resultan semejantes a los calculados por este autor para las zonas arcillosas de la bahía de Fundy e inferiores a los calculados para el resto de las áreas de esta bahía.

Sobre los sustratos móviles, se admite generalmente que los principales factores que condicionan la repartición de los distintos niveles tróficos son la estabilidad sedimentaria y los flujos de materia orgánica. Es, por otra parte, bien conocida la relación que existe entre la abundancia de detritívoros y la fracción pelítica del sedimento (Sanders, 1958 ; Pearson, 1971). Cornet (1986) indica que los suspensívoros toman el relevo cuando las tasas de ele-

mentos finos descienden. En general se considera que los detritívoros prevalecen en ambientes de baja energía donde la materia orgánica llega a la comunidad bentónica simplemente por gravedad (Bianchi & Morri, 1985); esto implica que el sistema se mantiene a partir de la energía química contenida en la materia orgánica que llega al fondo en forma de "nieve orgánica" (Peres, 1976).

Las correlaciones positivas que hemos encontrado entre los principales grupos tróficos (detritívoros, sedimentívoros y Suspensívoros) y los contenidos en pelitas se corresponden con los resultados obtenidos por distintos autores (Pearson, 1971; Eleftheriou & Basford, 1989).

Hartley (1984) encuentra una correlación positiva entre el porcentaje de sedimentívoros y el porcentaje de fangos en el sedimento, mientras que los detritívoros y suspensívoros mostraban una correlación negativa.

Nosotros hemos encontrado además una elevada correlación negativa entre el contenido en carbonatos y la distribución de detritívoros y sedimentívoros, explicable a partir del hecho de que, dada la naturaleza organógena de las arenas, el % de carbonatos es un índice del contenido de esta fracción y por tanto su comportamiento es contrario al de los limos y la materia orgánica.

En nuestro caso, el dominio de los detritívoros se mantiene tanto en las zonas con elevados contenidos de partículas finas, como en las zonas con elevados contenidos en arenas y mínimos de materia orgánica, estando prácticamente ausentes de estas zonas las especies filtradoras. La principal diferencia entre la comunidad de detritívoros establecida en la zona de influencia oceánica y las presentes en las zonas limosas se ve reflejada en la composición específica.

Las comunidades de detritívoros de las áreas con mayor fracción fina están fuertemente dominada por los poliquetos. Por el contrario, la comunidad de arenas, sometida a elevado hidrodinamismo está fuertemente dominada por crustáceos tales como anfípodos (*Haustoridae*, *Corophidae*), cumáceos (*Iphinoe trispinosa*) y pagúridos (*Diogenes pugillator*) además del poliqueto *Nephtys cirrosa* como representante del grupo de los carnívoros. Dado el elevado hidrodinamismo y limpieza de este tipo de fondos ¿qué es lo que estos organismos utilizan como fuente de alimentación?. Dado que los detritívoros obtienen principalmente su alimento de la capa superficial del sedimento, la dominancia de este grupo en zonas con mínimos valores de materia orgánica puede considerarse un suceso paradójico. Maurer *et al.* (1979) y Wolff (1983) concluyen que estas especies presumiblemente se alimentan de microbios, diatomeas, dinoflagelados y meiofauna, a lo cual cabría añadir un evidente aporte de materia orgánica en fase de degradación procedente de la actividad humana y que permite la aparición de elevadas densidades de crustáceos típicamente necrófagos (*Paguridae*).

La escasez de suspensívoros (en especial poliquetos) en zonas de elevado y moderado hidrodinamismo parece estar en contradicción con los postulados de diferentes autores (Wildish, 1977; Pearson & Rosenberg, 1987) según los cuales estos medios favorecen la presencia de suspensívoros debido a la elevada disponibilidad de alimento transportado por las corrientes. Para la zona de influencia oceánica, la ausencia de este grupo puede deberse

a la evidente inestabilidad del sustrato. Las perturbaciones medioambientales pueden alterar la disponibilidad relativa del alimento para las especies de una comunidad determinada, lo cual conduce a que unas se vean favorecidas con respecto a otras, lo cual da lugar a una variación en la composición específica (Pearson & Rosenberg, *opus cit*). Rees *et al.* (1977) indican que estas zonas de sedimentos inestables, únicamente contienen especies que podríamos considerar como excavadoras y organismos móviles muy resistentes a las perturbaciones ocasionadas por los temporales y los fuertes hidrodinamismos.

En la zona media de la bahía, en el sector comprendido entre las estaciones C-8 y F-1, la escasez de suspensívoros (en especial poliquetos) puede estar en relación con la hipótesis de "amensalismo de grupo trófico" (Rhoads & Young, 1970) según la cual la modificación del medio bentónico por los depositívoros, provoca la exclusión de muchos suspensívoros y epifauna sesil. El índice de Wildish permite diferenciar claramente dos zonas en la bahía de Santander a partir de las presencias de estos dos grupos tróficos.

Con respecto a los grupos ecológicos, su distribución se ajusta al modelo descrito por Hily (1984) en el puerto de Brest. Las especies del grupo I dominan en las zonas de mayor granulometría, pobres en materia orgánica, de la zona de influencia oceánica de la bahía. Las especies de los grupos III y IV se reparten la dominancia de los fondos heterogéneos de la zona media e interna, con mayores presencias sobre el transecto C, próximo a la zona portuaria y en el canal del tercio interno de la bahía.

CONCLUSIONES

La dominancia generalizada de los detritívoros y sedimentívoros y la escasa presencia de carnívoros y suspensívoros en la zona media y de influencia oceánica del infralitoral de la bahía, permite afirmar que la estructura trófica de estas áreas está pobremente organizada, es decir, no parece haber un elevado número de interrelaciones en la explotación del medio por parte de las especies. La significativa presencia de suspensívoros en el tercio interno, implica un mayor nivel de estructuración de la comunidad.

En general, la dominancia de especies detritívoras pertenecientes a los grupos ecológicos III y IV en la zona interna, puede interpretarse como un índice del desequilibrio de las poblaciones.

Resumen : Se aborda el estudio de la composición trófica de los fondos sumareales de la bahía de Santander. Los datos sobre la distribución y dominancia de los diferentes grupos tróficos ponen de manifiesto el predominio de los detritívoros en todo el área de estudio, obtenido en función de diferentes grupos faunísticos : crustáceos en el área de influencia oceánica ; poliquetos en la zona interna de la bahía.

Las correlaciones obtenidas evidencian que los parámetros del medio determinantes en la distribución de los grupos tróficos son el contenido en materia orgánica y el porcentaje de limos y arcillas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se llevó a cabo gracias a las aportaciones de la Fundación Leonardo Torres-Quevedo de la Universidad de Cantabria.

Catálogo de especies

Listado de las especies incluidas en este estudio (D = detritívoros, S = sedimentívoros, F = suspensívoros, C = carnívoros, O = omnívoros, H = herbívoros).

MOLUSCOS			
<i>Abra alba</i>	D	<i>Natica alderi</i>	C
<i>Abra nitida</i>	D	<i>Notirus irus</i>	F
<i>Abra tenuis</i>	D	<i>Nucula turgida</i>	D
<i>Acanthocardia tuberculata</i>	F	<i>Odostomia sp</i>	O
<i>Akera bullata</i>	C	<i>Onoba semicostata</i>	D
<i>Anomia ephippium</i>	F	<i>Pandora albida</i>	F
<i>Bittium reticulatum</i>	D	<i>Parvicardium exiguum</i>	F
<i>Calliste chione</i>	F	<i>Parvicardium scabrum</i>	F
<i>Calyptrea chinensis</i>	F	<i>Philine aperta</i>	C
<i>Cerastoderma edule</i>	F	<i>Ringicula auriculata</i>	C
<i>Corbula gibba</i>	F	<i>Rissoa parva</i>	D
<i>Cultellus pellucidus</i>	F	<i>Scaphander lignarius</i>	C
<i>Cylichna cylindracea</i>	C	<i>Solen marginatus</i>	F
<i>Digitaria digitaria</i>	F	<i>Spherocardium paucicostatum</i>	F
<i>Divaricella divaricata</i>	F	<i>Spisula elliptica</i>	F
<i>Donax vittatus</i>	F	<i>Tellina compressa</i>	D
<i>Dosinia lupinus</i>	F	<i>Tellina pygmaea</i>	D
<i>Ensis ensis</i>	F	<i>Tellina tenuis</i>	D
<i>Ensis siliqua</i>	F	<i>Thracia phaseolina</i>	F
<i>Facelina auriculata</i>	C	<i>Thyasira flexuosa</i>	D
<i>Gari fervensis</i>	F	<i>Trivia monacha</i>	C
<i>Hydrobia ulvae</i>	D	<i>Turbonilla sp</i>	C
<i>Kellia suborbicularis</i>	F	<i>Venerupis aurea</i>	F
<i>Laevicardium crassum</i>	F	<i>Venerupis decussata</i>	F
<i>Lepton squamosum</i>	F	<i>Venerupis pullastra</i>	F
<i>Lucinoma borealis</i>	F	<i>Venerupis rhomboideus</i>	F
<i>Lutraria lutraria</i>	F	<i>Venus ovata</i>	F
<i>Mactra corallina</i>	F	<i>Venus striatula</i>	F
<i>Mangelia coarctata</i>	C	<i>Venus verrucosa</i>	F
<i>Modiolus modiolus</i>	F		
<i>Montacuta ferruginosa</i>	F	POLIQUETOS	
<i>Montacuta sp</i>	F	<i>Aonides oxicephala</i>	D
<i>Musculus marmoratus</i>	F	<i>Audouinia tentaculata</i>	D
<i>Mysella bidentata</i>	F	<i>Capitella capitata</i>	S
<i>Nassarius pygmaeus</i>	D	<i>Chaetopterus variopedatus</i>	F
<i>Nassarius reticulatus</i>	D	<i>Chaetozone setosa</i>	D
		<i>Cirratulus chrysoderma</i>	D

<i>Cirratulus filiformis</i>	D	<i>Sthenelais boa</i>	C
<i>Dasychone lucullana</i>	F		
<i>Diopatra neapolitana</i>	O	CRUSTACEOS	
<i>Dispio uncinata</i>	D	<i>Ampelisca brevicornis</i>	D
<i>Eteone pycta</i>	C	<i>Anapagurus hyndmani</i>	D
<i>Eteone siphonodonta</i>	C	<i>Apseudes latreilli</i>	D
<i>Euclymene oerstedii</i>	S	<i>Athanas nitescens</i>	C
<i>Euclymene santanderensis</i>	S	<i>Atylus falcatus</i>	D
<i>Glycera capitata</i>	D	<i>Bathyporeia elegans</i>	D
<i>Glycera cf. gigantea</i>	D	<i>Carcinus maenas</i>	C
<i>Glycera convoluta</i>	C	<i>Cirolana cranchi</i>	D
<i>Glycera unicornis</i>	D	<i>Corophium sextonae</i>	D
<i>Glycinde nordmanni</i>	C	<i>Diastylis bradyi</i>	D
<i>Harmothoe sp</i>	C	<i>Diastylis rugosa</i>	D
<i>Heteromastus filiformis</i>	S	<i>Diogenes pugilator</i>	D
<i>Gyptis capensis</i>	C	<i>Eupagurus bernhardus</i>	D
<i>Jasmineira cf. caudata</i>	F	<i>Eurydice sp</i>	D
<i>Lumbrinereis fragilis</i>	C	<i>Gammarella fucicola</i>	D
<i>Lumbrinereis latreilli</i>	C	<i>Gammarus locusta</i>	H
<i>Magellona alleni</i>	D	<i>Gastrosaccus sanctus</i>	O
<i>Magelomma vesiculosum</i>	F	<i>Hippomedon denticulatus</i>	D
<i>Marphisa bellii</i>	O	<i>Iphinoe tenella</i>	D
<i>Mediomastus fragilis</i>	S	<i>Iphinoe trispinosa</i>	D
<i>Melinna palmata</i>	D	<i>Leptocheirus pilosus</i>	D
<i>Myxicola infundibulum</i>	F	<i>Leucothoe incisa</i>	D
<i>Neanthes caudata</i>	C	<i>Liocarcinus arcuatus</i>	C
<i>Neanthes irrorata</i>	H	<i>Liocarcinus pusillus</i>	C
<i>Nephtys cirrosa</i>	C	<i>Liocarcinus vernalis</i>	C
<i>Nephtys hombergi</i>	C	<i>Macropodia rostrata</i>	C
<i>Notomastus latericeus</i>	S	<i>Nebalia bipes</i>	O
<i>Owenia fusiformis</i>	F	<i>Pariambus typicus</i>	D
<i>Pectinaria auricoma</i>	S	<i>Periculodes longimanus</i>	D
<i>Pectinaria koreni</i>	S	<i>Phtisica marina</i>	C
<i>Perinereis cultrifera</i>	H	<i>Pilumnus spinifer</i>	D
<i>Phylo foetida</i>	S	<i>Pinnoteres pissum</i>	O
<i>Phylodoce groenlandica</i>	C	<i>Pisidia longicornis</i>	D
<i>Pigospio elegans</i>	D	<i>Pontocrates altamarinus</i>	D
<i>Platynereis dumerilii</i>	H	<i>Pseudoprotella phasma</i>	C
<i>Polycirrus pallidus</i>	D	<i>Siphonectes dellavallei</i>	D
<i>Polycirrus tenuisetis</i>	D	<i>Siphonoecetes sabatieri</i>	D
<i>Polydora antennata</i>	D	<i>Urothoe pulchella</i>	D
<i>Polydora flava</i>	D	<i>Zenobiana prismatica</i>	D
<i>Salmacina incrustans</i>	F		
<i>Sabella pavonina</i>	F	EQUINODERMOS	
<i>Scolecopsis ciliata</i>	D	<i>Amphipolis squamata</i>	D
<i>Scoloplos armiger</i>	S	<i>Echinocardium cordatum</i>	S
<i>Sigalion mathildae</i>	C	<i>Echynociamus pusillus</i>	S
<i>Spio filicornis/martinensis</i>	D	<i>Ophiotrix fragilis</i>	D
<i>Spiochaetopterus costarum</i>	D	<i>Psamechinus miliaris</i>	O

NEMERTINOS INDET.	C	<i>Cerianthus lloydii</i>	F
TUNICADOS		PYCNOGONIDOS	
<i>Asciidiella aspersa</i>	F	<i>Achelia echinata</i>	C
		<i>Achelia hispida</i>	C
CNIDARIOS		<i>Achelia longipes</i>	C
<i>Actinia sp</i>	F	<i>Anaplodactylus petiolatus</i>	C

BIBLIOGRAFIA

- BASFORD, D., A. ELEFTHERIOU & D. RAFFAELLI, 1989. The epifauna of the northern North Sea (56° 61'). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 69 : 387-407.
- BIANCHI, C.N. & C. MORRI, 1985. I Policheti come descriptori della struttura trofica degli ecosistemi marini. *Oebalia*, 11 : 203-214.
- CORNET, M., 1986. Évolution des paramètres de structure des populations de mollusques bivalves des fonds à *Abra alba* au large du bassin d'Arcachon, *Vie Milieu*, 36 (1) : 15-25.
- CURRAS, A., 1990. *Estudio de la fauna bentónica de la Ría del Eo (Lugo)*. Tesis Doctoral, Universidad de Santiago de Compostela 450 pp.
- ELEFTHERIOU, A. & D.J. BASFORD, 1989. The macrobenthic infauna of the offshore northern North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 69 : 123-143.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- GASTON, G.R. & J.C. NASCI, 1988. Trophic structure of macrobenthic communities in the Calcasieu Estuary, Louisiana. *Estuaries*, 11 (3) : 201-211.
- GASTON, G.R., L.D. LEE & J.C. NASCI, 1988. Estuarine macrobenthos in Calcasieu Lake, Louisiana : Community and trophic structure. *Estuaries*, 11 (3) : 192-200.
- GIL, A., 1978. *Métodos de análisis multivariante en ecología. Aplicaciones a una comunidad herbácea heterogénea*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 271 pp.
- HARTLEY, J.P., 1984. The benthic ecology of the Forties oilfield (North sea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80 : 161-195.
- HILY, C., 1984. *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest*. Thèse à l'Université de Bretagne Occidentale, Vol. 1, 359 pp.
- LASTRA, M., J. MORA, A. SANCHEZ & J. PALACIO, 1990. Comunidades bentónicas infralitorales de la Bahía de Santander (N de España). *Cah. Biol. Mar.*, 31 : 25-46.
- LE BRIS, H., 1988. *Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la Rade de Lorient et la Baie de Vilaine*. Thèse Doct. Université de Bretagne Occidentale, 311 pp.
- MARC, N., 1986. *Suivi écologique des plages de la côte nord de Bretagne*. Mémoire de fin d'études, Université de Bretagne Occidentale, 84 pp.
- MAURER, D., L. WATLING, W. LEATHEM & P. KINNER, 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36 : 125-155.
- ODUM, E.P., 1971. *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders Company. Philadelphia, London, Toronto, 574 pp.
- PEARSON, T.H., 1971. The benthic ecology of loch Linnhe and loch Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. III. The effect on the benthic fauna of the introduction of pulp mill effluent. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 6 : 213-233.
- PEARSON, T.H. & R. ROSENBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16 : 229-311.
- PEARSON, T.H. & R. ROSENBERG, 1987. *Feast and famine : structuring factors in marine benthic communities*. In : Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (eds.), *Organization of communities, Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 373-395.
- PERES, J.M., 1976. *Précis d'océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, Paris, 245 pp.
- REES, E.L., A. NICHOLAIDOU & LASKARIDOU, 1977. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations. In : *Biology of organisms, 11th European Symposium on Marine Biology*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh & P.J.S. Boaden. Pergamon Press, Oxford : 465-474.
- RHOADS, D.C. & D.K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 (2) : 150-178.

- ROBERTSON, M.R., S.J., HALL & A. ELEFTHERIOU, 1989. Environmental correlates with amphipod distribution in a Scottish sea loch. *Cah. Biol. Mar.*, 30 : 243-258.
- SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3 (3) : 245-258.
- SOKAL, R.R. & J. ROHLF, 1979. *Biometry*. Blume (Ed.), Madrid, 839 pp.
- WATLING, L., 1975. Analysis of structural variations in a shallow estuarine deposit-feeding community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 19 : 275-313.
- WILDISH, D.J., 1977. Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 30 : 445-454.
- WILDISH, D.J., 1985. Geographical distribution on macrofauna on sublittoral sediments on continental shelves : a modified trophic ratio concept. In GIBBS, P.E. (Ed.), *Proceeding of the Nineteenth European Marine Biology Symposium*. Cambridge University Press, 335-346.
- WOLFF, W.J., 1983. Estuarine benthos. In Ketchum, B.H. (Ed.), *Estuarine and enclosed seas*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam : 151-181.