

El medio bentónico de la Ría de Ares (NO Península Ibérica)

III. Estructura y tipificación de las comunidades macrofaunales

A. SÁNCHEZ MATA & J. MORA

*Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología
Universidad de Santiago de Compostela. 15706, Santiago de Compostela. España*

(Recibido, abril de 1998. Aceptado, julio de 1998)

Resumen

SÁNCHEZ MATA, A. & MORA, J. (1998). El medio bentónico de la Ría de Ares (NO Península Ibérica): III. Estructura y tipificación de las comunidades macrofaunales. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 9: 219-235

Se han analizado las comunidades bentónicas de sustratos blandos submareales de la Ría de Ares en función de dos métodos estadísticos: de distribución de especies (ABC y rango-frecuencia), y de análisis multivariante teniendo en cuenta los factores medioambientales (DCA y DCCA). El segundo método, en el que las especies constituyen una variable dependiente es mucho más preciso a la hora de discriminar entre estaciones de muestreo que el método distribucional. Se encontró que las poblaciones de la Ría de Ares constituyen una manifestación particular de la transición entre las comunidades de *Abra*, *Venus* y *Tellina*, pero, en general, con predominancia de la comunidad de *Abra alba*, propia de áreas estuáricas y protegidas.

Palabras clave: Comunidades bentónicas, estructura espacial, análisis multivariante, Ría de Ares, NO Península Ibérica.

Abstract

SÁNCHEZ MATA, A. & MORA, J. (1998). The benthic environment of Ría de Ares (NO Península Ibérica): III. Structure and types of macrofaunal communities. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 9: 219-235

The subtidal soft-bottom marine benthic communities have been analysed in Ría de Ares using two different general headings: distributional species (ABC method and rang-frequency method) and multivariate (DCA y DCCA) statistical methods. Species dependent (multivariate) methods are much more sensitive than species independent (distributional) methods in discriminating between sites. A transition between *Abra*, *Venus* and *Tellina* communities was found at the ría bottom with a general predominance of the *Abra alba* community throughout the study area, which is common in sheltered estuarine bottoms.

Key words: Benthic communities, spatial structure, multivariate analysis, Ría de Ares, NW Iberian Peninsula.

INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades bentónicas de la Ría de Ares ha sido tratada en este trabajo como parte final del estudio *Proyecto Eume: Caracterización y seguimiento del medio físico,*

impactos, recursos hídricos y biológicos de la cuenca del Eume, del Grupo de Estudios del Bentos Marino de la Universidad de Santiago. Se analiza aquí la estructura y variabilidad espacial del macrozoobentos de esta ría sobre la base de una serie de descriptores de la comunidad como

son el método ABC (curvas de comparación de abundancia y biomasa), los análisis de rango-frecuencia y los análisis multivariantes DCA y DCCA.

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología de recogida y procesado de las muestras se detalla en SÁNCHEZ MATA & MORA (1999a, b). El análisis de la comunidad se realizó a partir de los datos de abundancia y biomasa de la fauna identificada hasta nivel específico en 30 estaciones de muestreo las cuales están representadas en la Fig. 1 de la primera parte de este estudio.

Para la caracterización estructural de la comunidad se utilizaron los diagramas rango-frecuencia conjuntamente con las curvas de abundancia y biomasa y los análisis multivariantes DCA y DCCA teniendo en cuenta las variables ambientales del medio.

Diagramas rango-frecuencia

La distribución de las densidades relativas (dominancias parciales) de las especies en una muestra o en una estación da una representación que contiene más información que un índice de diversidad que condensa esta distribución en un solo valor (HILY, 1984). Diferentes modelos matemáticos (McArthur *et al.* en DAGET, 1976) de estas distribuciones que se adaptan más o menos a valores experimentales son propuestos por DAGET (1976). En este estudio, hemos utilizado los diagramas rango-frecuencia, empleados y desarrollados por FRONTIER (1975, 1976) en estudios del plancton y aplicados de forma satisfactoria en el bentos (BACHELET, 1979; HILY, 1984; LE BRIS, 1988; SÁNCHEZ MATA, 1996), los cuales dan una imagen sintética de la población que es complementaria de la de los índices de diversidad.

Las frecuencias relativas de las especies en función del rango que ocupan en orden decreciente se representan en una doble escala

logarítmica (la especie de rango 1 que ocupa el primer puesto es la de mayor frecuencia). Las curvas obtenidas traducen la estructura general de la población y sus deformaciones paralelas al índice de diversidad permiten mostrar la evolución de la población de cara a las modificaciones del estado del medio.

Método ABC

WARWICK (1986), describe este método que se funda en la comparación de la dominancia en función de la abundancia y de la biomasa. Obtiene curvas en las cuales las especies son ordenadas en función de su rango. La representación de estas curvas se efectúa colocando las especies en orden decreciente de importancia (ya sean individuos o unidades de biomasa) en el eje x, sobre una escala logarítmica y en el eje y el porcentaje de dominancia, en una escala acumulativa hasta alcanzar el 100%.

En condiciones de estabilidad, en que la comunidad se aproxima al equilibrio, la dominancia en función de la biomasa aumenta gradualmente de una especie a otra. Además, estas especies están representadas por pocos individuos, que están en equilibrio con un determinado recurso. La dominancia numérica pertenece, sin embargo, a las pequeñas especies, que no están en equilibrio con los recursos. Bajo estas condiciones, la curva esperada para la biomasa estará situada sobre la de los efectivos a lo largo de todo su recorrido, indicando una mayor diversidad numérica que aquella en función de la biomasa.

Bajo una perturbación moderada, la competencia disminuye el reparto equitativo de las dominancias numéricas, apareciendo especies con picos de abundancia, al tiempo que se reduce la biomasa. En este caso las dos curvas se cruzan más o menos veces a lo largo de su recorrido. Si la perturbación se hace más severa, aumenta la dominancia numérica de una o pocas especies pequeñas y aparecerán pocas especies de gran tamaño con baja representación, que contribuirán proporcionalmente más al total de la biomasa de la comunidad que al de la abundancia. En este

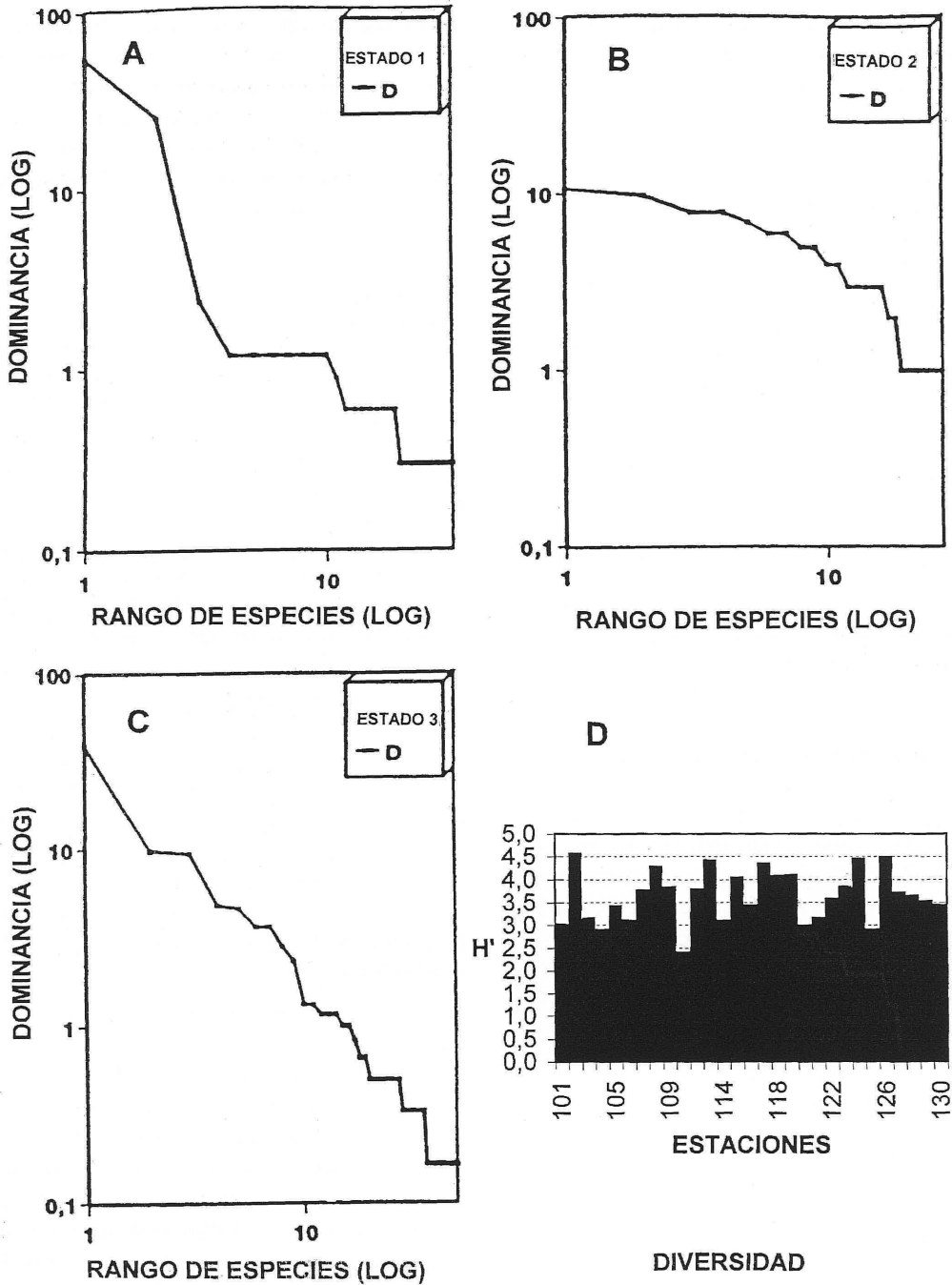


Fig. 1. Diagramas rango-frecuencia para las estaciones de la Ría de Ares. A: Estado 1. B: Estado 2. C: Estado 3. D: Indices de diversidad en el área de estudio.

caso la curva de dominancia numérica está por encima de la dominancia en función de la biomasa en toda su longitud.

Métodos de análisis multivariante

A partir de las matrices cuadradas de datos cuantitativos de frecuencias relativas específicas por estaciones de muestreo y de los valores de los parámetros fisicoquímicos del medio por estaciones de muestreo se realizó el tratamiento estadístico mediante análisis multivariante de clasificación y ordenación espacial de las muestras y de las especies. Asimismo se estudiaron las interrelaciones entre los taxones, las muestras y las variables medioambientales.

Clasificación: Índice de Bray-Curtis y dendrogramas UPGMA

Existe gran variedad de medidas de distancia, información, correlación, similitud y disimilitud para analizar el parecido entre dos muestras, considerando un conjunto de las mismas. La mayoría de estas medidas y sus propiedades son resumidas en CLIFFORD & STEPHENSON (1975). Se ha adoptado aquí la medida utilizada por BRAY & CURTIS (1957) que ha sido ampliamente probada y aplicada a diferentes conjuntos de datos por FIELD *et al.*, 1982). A este índice no le afectan las ausencias múltiples (FIELD & McFARLANE, 1968); además da más peso a las especies más abundantes que a las raras, que es lo que la mayoría de los ecólogos hacen intuitivamente. La notación del índice de Bray-Curtis es:

$$d_{jk} = \sum_{y=1}^s |Y_{ij} - Y_{ik}| / \sum_{y=1}^s (Y_{ij} + Y_{ik})$$

Y_{ij} = valor de la especie i en la muestra j .

Y_{ik} = valor de la especie i en la muestra k .

d_{jk} = disimilitud entre las muestras j y k sumado para todas las especies.

d_{jk} varía entre 0 (valores idénticos para todas las especies) y 1 (ninguna especie en común) y es el complemento de la similitud S_{jk} :

$$S_{jk} = 1 - d_{jk}$$

El índice de Bray-Curtis es algebraicamente equivalente al coeficiente de Czekanowski tal como lo utilizaron FIELD & McFARLANE (1968) y DAY *et al.* (1971). La aplicación del índice de similitud resulta en una matriz triangular en la que se comparan todas las muestras entre sí. Esta matriz se podría representar en un diagrama de retículas (SANDERS, 1958) pero es más visual si se representa en forma de dendrograma o por medio de una ordenación. Se utilizó el programa SIMINT del paquete estadístico NTSYS-pc (RHOLF, 1990) en la realización de estos análisis.

La representación de los análisis de clasificación se efectuó por medio de la técnica politécnica aglomerativa UPGMA (unweighted pair group average linkage) (SOKAL & MICHENER, 1958; LANCE & WILLIAMS, 1967; SNEATH & SOKAL, 1973). Esta representación en dendrograma maximiza la correlación cofenética, es decir, la relación entre las disimilitudes de entrada y las implicadas en el dendrograma resultante. Las estrategias de separación jerárquica que existen para generar un dendrograma a partir de la matriz de similitud son descritas en CLIFFORD & STEPHENSON (1975). Los dendrogramas tienen la ventaja de la simplicidad: las muestras son agrupadas por afinidad o diferencia, aunque los niveles de corte son arbitrarios y dependen de la conveniencia. Los dendrogramas representados en este trabajo se efectuaron con ayuda de los programas SAHN y TREE del paquete estadístico NTSYS-pc (RHOLF, 1990).

Ordenación: Análisis DCA y análisis DCCA

Las muestras estudiadas para cada uno de los 30 puntos se compararon sobre la base de su composición específica. Se despreció la estación P112, de la que sólo se disponían los datos de las variables ambientales. En los análisis de ordenación se utilizó la matriz de 151 taxones por 29 muestras. No se prescindió de las especies raras (70 especies presentes en menos del 5% de las muestras) ya que son estos taxones por su rareza en la aparición los que contribuyen en gran manera a caracterizar una comunidad.

La ordenación espacial de los individuos obtenidos en cada muestra, fue efectuada mediante el paquete integrado de programas estadísticos CANOCO (*canonical community ordination*) de TER BRAAK (1988), utilizando el análisis de correspondencias DECORANA -DCA- (HILL, 1979; HILL & GAUCH, (1980)) con la opción *detrending* mediante segmentos aconsejada por TER BRAAK (1988) para este tipo de análisis. DECORANA ordena las estaciones a lo largo de los ejes, en función de la similitud en la composición específica (HILL, 1979). Los ejes son interpretados como gradientes medioambientales y su identidad queda revelada a través de la correlación estadística entre la posición de cada estación en un eje y sus características medioambientales. Este análisis permite establecer agrupaciones de localidades sobre la base de composiciones faunísticas similares, a la vez que la observación complementaria de la variación temporal de la composición específica en un determinado punto de muestreo.

En este trabajo se utilizó el análisis de correspondencias con reescalado independiente (DCA) integrado en este paquete estadístico, por considerarse el más adecuado para el tipo de datos a analizar. El DCA, es un análisis de correspondencias (AC) más desarrollado según las pruebas realizadas por HILL (1979) que difiere en dos aspectos: el primero se refiere al cálculo o definición de los ejes, y el segundo al cálculo de la disposición o valores del segundo y los demás ejes. Mediante estas dos variaciones se evitan, respectivamente, los dos principales problemas del AC: la compresión de los extremos de los ejes y el frecuente «efecto de arco» debido al tipo de dependencia del segundo eje sobre el primero.

Se aplicó este análisis a la matriz de especies previa transformación (\sqrt{x}) sin subvalorar las especies raras en ningún caso.

El análisis de correspondencias canónicas, a su vez, suministra una descripción integrada de las relaciones especies-variables medioambientales asumiendo por un lado un modelo de respuesta que es común a todas las especies y por otro, la existencia de un único conjunto de gradientes medioambientales a los cuales res-

ponden todas las especies. Este modelo es común a todas las técnicas de ordenación; lo que hace del DCCA una técnica muy útil en la descripción de una comunidad es el hecho de que se centra en las relaciones entre especies y variables fisicoquímicas proporcionando una interpretación automática de los ejes de ordenación.

Las técnicas de ordenación canónica detectan las tendencias de variación en los datos que han sido mejor explicadas por las variables ambientales observadas. El diagrama de ordenación resultante expresa tanto la tendencia de variación en la composición específica como las relaciones principales entre especies y cada una de las variables ambientales, combinando aspectos de una ordenación normal con aspectos de una regresión. El DCCA selecciona la combinación lineal de las variables ambientales que maximiza la dispersión de los valores de las especies (TER BRAAK, 1987).

El análisis DCCA efectuado con las matrices especies-estaciones y estaciones-variables ambientales se llevó a cabo con el paquete estadístico CANOCO de TER BRAAK (1988) ya descrito.

RESULTADOS

Caracterización biocenótica: variabilidad espacial

Análisis rango-frecuencia

La interpretación de las deformaciones de los diagramas rango-frecuencia en las 29 estaciones analizadas en la Ría de Ares permitió reencontrar los tres principales tipos de curvas definidos por FRONTIER (1976) (Fig. 1):

Estado 1: curva que define el principio de una sucesión. Esta curva muestra una forma cóncava en la parte media, indicando la predominancia de un pequeño número de especies; a continuación sufre una inflexión y se hace convexa en la parte inferior derecha del diagrama, ésta es la distribución denominada de “bastón roto” (McARTHUR, 1957). Al final de la curva se da una caída rápida de las especies raras. La

diversidad es baja para este tipo de curva. También se da el caso de que en el transcurso de la sucesión la parte convexa progrese hacia la derecha; cuando esto ocurre las especies frecuentes se hacen más numerosas y con abundancias más uniformes, la diversidad aumenta y la caída de las especies raras persiste. El grupo de estaciones que presenta este tipo de curva (Fig. 1A) se concentra en la zona norte de la ría y parte del canal externo (P101, P104, P106, P110, P114, P122, P125 y P127) con sedimentos cuyo contenido en arenas y pelitas es variable y valores de carbono total moderados (alrededor del 1%). La diversidad se mantiene próxima a 3 (Fig. 1D).

Estado 2: curva que define la madurez de un sistema. La curva se hace completamente convexa, aproximándose a la distribución en "bastón roto". La diversidad es máxima. Los diagramas de las estaciones P102, P108, P109, P113, P115, P116, P117, P120, P121, P124, P126 y P130 muestran curvas convexas en toda su longitud (Fig. 1B), caracterizando una fase de madurez de la población en la que las especies dominantes se encuentran equilibradas en proporción (alrededor de 8 especies se reparten la dominancia) y las especies raras son abundantes. La diversidad en este grupo de estaciones es máxima, situándose alrededor de 4 (Fig. 1D). Las estaciones que presentan este tipo de diagrama se localizan en la zona norte de la ría y parte del canal externo donde los sedimentos presentan una proporción equilibrada de arenas y pelitas.

Estado 3: curva que define el fin de una sucesión. El diagrama se hace sensiblemente rectilíneo por incremento de las especies más abundantes de la población anterior; se observa a veces una inflexión en la parte inferior. El ajuste a una curva de Mandelbrot es correcto si no se tiene en cuenta la caída de especies raras (FRONTIER, 1976). La diversidad disminuye en comparación con el estado 2. Se puede apreciar, o bien un envejecimiento del ecosistema en el que la diversidad disminuye debido a que algunas especies tienen tendencia a monopolizar el espacio como ocurre en el principio de una sucesión o bien un cambio de escala de la diversidad (TRAVERS, 1971). En nuestro caso ocurre

fundamentalmente lo primero, como explicaremos a continuación: El grupo de diagramas de las estaciones P103, P105, P107, P111, P118, P119, P125, P128 y P129 (Fig. 1C), corresponden a una fase de fin de sucesión o de envejecimiento de la población, donde las especies que dominan frente a las demás con diferencia significativa, son: *Diplocirrus glaucus*, *Spirochaetopterus costarum*, *Prionospio fallax*, *Aonides oxycephala*, *Magelona filiformis*, *Paradoneis armata*, *Spio decorata*, *Ampelisca brevicornis*, *Phoronis muelleri*, *Spiophanes bombyx* y *Tubulanus polymorphus*.

Análisis de comparación abundancia - biomasa

A partir de las curvas de dominancia-k de LAMBSHEAD *et al.* (1983), se ha utilizado el método de comparación de curvas de abundancia y biomasa de WARWICK (1986) con el fin de verificar si la distribución del número de individuos entre especies se comporta de manera diferente a la distribución de la biomasa entre especies en los fondos de la ría. La utilización que se ha hecho aquí de las curvas comparativas abundancia-biomasa de WARWICK (1986) presenta un matiz ligeramente distinto a la interpretación dada por este autor, el cual centra el origen de las diferencias directamente en la influencia o no de contaminación en el medio estudiado; el modelo de Warwick se interpreta según tres tipos hipotéticos de curvas combinadas abundancia-biomasa de dominancia-k: el tipo A o libre de contaminación presenta la curva de biomasa por encima de la de abundancia, el tipo B o moderadamente contaminado presenta las dos curvas solapadas y el tipo C o muy contaminado, presenta la curva de abundancia por encima de la de biomasa. En nuestro estudio se han interpretado, en primer lugar, las diferencias que se presenten entre las diferentes zonas de la ría en función de las perturbaciones físicas que sufre el medio (WARWICK *et al.*, 1987): bioperturbación, naturaleza del sedimento y de la comunidad que lo habita y situación respecto al océano, zonas de influencia oceánica, zonas intermedias o centra-

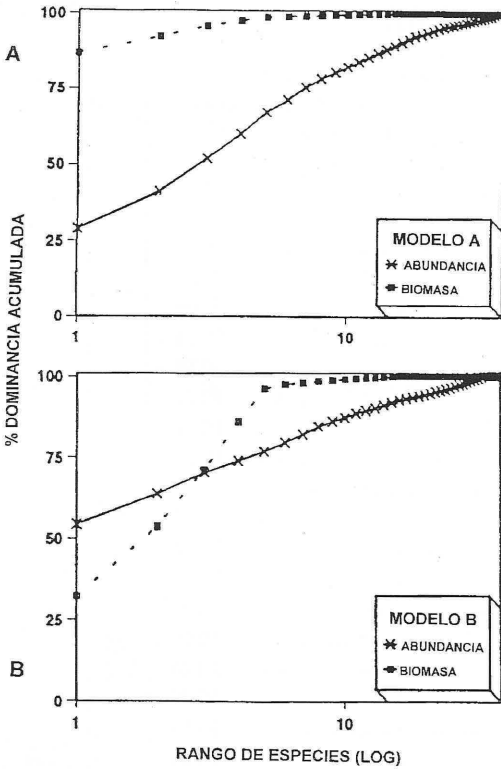


Fig. 2. Curvas ABC de la macrofauna bentónica de la Ría de Ares. A: Zona central y canal. B: Zonas litorales norte y sur.

les de la ría y zonas estuáricas internas. En segunda instancia se ha analizado la perturbación biológica según la interpreta JOSEFSON (1981), el cual hace responsables a las especies resuspendoras del sedimento de la desestabilización del mismo, mientras señala que los poliquetos tubícolas actúan con un efecto estabilizador sobre el sedimento.

En la Fig. 2 aparecen representados conjuntamente los diagramas de abundancia-biomasa para cada una de las dos situaciones que se presentan en las estaciones estudiadas.

A la vista de las curvas para cada estación, se observó que, en general, tanto las estaciones de la boca como las de la zona central y litoral presentan en la mayoría de los casos la curva de biomasa de especies por encima de la de abundancia; aún así, se pueden establecer dos grupos

de estaciones, el primero se caracteriza porque la curva de biomasa aparece por encima de la de abundancia, bien separadas ambas entre sí (Fig. 2A). Este tipo de curva la presentan las estaciones situadas en la zona del canal a lo largo de toda la ría (P102, P108, P109, P111, P113, P115, P116, P117, P118, P119, P120, P122, P123, P124, P126, P127 y P130) indicando un estado de madurez del sistema en estas zonas. Este grupo de estaciones de la zona central del canal de la ría se localiza sobre sedimentos con una proporción de arenas superior al 25% y con valores de materia orgánica bajos, salvo excepciones, donde las especies que los representan se reparten equilibradamente los efectivos y las biomasa entre poliquetos y moluscos.

El segundo grupo se ubica en las zonas litorales de las márgenes norte y sur de la ría desde la parte interna hasta la boca (Fig. 2B). Se trata de zonas caracterizadas por la presencia de dos o tres especies dominantes numéricamente que suelen ser también dominantes en términos de biomasa. Las estaciones que configuran esta zona son P101, P103, P104, P105, P106, P107, P110, P114, P121, P125, P128 y P129. Estas zonas pueden ser catalogadas como de estado sucesional intermedio del sistema (WARWICK *et al.*, 1987) en la que los poliquetos depositívoros superficiales, dominantes numéricamente y en términos de biomasa hacen que ambas curvas se acerquen hasta entrecruzarse (P125 y P128), pasando en algunos casos la curva de abundancia por encima de la de biomasa y disminuyendo la diversidad al mínimo.

Caracterización estructural de la comunidad

Clasificación de las muestras y los taxones

El dendrograma correspondiente a la clasificación de las muestras resultante de los análisis UPGMA se representa en la Fig. 3. Igualmente, la clasificación de las especies se representa en la Fig. 4. A la vista de los resultados se observa la siguiente formación de asociaciones de muestras:

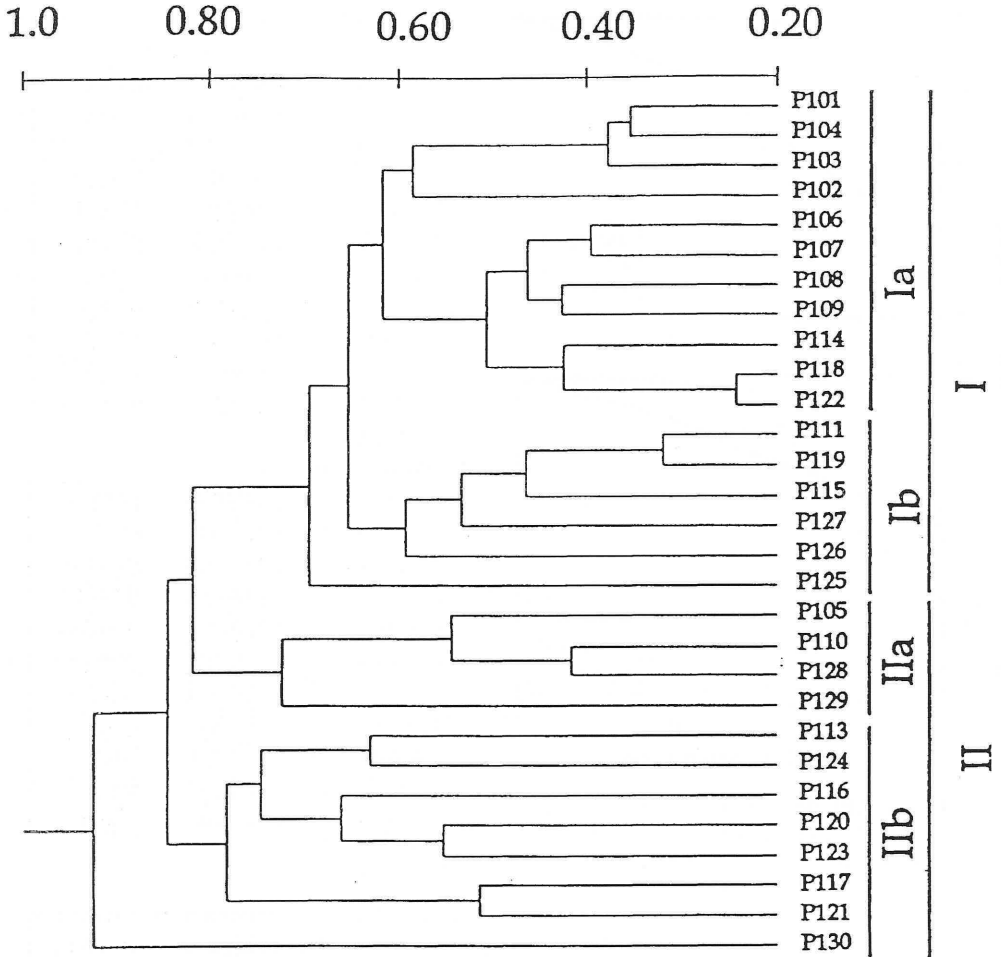


Fig. 3. Clasificación UPGMA de las estaciones muestreadas en la Ría de Ares. Índice de Bray-Curtis.

Grupo I, formado por las estaciones de la boca y la mitad sur de la ría en el que se distinguen dos subgrupos Ia y Ib caracterizados por sedimentos de arenas finas fangosas con bajos contenidos en carbono total. El grupo II está constituido por estaciones que presentan sedimentos más arenosos y contenidos en carbono inferiores a las estaciones del grupo I; en él se distinguen dos asociaciones, el subgrupo IIa, formado por seis estaciones, tres situadas en el canal (P111, P115 y P119) y otras tres en la zona interna de la ría y el subgrupo IIb, que se separa del IIa debido a su composición sedimentaria

más arenosa y a los valores positivos del Eh observados en algunas de las estaciones que forman este grupo. El subgrupo IIb reúne siete estaciones situadas en la ensenada de Redes, en la cara norte del estuario. Este grupo se caracteriza por sedimentos muy reducidos, con una alta tasa de fracción pelítica y elevado contenido en carbono y en azufre.

La clasificación de las especies presenta cuatro grandes asociaciones que corresponden en líneas generales con los grupos establecidos en la clasificación de las muestras (Fig. 4). Así, el grupo A se corresponde con las estaciones del

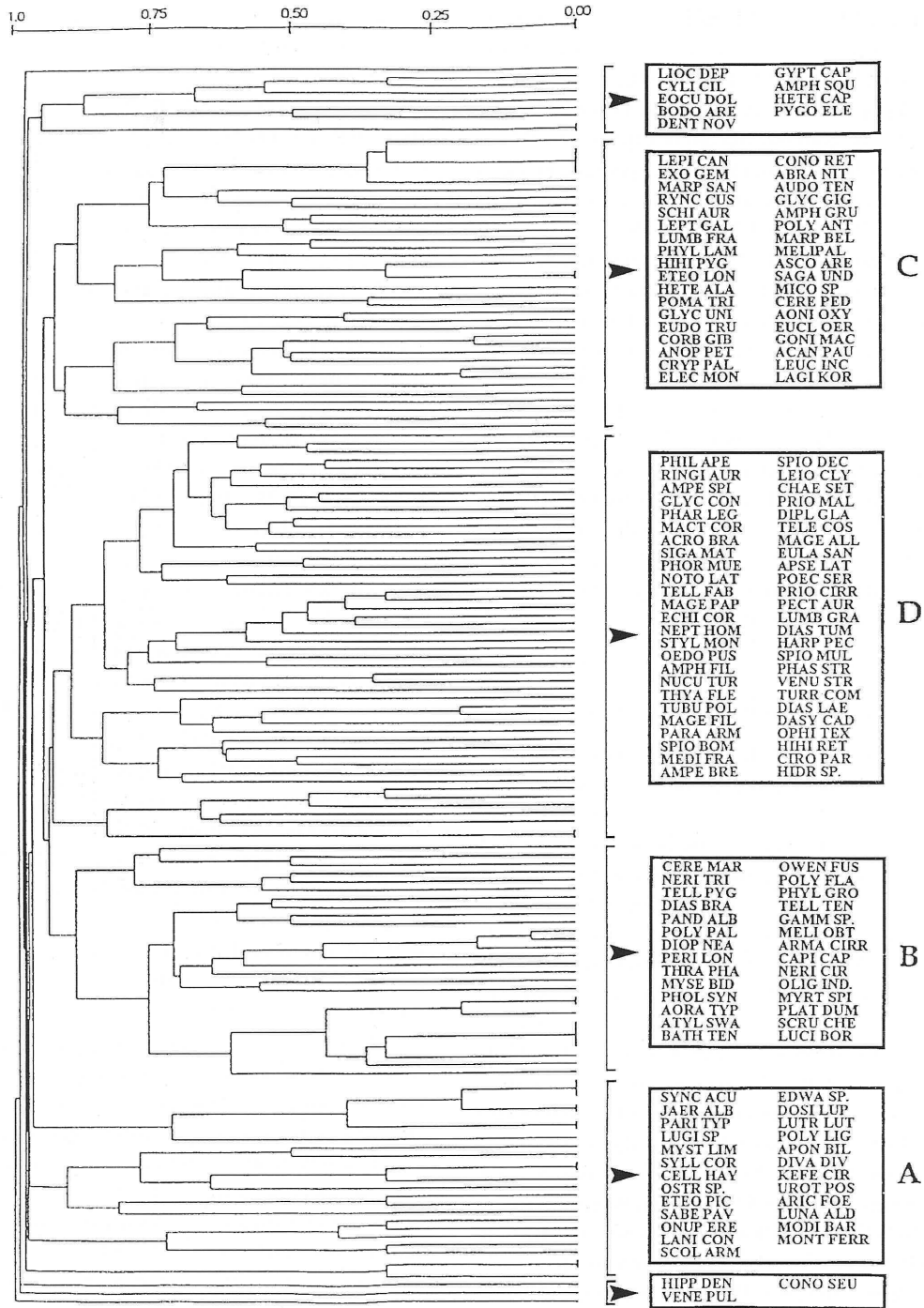


Fig. 4. Clasificación UPGMA de las especies. Índice de Bray-Curtis.

grupo Ia de la clasificación de estaciones, el grupo B con una mezcla de estaciones del grupo Ia y Ib, el grupo C se corresponde con el IIa del dendrograma de estaciones y el D con el IIb. Se observa un pequeño núcleo de especies en el lado derecho del dendrograma, que aparecen aisladas por pertenecer exclusivamente a las estaciones P101, P104, P106, P110 y P119.

La estación P130 aparece separada de todas las demás porque no se asemeja a ninguna otra debido a su situación protegida dentro del estuario y a su pobreza en cuanto a riqueza específica.

El análisis de las estaciones y las especies indica que las muestras han sido preferentemente clasificadas en función de la granulometría sedimentaria y sobre la base de los factores químicos del sedimento. Se observa que los grupos coinciden con el grado de variación del sustrato, del carbono total y del azufre de los sedimentos, así como del mayor o menor grado de reducción del sedimento.

Ordenación de las muestras y los taxones

La ordenación de las estaciones y las especies se efectuó a partir de la matriz de abundancias específicas totales constituida por 151 especies y 29 estaciones por medio del análisis DCA (detrended correspondence analysis) o análisis de correspondencias sin tendencia. Se utilizó la opción de reescalado por segmentos aconsejada por TER BRAAK (1988). La representación gráfica de la ordenación de las estaciones y las especies se muestra en las Figs. 5 y 6, respectivamente. Los dos primeros ejes explicaron el 68.76 % de la varianza total absorbida por los cuatro primeros ejes, con autovalores de 0.528 y 0.313 respectivamente (Tabla I). La ordenación de las muestras en los planos definidos por los dos primeros ejes (Fig. 5) agrupa en la parte positiva de los ejes I y II a los dos grupos principales de estaciones encontrados en los análisis de clasificación (grupos I y II), siguiendo un gradiente espacial del norte al sur de la ría. A su vez, cada grupo define un gradiente de la parte interna del estuario a la zona externa. El grupo I está forma-

do por las estaciones arenosas y areno-limosas de la parte central y sur, donde el grupo Ia asocia a las estaciones de la parte externa de la ría principalmente (P101, P102, P103, P104, P106, P107, P108, P109, P114, P118 y P122) y el Ib a tres estaciones de la zona media del canal y otras tres de la parte estuárica interna, todas ellas localizadas hacia el sur de la zona de estudio (P111, P115, P119, P125, P126 y P127).

Por su parte, el grupo II está constituido por las estaciones limo-arenosas y limosas de la zona norte de la ría en una franja próxima a la costa. Este segundo grupo se puede desglosar en dos asociaciones, según los análisis de clasificación: el grupo IIa, definido por dos pequeños núcleos de estaciones, la P105 y P110 en la zona norte de la boca y la P128 y P129, diametralmente separadas de las anteriores en la zona sur estuárica interna. Esta asociación no está definida por propiedades sedimentarias coincidentes sino por especies de la fauna comunes a ambas. El grupo IIb, situado en la ensenada de Redes, es el más homogéneo en cuanto a propiedades del sedimento y de la fauna; agrupa las estaciones P113, P116, P117, P120, P121, P123 y P124. Por último, la estación P130 ubicada al fondo de la ría y próxima a la playa de Cabañas, que aparece aislada en los análisis de clasificación, se sitúa entre los dos grupos de la ordenación DCA.

El diagrama de ordenación de las especies (Fig.6) representa la distribución de las mismas según su repartición preferencial a lo largo de la ría y en relación al componente granulométrico y químico del sedimento.

En la parte central del diagrama se observa la disposición de las especies con presencias en un elevado número de estaciones o especies constantes en la ría que aparecen como dominantes en cuanto a densidad y biomasa; este es el caso de los poliquetos *Spiochaetopterus costarum*, *Diplocirrus glaucus*, *Notomastus latericeus*, *Magelona filiformis*, *Magelona alleni* y *Magelona mirabilis*, el nemertino *Tubulanus polymorphus*, el erizo irregular *Echinocardium cordatum* y los anfípodos *Ampelisca brevicornis* y *Harpinia pectinata*.

TABLA I. Autovalores, % de la varianza acumulada y longitudes de los segmentos (en desviación estándar) de los ejes DCA

Eje	Autovalor	% Varianza acumulada	Longitud (d. e.)
I	0.528	43.17	4.36
II	0.313	68.76	4.91
III	0.219	86.67	4.77
IV	0.163	100.00	3.29

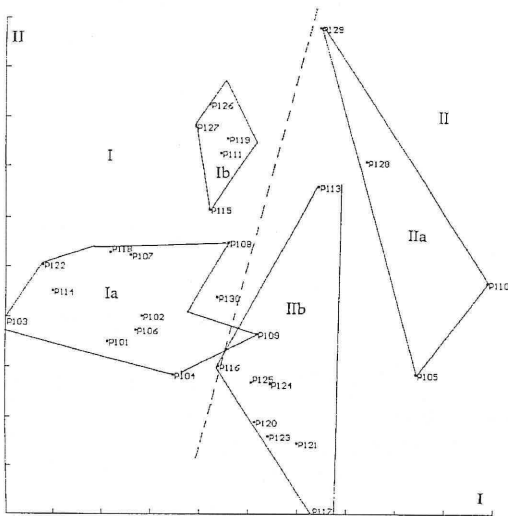


Fig. 5. Ordenación de las muestras en el espacio delimitado por los dos primeros ejes de la ordenación DCA.

Hacia la parte más positiva de ambos ejes se sitúan las especies que definen el grupo II de estaciones limosas: *Prionospio fallax*, *Chaetozone setosa*, *Spio decorata*, *Spiophanes bombyx*, *Clymenura clypeata*, *Euclymene oerstedii*, *Mediomastus fragilis*, *Paradoneis armata*, *Lumbrineris gracilis*, *Sagartiogeton undatus* y *Aonides oxycephala* son los taxones que acumulan más inercia para este grupo.

Por otro lado, en la parte central hacia el origen del eje I y más positiva del eje II, se separan aquellas especies propias de las estaciones del grupo I, o estaciones arenosas, aunque se trata en todos los casos de especies que acumulan una inercia muy baja debido a su rareza.

Relación entre muestras, taxones y variables medioambientales

De forma complementaria a la ordenación DCA se realizó un análisis de correspondencias canónicas (DCCA) (TER BRAAK, 1986) con objeto de obtener una descripción integrada de las relaciones especies - variables medioambientales ya que este análisis asume un modelo de respuesta común a todas las especies así como la existencia de un sólo grupo de gradientes medioambientales al cual responden todas ellas (TER BRAAK, 1986). Para ello se utilizaron dos matrices de datos: la matriz de abundancias específicas transformadas como $y_{ij} = \sqrt{\sqrt{x_{ij}}}$ de 151 especies y 29 estaciones y la matriz de 15 variables medioambientales y 29 estaciones, donde los parámetros fueron transformados por la estandarización al valor máximo de cada uno de ellos. Se eliminó de ambas matrices de datos la estación P112 de la que sólo se disponían de los datos fisicoquímicos.

En el desarrollo del análisis no se detectaron efectos de colinearidad entre las variables. Los autovalores de los cuatro ejes canónicos (Tabla II), fueron: 0.493, 0.192, 0.113 y 0.084, explicando los dos primeros el 77,66 % de la varianza total absorbida por los cuatro primeros ejes. Las correlaciones establecidas entre los ejes de las especies y de las variables medioambientales fueron muy elevadas para los cuatro ejes, lo cual confirma que las variables medidas son suficientes para explicar la mayor variación entre especies (TER BRAAK, 1986).

En la Tabla III aparecen los coeficientes de correlación de los cuatro ejes canónicos de la

TABLA III. Coeficientes de correlación entre los cuatro primeros ejes canónicos de la ordenación de especies (SPEC X1, SPEC X2, SPEC X3, SPEC X4) y los ejes de la ordenación de las variables ambientales (VAR AX1, VAR AX2, VAR AX3, VAR AX4) del análisis de correspondencias canónicas con todas las variables medioambientales (15)

	SPEC X1	SPEC X2	SPEC X3	SPEC X4	VAR AX1	VAR AX2	VAR AX3	VAR AX4
GRA	0.0723	*-0.3672	0.1808	0.1095	0.0737	*-0.3861	0.2242	0.1355
AGR	0.1190	-0.2835	0.0428	-0.0339	0.1212	-0.2981	0.0531	-0.0420
AFI	-0.0272	0.2969	-0.0089	-0.1080	-0.0277	0.3123	-0.0111	-0.1336
LGR	-0.0885	-0.2643	0.0238	-0.0657	-0.0902	-0.2781	0.0296	-0.0814
LFI	0.1133	-0.1253	-0.0378	0.2095	0.1154	-0.1318	-0.0468	0.2593
ARC	-0.1808	-0.0570	-0.0632	-0.0077	-0.1841	-0.0599	-0.0783	-0.0096
ARE	-0.0047	0.2281	0.0245	-0.1015	-0.0048	0.0024	0.0302	-0.1256
PEL	0.0049	-0.2280	-0.0243	0.1016	0.0050	-0.2399	-0.0301	0.1256
pH	-0.0956	-0.1021	-0.0328	0.0735	-0.0973	-0.1072	-0.0407	0.0910
CAR	** <i>-0.5457</i>	** <i>-0.5215</i>	0.1347	-0.2310	** <i>-0.5556</i>	** <i>-0.5483</i>	0.1670	-0.2860
CT	-0.0754	** <i>-0.7312</i>	0.0994	0.0916	-0.0767	** <i>-0.7689</i>	0.1233	0.1134
NT	-0.1651	** <i>-0.6041</i>	-0.0638	-0.0440	-0.1681	** <i>-0.6351</i>	-0.0791	-0.0545
CN	0.0788	0.2436	0.2570	0.1912	0.0803	0.2560	0.3187	0.2367
ST	0.0601	-0.1937	-0.0573	0.2452	0.0613	-0.2036	-0.0710	0.3036
BA	** <i>-0.6208</i>	-0.1457	0.0422	-0.2233	** <i>-0.6322</i>	-0.1532	0.0523	-0.2764

***P*<0.01, **P*<0.05. (GRA, grava; AGR, arena gruesa; AFI, arena fina; LGR, limo grueso; LFI, limo fino; ARC, arcilla; ARE, arena total; PEL, pelitas totales; pH, CAR, carbonatos; CT, carbono total; NT, nitrógeno total; CN, relación carbono nitrógeno; ST, azufre total; BA, profundidad).

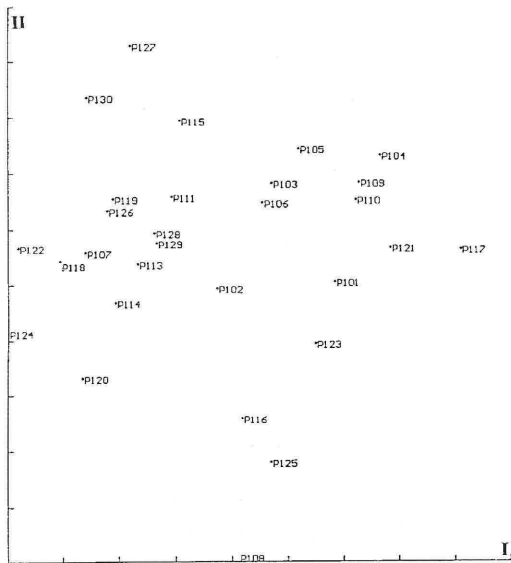


Fig. 7. Ordenación DCCA. Representación de las estaciones en los planos definidos por los dos primeros ejes canónicos.

ordenación de especies con las variables medioambientales; puede apreciarse la mayor correlación obtenida por los dos primeros ejes de ordenación frente a los dos segundos en la mayor parte de los casos. La correlación entre los ejes SPEC X1 y VAR AX1, SPEC X2 y VAR AX2, SPEC X3 y VAR AX3 y SPEC X4 y VAR AX4 fue, respectivamente, de 0.982, 0.951, 0.806 y 0.808, lo que indica la fuerte correlación entre variables y especies.

Los ejes SPEC X1 y VAR AX1 se correlacionaron con una significación *P*<0.01, negativamente con los carbonatos y la batimetría; los ejes SPEC X2 y VAR AX2 se correlacionaron negativamente con las gravas (*P*<0.05) y con los carbonatos, el carbono total y el nitrógeno total (*P*<0.01). Los demás ejes no se correlacionaron con ningún parámetro, debido a la fuerte correlación existente entre ellos.

La representación de las estaciones de muestreo y de las especies del análisis DCCA se ilustra en las Figs. 7 y 8, respectivamente.

DISCUSIÓN

Estructura de la comunidad

Dada la composición específica de las poblaciones bentónicas de la Ría de Ares y Betanzos (SÁNCHEZ MATA, 1996; SÁNCHEZ MATA *et al.*, 1993; SÁNCHEZ MATA & MORA, 1998b), se puede reconocer en la Ría de Ares la presencia de una comunidad de *Syndosmia alba* (THORSON, 1957), propia de zonas protegidas o áreas estuáricas, en ocasiones sometidas a salinidades reducidas, sobre fondos mixtos a fangosos ricos en materia orgánica y en profundidades que van de los 5-10m hasta los 30m. Esta comunidad es conocida en numerosas zonas del litoral atlántico europeo, sobre sustratos de arenas finas más o menos fangosas: THORSON (1957), CABIOCH (1968), GLÉMAREC (1964), HILY (1976, 1983), RETIÈRE (1979), DAUVIN (1979, 1984), GENTIL (1980).

Sobre la base de las especies dominantes y de amplia distribución, las poblaciones de la Ría de Ares presentan grandes similitudes con las poblaciones de fangos arenosos (con porcentajes pelíticos superiores al 50%) y de fangos (pelitas > 70%) encontrados por MORA (1980) en la parte interna de la Ría de Arosa, próxima a la desembocadura del Ulla, y en Pontevedra, y que en nuestro caso pueden ser caracterizadas por *Spiochaetopterus costarum*, *Chaetozone setosa*, *Nephtys hombergii*, *Ampharete grubei*, *Philine aperta*, *Ampelisca brevicornis* y *Abra nitida*. Nos encontramos, pues, ante una facies de *Spiochaetopterus costarum* de la comunidad de *Syndosmia* (= *Abra*) *alba* definida por dichas especies; la máxima representación de esta comunidad la define el grupo de estaciones que pertenece al subgrupo IIb de los análisis de clasificación y que se encuentra en la zona norte de la ría.

El grupo de estaciones de la parte sur, central y externa de la ría, de arenas finas con contenidos en pelitas inferiores al 50%, (subgrupos Ia y Ib de los análisis de clasificación) si bien cuenta con la presencia de las especies anteriormente citadas, alberga una fauna donde los elementos arenícolas están abundantemente representados. En rela-

ción con este hecho, el paso de comunidades de arenas finas fangosas a facies más o menos fangosas es un fenómeno bastante extendido (CABIOCH, 1968) y, en esas condiciones, las poblaciones de la Ría de Ares pueden considerarse como una manifestación particular de una transición entre las comunidades de *Abra*, *Venus* y *Tellina* (THORSON, 1957).

La zona de arenas poco fangosas (parte sur, central y externa) presenta indicios de ser el inicio de una transición hacia la comunidad de *Venus gallina* (THORSON, 1957), identificada por MORA *et al.* (1994) en la Ría de Ares y Betanzos, sobre fondos arenosos con mayor influencia oceánica. La presencia en ellas de especies como *Chamelea gallina* y *Mactra stultorum*, características de la comunidad de *Venus gallina* y de *Spio decorata* y *Magelona mirabilis*, características de una facies de transición *Abra / Venus* (WARWICK & DAVIES, 1977), parece respaldar esta hipótesis. PEARSON (1970), en el seno de una comunidad de *Abra alba*, encuentra que la fauna incluye a *Chamelea gallina* y *Fabulina fabula* en las estaciones de granulometría más gruesa, aproximándose a las comunidades de *Venus*.

Las estaciones P128 y P129, en la parte más interna de la ría, presentan efectivos importantes de *Angulus tenuis* y *Clymenura clypeata*, dos especies características de la comunidad boreal-lusitánica de *Tellina* (THORSON 1957), identificada en una estación próxima de la zona intermareal.

CONCLUSIONES

En los fondos de la Ría de Ares se asienta la comunidad de *Abra alba*, propia de áreas estuáricas y protegidas. La parte sur y central de la ría alberga, además, una fauna donde los elementos arenícolas están abundantemente representados; así, las poblaciones de la Ría de Ares pueden ser consideradas como una manifestación particular de una transición entre las comunidades de *Abra*, *Venus* y *Tellina*. La zona de arenas poco fangosas parece ser una transición hacia la comunidad de *Venus gallina*. Las

estaciones de la zona más interna de la ría presentan efectivos importantes de *Angulus tenuis* y *Clymenura clypeata*, especies características de la comunidad boreal-lusitánica de *Tellina*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BACHELET, G. (1979). Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde: Evolution annuelle de paramètres démographiques. *Journal de Recherche Océanographique*, **4** (1): 235-248.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**: 325-349.
- CABIOCH, L. (1968). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cahiers Biologie Marine*, **9**(5): 493-720.
- CLIFFORD, H.T. & STEPHENSON, W. (1975). *An introduction to numerical classification*. Academic Press, New York.
- DAGET, J. (1976). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris.
- DAUVIN, J.C. (1979). *Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz*. Thèse Doct. 3ème cycle, Université P. & M. Curie, Paris.
- DAUVIN, J.C. (1984). *Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz*. Thèse Doct. Etat, Sci. Nat. Université P. & M. Curie, Paris.
- DAY, J.H., FIELD, J.G. & MONTGOMERY, M.P. (1971). The use of numerical methods to determine the distribution of the benthic fauna across the continental shelf of North Carolina. *J. Anim. Ecol.*, **40**: 93-126.
- FIELD, J.G., CLARCKE, K.R. & WARWICK, R.M. (1982). A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **8**: 37-52.
- FIELD, J.G. & MCFARLANE, G. (1968). Numerical methods in marine ecology. I. A quantitative similarity analysis of rocky shore samples in False Bay, South Africa. *Zool. afr.*, **3**: 119-138.
- FRONTIER, S. (1975). Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du "bâton brisé". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **25** (1): 67-75.
- FRONTIER, S. (1976). Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Journal de Recherche Océanographique*, **1** (3): 35-48.
- GENTIL, F. (1980). Les peuplements benthiques de la baie de Seine: Caractères généraux et liaisons biogéographiques. *C. R. 105e Congrès nat. Soc. savantes, Caen, 1980, sciences*, **3**: 125-138.
- GLÉMAREC, M. (1964). Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cahiers Biologie Marine*, **5**: 33-96.
- HILL, M.O. (1979). *Decorana - A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Cornell University, Ithaca, New York.
- HILL, M. O. & GAUCH, H. G. (1980). Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42** : 47-58.
- HILY, C. (1976). *Ecologie benthique des pertuis charentais*. Thèse 3e cycle, Océanogr. Biol. Université Bretagne Occidentale, Brest.
- HILY, C. (1983). Modifications de la structure écologique d'un peuplement de *Melinna palmata* (Annélide-Polychète) soumis aux effluents urbains et industriels en rade de Brest. *Ann. Inst. Océanogr.*, **59** (1): 37-56.
- HILY, C. (1984). *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest*. Thèse Doctoral. Université Bretagne Occidentale, Brest.
- JOSEFSON, A.B. (1981). Persistence and structure of two deep macrobenthic communities in the Skagerrak (west coast of Sweden). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **50**: 63-97.
- LAMBSHEAD, P.J.D., PLATT, H.M. & SHAW, K.M. (1983). The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of Natural History*, **17**: 859-874.
- LANCE, G.N. & WILLIAMS, W.T. (1967). A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. *Computer Journal*, **9**: 373-380.
- 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, Brest.
- MAC ARTHUR, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci. Washington*, **43**: 293-295.
- MORA, J., ABELLA, E., CURRÁS, A., GARCÍA, M.A., GARMENDIA, J.M., GÓMEZ, J.L., LASTRA, M., PALACIO, J., PARADA, J.M. & SÁNCHEZ, A. (1994). *Perturbaciones ocasionadas por los hidrocarburos*

- vertidos en el naufragio del Aegean Sea. Estudio de la fauna bentónica. I. Estudio de la macrofauna submareal de la Ría de Ares y Betanzos. Informe Técnico Ministerio Obras Públicas y Transportes, Madrid.
- PEARSON, T. H. (1970). The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. I. The physical environment and distribution of the macrobenthic fauna. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **5**: 1-34.
- RETIÈRE, C. (1979). *Contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe normano-breton*. Thèse Doct. Etat, Sci. Nat., Université de Rennes.
- RHOLF, F.J. (1990). *Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. State University of N.Y., Stony Brook, New York.
- SÁNCHEZ MATA, A. (1996). *El macrozoobentos submareal de la Ría de Ares y Betanzos: Estructura biosedimentaria y dinámica poblacional. Impacto de la marea negra del Aegean Sea*. Tesis Doctoral (inéd.). Universidad de Santiago de Compostela.
- SÁNCHEZ MATA, A. & MORA, J. (1999a). El medio bentónico de la Ría de Ares (NO Península Ibérica): I. Caracterización físicoquímica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **9**: 179-193.
- SÁNCHEZ MATA, A. & MORA, J. (1999b). El medio bentónico de la Ría de Ares (NO Península Ibérica): II. Inventario faunístico, análisis poblacional y estructura trófica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **9**: 195-217.
- SÁNCHEZ MATA, A., MORA, J., GARMENDIA, J.M. & LASTRA, M. (1993). Estructura trófica del macrozoobentos submareal de la ría de Ares-Betanzos. I: Composición y distribución. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, **11**: 33-40.
- SANDERS, H.L. (1958). Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3**(3): 245-258.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. (1973). *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SOKAL, R.R. & MICHENER, C.D. (1958). A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin*, **38**: 1409-1438.
- TER BRAAK, C. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**: 1167-1179.
- TER BRAAK, C. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, **69**: 69-77.
- TER BRAAK, C.J.F. (1988). *Canoco - A Fortran program for canonical community ordination by partial, detrended, canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis*. Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries, Ithaca, New York.
- THORSON, G. (1957). Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Mem. Geol. Soc. Amer.*, **67**: 461-534.
- TRAVERS, M. (1971). Diversité du microplancton du Golfe de Marseille. *Marine Biology*, **88**(4): 308-343.
- WARWICK, R.M. (1986). A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, **92**: 557-562.
- WARWICK, R.M. & DAVIES, J.R. (1977). The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. *Estuarine Coastal Marine Science*, **5**: 267-288.
- WARWICK, R.M., PEARSON, T.H. & RUSWAHYUNI. (1987). Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Marine Biology*, **95**: 193-200.