

Differences in diversity, structure, and variability between intertidal and subtidal meiofaunal assemblages

Diferencias en la diversidad, estructura y variabilidad de la comunidad meiofaunal entre el medio intermareal y el submareal

R Riera^{1*}, J Núñez², MC Brito², F Tuya³

¹ Centro de Investigaciones Medioambientales del Atlántico (CIMA SL), Arzobispo Elías Yanes 44, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España.

² Laboratorio de Bentos, Departamento de Biología Animal, Universidad de La Laguna, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España.

³ BIOGES, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 35017 Las Palmas, Islas Canarias, España.

* Corresponding author. E-mail: rodrigo@cimacanarias.com

ABSTRACT. Meiofaunal assemblages from intertidal and shallow subtidal seabeds were studied at two sites (one dominated by volcanic sands and the other by organogenic sands) at Tenerife (Canary Islands, NE Atlantic Ocean) throughout an entire year (May 2000–April 2001). Specifically, we aimed (i) to test for differences in diversity, structure, and stability between intertidal and subtidal meiofaunal assemblages, and (ii) to determine if differences in the meiofaunal assemblage structure may be explained by environmental factors (granulometric composition, availability of organic matter, and carbonate content in sediments). A total of 103,763 meiofaunal individuals were collected, including 203 species from 19 taxonomic groups (Acari, Amphipoda, Cnidaria, Copepoda, Echinodermata, Gastrotricha, Isopoda, Insecta, Kinorhyncha, Misidacea, Nematoda, Nemertini, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Priapulida, Sipuncula, Tanaidacea, and Turbellaria). Nematodes were the most abundant taxonomic group. Species diversity was higher in the subtidal than in the intertidal zone at both sites, as a result of the larger dominance of a few species in the intertidal zone. The meiofaunal assemblage structure was different between tidal levels at both sites, the intertidal presenting greater temporal variability (multivariate dispersion) in the meiofaunal assemblage structure than the subtidal. Sediment grain size, here quantified by the different granulometric fractions, explained the variability in meiofaunal assemblage structure to a greater extent than the percentage of carbonates, a variable linked to sediment origin. This study revealed differences in diversity, assemblage structure, and variability between intertidal and subtidal meiofauna.

Key words: meiofauna, intertidal, subtidal, granulometric composition, Canary Islands.

RESUMEN. Se estudiaron las comunidades meiofaunales que habitan el medio intermareal y submareal somero adyacente en dos sitios (uno dominado por arenas terrígenas de origen volcánico y otro por arenas organógenas) de la isla de Tenerife (islas Canarias, NE del océano Atlántico) a lo largo de un año (mayo de 2000–abril de 2001). Específicamente, nos propusimos (i) evaluar las diferencias en la diversidad, estructura y estabilidad de la comunidad meiofaunal entre los estratos inter y submareales, y (ii) determinar si las diferencias en la estructura de la comunidad meiofaunal pueden ser explicadas por factores ambientales (composición granulométrica, disponibilidad de materia orgánica y contenido en carbonatos del sedimento). Se recolectó un total de 103,763 individuos meiofaunales pertenecientes a 203 especies y 19 grandes grupos taxonómicos (Acari, Amphipoda, Cnidaria, Copepoda, Echinodermata, Gastrotricha, Isopoda, Insecta, Kinorhyncha, Misidacea, Nematoda, Nemertini, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Priapulida, Sipuncula, Tanaidacea y Turbellaria). Los nematodos fueron el grupo más abundante. La diversidad de especies fue mayor en el medio submareal en relación con el intermareal para ambos sitios, como resultado de la dominancia de unas pocas especies en el estrato intermareal. La estructura de la comunidad meiofaunal fue distinta entre sitios y estratos, presentando el medio intermareal una mayor variabilidad temporal (dispersión multivariante) en la estructura de la comunidad meiofaunal en comparación con el medio submareal. La granulometría del sedimento, tipificado por las cantidades de las distintas fracciones granulométricas, contribuyó significativamente a explicar la variabilidad en la estructura meiofaunal, por encima del contenido en carbonatos de los sedimentos, variable ligada a la distinta naturaleza de cada sitio. En conclusión, este estudio ha mostrado diferencias en la diversidad, estructura y variabilidad de la comunidad meiofaunal entre los sistemas inter y submareales.

Palabras clave: meiofauna, intermareal, submareal, granulometría, islas Canarias.

INTRODUCTION

Sandy marine substrates are characterized by the presence, at first glance, of few macroscopic animals, most organisms inhabiting the spaces between grains of sediment.

INTRODUCCIÓN

Los sustratos arenosos marinos se caracterizan por la presencia, a primera vista, de pocos seres vivos macroscópicos, la mayoría de los organismos habitando en los espacios que

These infaunal assemblages are composed of two components, macrofaunal and meiofaunal, that are related through complex food webs. For example, the meiofauna constitutes a source of food for many species of benthic macrofauna such as fish (Gee 1989). Meiofaunal organisms are characterized by small sizes, a contagious-type spatial distribution, high abundances and diversities, short life cycles, and direct development with no pelagic larval phase (Higgins and Thiel 1988).

Intertidal habitats are subjected to large environmental fluctuations (Raffaelli and Hawkins 1996). For example, disturbances associated with natural events such as wave action and runoff can occur with maximum intensity in the intertidal zone relative to the adjacent subtidal zone, where the increase in depth helps to mitigate their intensity and variability (Short 1999). The hydrodynamic factors that most affect subtidal assemblages are currents and waves (Gray and Elliott 2009) and, thus, biological communities become hypothetically more diverse and stable with increasing depth (Garrabou *et al.* 2002). While there is sufficient evidence that the biodiversity of hard-bottom macrofaunal assemblages increases as depth increases (Andres and Witman 1995, Witman and Grange 1998), there are few studies on the zonation patterns of soft-bottom infaunal communities, including their macro- and meiofaunal components, from the intertidal to the subtidal zone (McLachlan and Brown 2006). The diversity and abundance of macrofauna increase from the upper eulitoral to the subtidal fringe, with a marked discontinuity and virtual disappearance in the surf zone (Reise 1985, Brown and McLachlan 1990, Veloso and Cardoso 2001). Nonetheless, several authors have observed that the meiofauna presents a different pattern, with richness and abundance decreasing in the subtidal zone relative to the intertidal (McIntyre and Murison 1973, McLachlan 1977, Reise 1985, Brown and McLachlan 1990). Hydrodynamic forcing strongly affects the granulometric composition due to suspension and transport of sediment, and this affects the composition of the meiofaunal community because the settlement of interstitial (or other) species is determined by the degree of sediment stability (Gray and Elliott 2009).

Other environmental factors affecting the survival of the interstitial meiofauna are the percentage of oxygen saturation and the degree of sediment dehydration (McLachlan and Jaramillo 1995). Organisms exposed to hypoxia and dehydration have to resort to anaerobic metabolism, which is an inefficient way of producing energy and resources are thus channelled into maintaining energy and not cell growth (Shin *et al.* 2005). Factors such as wave action affect meiofaunal assemblages to a lesser extent (Mann 2000), because these organisms tend to live in layers below the sediment surface (Armonies and Reise 2000).

This study compares meiofaunal assemblages from two different tidal zones (intertidal and shallow subtidal) at two sites on the island of Tenerife (Canary Archipelago, Atlantic Ocean) characterized by different granulometric fractions

existen entre los granos de sedimento. Estas comunidades infaunales están integradas por dos componentes, macrofaunal y meiofaunal, que se encuentran relacionados mediante redes tróficas complejas. Por ejemplo, la meiofauna constituye una fuente de alimento para muchas especies de la macrofauna bentónica, como los peces (Gee 1989). Los organismos meiofaunales se caracterizan por presentar tallas pequeñas, distribución espacial de tipo contagiosa, abundancias y diversidades altas, ciclos de vida cortos y desarrollo larvario directo sin fase pelágica (Higgins y Thiel 1988).

El hábitat intermareal es, por regla general, sometido a grandes fluctuaciones ambientales (Raffaelli y Hawkins 1996). Por ejemplo, perturbaciones asociadas a eventos naturales como el oleaje y la escorrentía pueden tener máxima intensidad en el medio intermareal en relación con el medio submareal adyacente, donde el incremento de la profundidad suaviza la intensidad y variabilidad de estas perturbaciones (Short 1999). Los factores hidrodinámicos que más afectan a las comunidades submareales son las corrientes y el oleaje (Gray y Elliott 2009). Este hecho permite que las comunidades biológicas sean hipotéticamente más diversas y estables al aumentar la profundidad (Garrabou *et al.* 2002). Si bien existe suficiente evidencia que demuestra un incremento en biodiversidad al aumentar la profundidad para comunidades macrofaunales de fondos duros (Andres y Witman 1995, Witman y Grange 1998), existen pocos estudios realizados en fondos arenosos sobre los patrones de zonación de las comunidades infaunales, incluyendo sus componentes macro y meiofaunales, desde el medio intermareal hasta el submareal (McLachlan y Brown 2006). La diversidad y abundancia macrofaunal aumentan desde el eulitoral superior hacia el submareal, con una discontinuidad puntual en el rompiente de la ola, donde prácticamente desaparecen (Reise 1985, Brown y McLachlan 1990, Veloso y Cardoso 2001). No obstante, varios autores han observado que la meiofauna presenta un patrón diferente, con una disminución en la riqueza y abundancia en el medio submareal en comparación con el intermareal (McIntyre y Murison 1973, McLachlan 1977, Reise 1985, Brown y McLachlan 1990). El mayor efecto de la fuerza hidrodinámica es sobre la composición granulométrica del sedimento porque provoca suspensión y desplazamiento del mismo, y esto afecta directamente a la composición de la comunidad meiofaunal porque el grado de estabilidad sedimentaria determina que se asienten unas especies intersticiales u otras (Gray y Elliott 2009).

Otros factores ambientales determinantes para la supervivencia de la meiofauna en los intersticios son el porcentaje de saturación del oxígeno intersticial y el grado de deshidratación del sedimento (McLachlan y Jaramillo 1995). Aquellos organismos expuestos a hipoxia y deshidratación tienen que recurrir al metabolismo anaeróbico, que es ineficiente en la producción de energía y, por tanto, sólo destina recursos para el mantenimiento energético y no para el crecimiento celular (Shin *et al.* 2005). Factores como el oleaje afectan en menor grado a la estructura de la comunidad meiofaunal (Mann

(fine and medium sands) and origin (organogenic and volcanic). Specifically, we aimed to assess the differences in diversity, structure, and stability between intertidal and subtidal meiofaunal assemblages. Our hypothesis is that subtidal habitats offer the meiofaunal community greater stability and diversity. We also aimed to determine whether the differences in meiofaunal assemblage structure between tidal zones may be explained by differences in sediment composition and granulometry.

MATERIAL AND METHODS

Study area

This study was carried out at two beaches with different sedimentary histories: Los Abrigos (SE Tenerife) and Los Cristianos (SW Tenerife) (fig. 1). Los Abrigos is located within a small bay, protected from the dominant currents, and is dominated by volcanic sands. The beach has a length of about 150 m and a maximum width of 30 m. At this site there are no ravine mouths directly affecting the study area. Los Cristianos is located within a bay, onto which the mouth of Aquilino ravine opens. The beach is dominated by organogenic sands, and has a length of 400 m and a maximum width of 200 m.

Field work

Sediment samples were collected at both sites (beaches). A PVC core (4.5 cm internal diameter and 40 cm long) was introduced into the substrate to a depth of 30 cm. At each site, six samples were collected in both the intertidal and subtidal zones; five were used for the faunistic study and one for the sediment analysis. This sample size (meiofauna and sedimentary factors) has been successfully used to characterize intertidal (Riera *et al.* 2011) and subtidal meiofaunal assemblages of the Canary Islands (Brito *et al.* 2005). In the intertidal zone, samples were collected during low tide from the lower eulittoral fringe, considered the richest level in terms of species abundance of sandy beaches (Gheskiere *et al.* 2005). In the subtidal zone, samples were obtained at 3 m depth. Samples were collected at random points separated by approximately 1 m. The samples were stored in hermetically-sealed flasks and fixed in 4% formaldehyde neutralized with seawater. This protocol was repeated monthly over a period of 12 months (May 2000 to April 2001).

Analysis of sediment variables

Samples of approximately 100 g were used for the granulometric analysis. They were first dried at room temperature and then passed manually through a column containing six metal sieves with different mesh sizes corresponding to the Wentworth scale (Buchanan 1984) to obtain the following gravimetric fractions: gravel (> 2 mm), very

2000), debido a que estos organismos suelen vivir en las capas inferiores a la superficie del sedimento (Armonies y Reise 2000).

En este trabajo se comparan las comunidades meiofaunales entre dos estratos diferentes (intermareal y submareal somero) en localidades de la isla de Tenerife (Canarias, océano Atlántico) caracterizadas por presentar fracciones granulométricas (arenas finas y arenas medias) y orígenes (organógeno y volcánico) diferentes. Específicamente, nos propusimos evaluar las diferencias en la diversidad, estructura y estabilidad de la comunidad meiofaunal entre los estratos inter y submareales. Nuestra hipótesis es que el medio submareal presenta una mayor estabilidad y diversidad para la comunidad meiofaunal. Adicionalmente, determinamos si las diferencias en la estructura de la comunidad meiofaunal entre estratos se pueden explicar mediante diferencias en la granulometría y composición del sedimento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se desarrolló en las playas de Los Abrigos (SE de Tenerife) y Los Cristianos (SO de Tenerife) (fig. 1), ambas con un origen sedimentario diferente. Los Abrigos se encuentra situada en el interior de una pequeña bahía, protegida de las corrientes dominantes, y está conformada por arenas de origen volcánico. En este lugar no existen desembocaduras de barrancos que afecten directamente a la zona de estudio. Esta playa tiene una longitud de unos 150 m y una anchura máxima de 30 m. Los Cristianos se encuentra en el interior de una bahía, en la cual desemboca el barranco de Aquilino. Esta playa se caracteriza por arenas organógenas de origen sedimentario, y tiene una longitud de 400 m y una anchura máxima de 200 m.

Trabajo de campo

En los dos sitios (playas) se recogieron muestras de sedimento. Se introdujo en el sustrato un cilindro de PVC (4.5 cm de diámetro interno y 40 cm de longitud) hasta los 30 cm de profundidad. Se recogieron seis muestras, cinco destinadas al estudio faunístico y una al análisis del sedimento, en cada uno de los dos estratos (intermareal y submareal) de cada sitio. Este tamaño muestral (meiofauna y factores sedimentarios) se ha utilizado con éxito para caracterizar las comunidades meiofaunales del medio intermareal (Riera *et al.* 2011) y el submareal del archipiélago Canario (Brito *et al.* 2005). En el estrato intermareal, las muestras fueron recolectadas durante el periodo de bajamar al nivel del eulitoral inferior, que se considera la zona más rica a nivel de abundancia de especies en las playas arenosas (Gheskiere *et al.* 2005), mientras que en el submareal, las muestras se obtuvieron a 3 m de profundidad. Las muestras fueron recolectadas de forma aleatoria con una distancia de separación entre ellas de

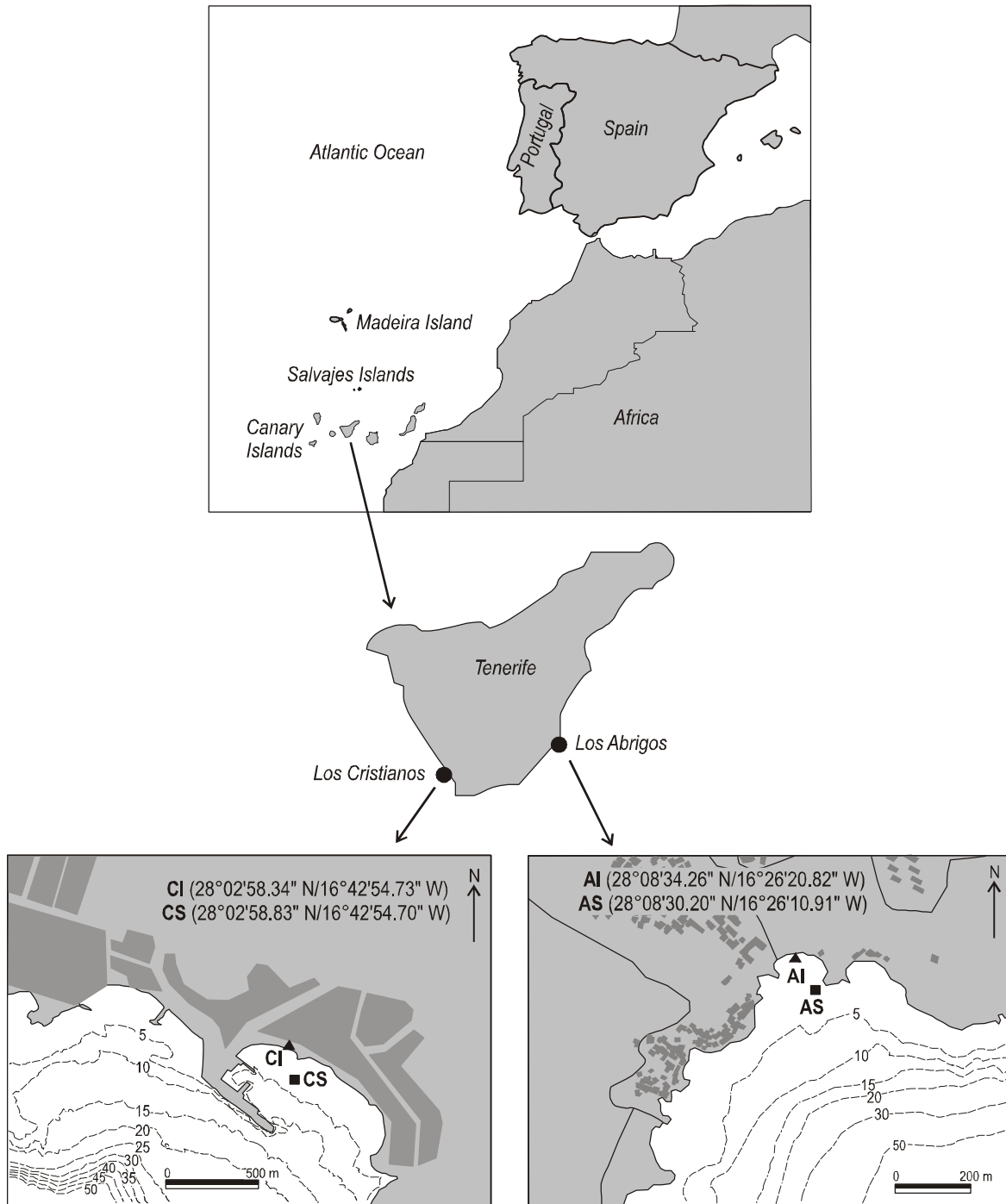


Figure 1. Map of the study area. CI, Los Cristianos intertidal zone; CS, Los Cristianos subtidal zone; AI, Los Abrigos intertidal zone; AS, Los Abrigos subtidal zone.

Figura 1. Mapa del área de estudio. CI, estrato intermareal en Los Cristianos; CS, estrato submareal en Los Cristianos; AI, estrato intermareal en Los Abrigos; AS, estrato submareal en Los Abrigos.

coarse sand (1–2 mm), coarse sand (0.50–1.0 mm), medium sand (0.50–0.25 mm), fine sand (0.250–0.125 mm), very fine sand (0.125–0.062 mm), and silt (<0.062 mm). The organic matter content of sediments was determined by assessing oxidizable organic carbon (Walkley and Black 1934); for

aproximadamente 1 m. Una vez en tierra, las muestras se almacenaron en frascos herméticos y se fijaron con formaldehído al 4% neutralizado con agua de mar. Este protocolo se repitió de forma mensual a lo largo de 12 meses (mayo de 2000 a abril de 2001).

this, all the organic compounds were oxidized by potassium dichromate in the presence of sulfuric acid. Carbonates were measured by acid digestion using a Bernard calcimeter, at constant temperature and pressure. The increase in sample volume is measured directly from the CO₂ released (Allison and Moodie 1965). Total nitrogen concentration was determined by the Kjeldahl method (Bradstreet 1965).

Analysis of meiofauna (0.063–0.500 mm)

Plastic buckets were used for the sediment washing and screening process. Water was poured over the sample until the bucket was two-thirds full, and then stirred to suspend the lighter sediment particles and fauna. This washing process was repeated five times for each sample; this is considered sufficient to obtain 90–95% of the specimens (Ólafsson 1991). The resulting liquid was then passed through a filtration membrane (63 µm mesh size) used in studies on interstitial fauna (Somerfield and Warwick 1996). The content was transferred to Petri dishes for observation under a binocular magnifying glass and tweezers were used to separate the specimens into different faunistic groups. Meiofaunal organisms were identified using a microscope equipped with Nomarski differential interference contrast optics, which allows optimal observation of the details. All individuals were identified to the lowest possible taxonomic level using current scientific literature for each taxonomic group. A subsample of 200 nematodes was obtained from each sample (Somerfield and Warwick 1996) for their specific determination. Meiofaunal abundances were expressed as the number of individuals per 10 cm².

Statistical analysis

Dominance curves were obtained for each tidal zone and study site in order to describe the number of dominant species and their degree of influence on the composition of the meiofaunal assemblage (Lamshead *et al.* 1983). Rarefaction curves were used to compare the patterns of species richness and density, elements whose complementary interpretation helped to explain diversity patterns (Gotelli and Colwell 2001) between tidal zones and sites, using all the samples collected during the study period (May 2000 to April 2001); for this, the program EstimateS 7.5 was used (Colwell 2006).

Non-metric multidimensional scaling (nm-MDS) was used to visualize the similarities in meiofaunal assemblage structure between the two tidal zones and sites during the study period. A non-parametric analysis of similarity (ANOSIM) was used to contrast the differences in meiofaunal assemblage structure between tidal zones and sites, grouping all data for the entire study. A permutational analysis of multivariate dispersion (PERMDISP, Anderson 2006) was used to examine the differences in multivariate variability (dispersion) in the meiofaunal assemblage structure, on the one hand, and environmental conditions, on the other,

Análisis de las variables del sedimento

Los análisis granulométricos se realizaron a partir de muestras de aproximadamente 100 g. Estas muestras se secaron a temperatura ambiente y luego se pasaron de forma manual por una columna de seis tamices metálicos, cuya luz de malla sigue la escala de Wentworth (Buchanan 1984), para obtener gravimétricamente las siguientes fracciones sedimentarias: gravas (> 2 mm), arenas muy gruesas (1–2 mm), arenas gruesas (0.50–1.0 mm), arenas medias (0.50–0.25 mm), arenas finas (0.250–0.125 mm), arenas muy finas (0.125–0.062 mm) y fangos (< 0.062 mm). El contenido de la materia orgánica en el sedimento se determinó por valoración del carbono orgánico oxidable (Walkley y Black 1934), que consiste en la oxidación de todos los compuestos orgánicos con dicromato potásico en presencia de ácido sulfúrico. La determinación de carbonatos en el sedimento se realizó con ácido en un dispositivo cerrado (calcímetro de Bernard), a presión y temperatura constante. El incremento de volumen de la muestra se mide directamente a partir del CO₂ desprendido (Allison y Moodie 1965). La concentración de nitrógeno total se determinó por el método de Kjeldahl (Bradstreet 1965).

Análisis de meiofauna (0.063–0.500 mm)

El proceso de lavado y triado del sedimento se realizó utilizando cubetas de plástico. Se vertió agua corriente sobre la muestra hasta dos tercios de la capacidad de la cubeta y, a continuación, se agitó para poner en suspensión las partículas más ligeras del sedimento y la fauna. Este proceso de lavado se repitió cinco veces para cada una de las muestras, considerado suficiente para obtener el 90–95% de los ejemplares (Ólafsson 1991). Posteriormente, el líquido resultante se pasó por un tamiz de filtrado (63 µm de luz de malla), utilizado en estudios de fauna intersticial (Somerfield y Warwick 1996). El contenido se transfirió a placas de Petri para su observación bajo una lupa binocular, separando con pinzas los ejemplares de los diferentes grupos faunísticos. Para la identificación de la meiofauna se utilizó un microscopio, dotado con un sistema interferencial tipo Nomarski, que permite una óptima observación de detalles. Todos los individuos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de bibliografía científica actual de cada uno de los grupos taxonómicos. De cada muestra se obtuvo una submuestra de 200 nematodos (Somerfield y Warwick 1996) para su determinación específica. Las abundancias meiofaunales fueron expresadas como número de individuos por 10 cm².

Tratamiento estadístico

Se obtuvieron curvas de dominancia para cada estrato y sitio, de cara a describir el número de especies dominantes y su grado de influencia sobre la composición de la comunidad

between study sites and tidal zones. To assess the influence of sediment variables on the meiofaunal assemblage structure, a redundancy analysis (RDA) was performed, which was accompanied by a multivariate multiple regression analysis (DISTLM, Anderson 2006) to determine the environmental variables that best explained the variability found. The Akaike information criterion (AIC) routine was used as a selection criterion due to collinearity between predictor variables (Legendre and Anderson 1999). All multivariate analyses were based on Bray-Curtis dissimilarities after square-root transformation of the data to reduce the influence of the more abundant species, except those performed on the matrix of environmental data, for which Euclidean distance and normalized data were used. All multivariate statistical analyses were performed using PRIMER and PERMANOVA 6.0 (Clarke and Gorley 2006).

RESULTS

Sediment variables

At Los Abrigos beach, medium sands dominated throughout the study period in both the intertidal ($60.75 \pm 9.42\%$, mean \pm standard error) and subtidal ($48.70 \pm 10.35\%$) zones, followed by fine sands in the subtidal ($38.74 \pm 11.13\%$) and coarse sands in the intertidal ($17.89 \pm 6.37\%$) (table 1). Mean nitrogen ($<0.03\%$) and carbonate ($<6\%$) contents were low, while organic matter content ranged from 0.9% to 1% (table 1). At Los Cristianos beach, fine sands dominated in both tidal zones (intertidal: $61.91 \pm 15.46\%$; subtidal: $69.67 \pm 8.67\%$), followed by medium sands (intertidal: $24.87 \pm 13.80\%$; subtidal: $20.47 \pm 7.07\%$). Nitrogen content was very low throughout the study ($<0.02\%$), while carbonate content ranged from 19% to 25% (intertidal: $19.60 \pm 2.71\%$; subtidal: $24.32 \pm 2.26\%$) (table 1). Organic matter content was $<1\%$ (intertidal: $0.67 \pm 0.28\%$; subtidal: $0.54 \pm 0.33\%$) (table 1).

Meiofaunal assemblage

A total of 103,763 meiofaunal individuals, belonging to 19 taxonomic groups (Acari, Amphipoda, Cnidaria, Copepoda, Echinodermata, Gastrotricha, Isopoda, Insecta, Kinorhyncha, Misidacea, Nematoda, Nemertini, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Priapulida, Sipuncula, Tanaidacea, and Turbellaria), were collected throughout the study period. Nematodes were the most abundant taxonomic group (91,659 individuals, comprising 88.25% of the total abundance), followed by copepods (6195 individuals, 5.94% of the abundance) and turbellarians (2402 individuals, 2.31% of the abundance) (table 2). Sipunculids, insects, and cnidarians were the least abundant and represented by only one individual (table 2). A total of 203 meiofaunal species were identified during the study. The nematodes *Odontophora* sp. C (12,710 individuals) and *Daptonema hirsutum* (12,191 individuals) were the most abundant,

meiofaunal (Lamshead *et al.* 1983). Se utilizaron curvas de rarefacción para comparar los patrones de densidad y riqueza de especies, elementos cuya interpretación complementaria permite explicar patrones de diversidad (Gotelli y Colwell 2001) entre los estratos y sitios, usando la totalidad de las muestras recolectadas a lo largo del periodo de estudio (mayo de 2000 a abril de 2001); esto se realizó con el programa EstimateS 7.5 (Colwell 2006).

Se empleó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nm-MDS, por sus siglas en inglés) para visualizar las similitudes en la estructura de la comunidad meiofaunal entre los dos estratos y sitios a lo largo del periodo de estudio. El análisis de similitudes (ANOSIM) no paramétrico se utilizó para contrastar las diferencias en la estructura de la comunidad meiofaunal entre sitios y estratos, agrupando todos los datos a lo largo del estudio. Se empleó un análisis permutacional de dispersión multivariante (PERMDISP, Anderson 2006) para conocer las diferencias en la variabilidad (dispersión) multivariante en la estructura de la comunidad meiofaunal, por una parte, y en las condiciones ambientales, por otra parte, entre los estratos y sitios de estudio. Con el fin de conocer la influencia de las variables ambientales del sedimento sobre la estructura de la comunidad meiofaunal, se ejecutó un análisis de redundancia (RDA) basado en distancia, que se acompañó de un análisis de regresión multivariante múltiple (DISTLM, Anderson 2006) para determinar las variables ambientales que mejor explicaron la variabilidad encontrada. Se utilizó la rutina del criterio de información de Akaike (AIC) como criterio de selección debido a la colinealidad entre variables predictoras (Legendre y Anderson 1999). Todos los análisis multivariantes se basaron en disimilitudes de Bray-Curtis sobre datos transformados a raíz cuadrada para disminuir la influencia de las especies más abundantes, excepto aquellos ejecutados sobre la matriz de datos ambientales, para los que se emplearon datos normalizados y distancia euclidiana. Los análisis estadísticos multivariantes fueron realizados mediante PRIMER y PERMANOVA 6.0 (Clarke y Gorley 2006).

RESULTADOS

Variables del sedimento

En Los Abrigos, las arenas medias dominaron durante todo el estudio, tanto en el estrato intermareal ($60.75 \pm 9.42\%$, media \pm error estándar) como en el submareal ($48.70 \pm 10.35\%$), seguidas por arenas finas en el submareal ($38.74 \pm 11.13\%$) y arenas gruesas en el intermareal ($17.89 \pm 6.37\%$) (tabla 1). Los contenidos medios de nitrógeno ($<0.03\%$) y de carbonatos ($<6\%$) fueron bajos, mientras que la materia orgánica fluctuó entre 0.9% y 1.0% (tabla 1). En Los Cristianos, las arenas finas dominaron los dos estratos (intermareal: $61.91 \pm 15.46\%$; submareal: $69.67 \pm 8.67\%$), seguidas por las arenas medias (intermareal: $24.87 \pm 13.80\%$; submareal: $20.47 \pm 7.07\%$). El contenido de nitrógeno fue

Table 1. Mean values (\pm standard error) of the environmental variables in each tidal zone and site. Data modified from Riera *et al.* (2011).**Tabla 1.** Valores medios (\pm error estándar) de las variables ambientales en cada estrato y playa. Datos modificados a partir de Riera *et al.* (2011).

Variable	Los Abrigos		Los Cristianos	
	Intertidal	Subtidal	Intertidal	Subtidal
Nitrogen (%)	0.02 \pm 0.00	0.01 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	0.01 \pm 0.00
Carbonates (%)	5.63 \pm 0.90	5.88 \pm 2.15	19.60 \pm 2.71	24.32 \pm 2.26
Organic matter (%)	1.05 \pm 0.34	0.90 \pm 0.40	0.67 \pm 0.28	0.54 \pm 0.33
Gravel (%)	3.25 \pm 3.69	4.63 \pm 3.83	2.72 \pm 2.71	1.49 \pm 2.85
Very coarse sand (%)	3.70 \pm 2.48	2.34 \pm 1.91	2.27 \pm 2.53	1.21 \pm 1.57
Coarse sand (%)	17.89 \pm 6.37	3.15 \pm 2.07	2.95 \pm 2.09	1.81 \pm 1.73
Medium sand (%)	60.75 \pm 9.42	48.70 \pm 10.35	24.87 \pm 13.80	20.47 \pm 7.07
Fine sand (%)	13.48 \pm 4.87	38.74 \pm 11.13	61.91 \pm 15.46	69.67 \pm 8.67
Very fine sand (%)	0.85 \pm 1.08	2.27 \pm 1.14	4.95 \pm 2.18	5.01 \pm 2.27
Silt (%)	0.07 \pm 0.12	0.18 \pm 0.11	0.34 \pm 0.18	0.34 \pm 0.17

followed by the nematodes *Siphonolaimus* sp. B (10,959 individuals) and *Catanema* sp. (9509 individuals) (appendix).

Species density (fig. 2a) and richness (fig. 2b) were higher in the subtidal than in the intertidal zone at both sites, and higher values were recorded at Los Abrigos than at Los Cristianos. In the intertidal zone, the meiofaunal assemblage was dominated by several species, mainly the nematodes *Odontophora* sp. C and *Theristus* sp. at Los Cristianos, and a copepod species of Ectinosomatidae and the polychaete *Microphthalmus pseudoaberrans* at Los Abrigos (fig. 3, appendix). This dominance was less apparent in the subtidal zone, where several species with intermediate densities were found, mainly the nematodes *Siphonolaimus* sp. B, *Catanema* sp., *Oncholaimus campylocercoides*, *Paramesonchium belgicum*, and *Sabatieria* aff. *longisetosa* at Los Abrigos, and the nematodes *Daptonema hirsutum*, *Pomponema sedecima*, *Oncholaimellus calvadosicus*, and *Odontophora* sp. C, as well as the copepod *Canuella* aff. *perplexa* at Los Cristianos (fig. 3, appendix).

The meiofaunal assemblage structure differed between sites (ANOSIM statistic $R = 0.952$, $P = 0.02$; fig. 4) and tidal zones (ANOSIM statistic $R = 0.926$, $P = 0.02$; fig. 4). The intertidal showed greater temporal variability in the assemblage structure than the subtidal. There was greater dispersion of the monthly centroids over the study period (fig. 4), corroborated by significantly higher multivariate dispersion values (PERMDISP) in the intertidal than in the subtidal at both sites (Los Abrigos: $F = 2.71$, $P = 0.002$; Los Cristianos: $F = 3.09$, $P = 0.003$). Likewise, environmental conditions were more variable in the intertidal than in the subtidal (Los Abrigos: $F = 8.55$, $P = 0.001$; Los Cristianos: $F = 2.67$, $P = 0.06$) throughout the study period.

The first two axes of the RDA explained 41.2% of the variability in the meiofaunal assemblage structure (fig. 5). The medium and coarse sands were positively correlated with

muy bajo durante todo el estudio ($<0.02\%$), mientras que los carbonatos oscilaron entre el 19% y el 25% (intermareal: $19.60 \pm 2.71\%$; submareal: $24.32 \pm 2.26\%$) (tabla 1). La materia orgánica mostró contenidos $<1\%$ (intermareal: $0.67 \pm 0.28\%$; submareal: $0.54 \pm 0.33\%$) (tabla 1).

Comunidad meiofaunal

A lo largo de todo el estudio, se recolectó un total de 103,763 individuos meiofaunales pertenecientes a 19 grupos taxonómicos (Acari, Amphipoda, Cnidaria, Copepoda, Echinodermata, Gastrotricha, Isopoda, Insecta, Kinorhyncha, Misidacea, Nematoda, Nemertini, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Priapulida, Sipuncula, Tanaidacea y Turbellaria). Los nematodos fueron el grupo taxonómico más abundante (91,659 individuos, 88.25% de la abundancia total), seguidos por los copépodos (6195 individuos, 5.94% de la abundancia) y los turbelarios (2402 individuos, 2.31% de la abundancia) (tabla 2). Los sipuncúlidos, insectos y cnidarios fueron minoritarios y estuvieron representados por un único individuo (tabla 2). Se identificaron un total de 203 especies meiofaunales a lo largo del período de estudio. Los nematodos *Odontophora* sp. C (12,710 individuos) y *Daptonema hirsutum* (12,191 individuos) fueron las especies más abundantes, seguidas por los nematodos *Siphonolaimus* sp. B (10,959 individuos) y *Catanema* sp. (9509 individuos) (apéndice).

La densidad (fig. 2a) y la riqueza de especies (fig. 2b) fueron superiores en el estrato submareal en relación con el intermareal para ambos sitios, registrándose valores más altos en Los Abrigos que en Los Cristianos. La comunidad meiofaunal estuvo dominada por varias especies en el medio intermareal, principalmente por los nematodos *Odontophora* sp. C y *Theristus* sp. en Los Cristianos y el copépodo Ectinosomatidae y el poliqueto *Microphthalmus pseudoaberrans*

Table 2. Mean (\pm standard error) meiofaunal abundances for each tidal zone and site.**Tabla 2.** Abundancias medias (\pm error estándar) meiofaunales en cada estrato y playa.

Taxon	Los Abrigos		Los Cristianos	
	Intertidal	Subtidal	Intertidal	Subtidal
Polychaeta	15.88 \pm 18.79	11.48 \pm 8.26	0.02 \pm 0.13	0.15 \pm 0.24
Nematoda	34.53 \pm 31.63	641.80 \pm 217.77	330.40 \pm 162.76	518.75 \pm 162.58
Copepoda	63.72 \pm 67.34	10.18 \pm 12.90	3.43 \pm 4.14	0.41 \pm 0.89
Oligochaeta	0.53 \pm 1.00	11.38 \pm 30.58	2.65 \pm 3.12	0.18 \pm 0.50
Acari	0.05 \pm 0.22	0.03 \pm 0.18	0.03 \pm 0.18	0.07 \pm 0.25
Gammaridea	0.02 \pm 0.13	0.28 \pm 0.61	0.03 \pm 0.18	0.37 \pm 0.84
Ostracoda	0.02 \pm 0.13	0.05 \pm 0.22	0	0.05 \pm 0.29
Isopoda	0	0	0.15 \pm 0.44	0
Echinodermata	0	0.02 \pm 0.02	0	0.02 \pm 0.02
Priapulida	0.02 \pm 0.02	0	0.03 \pm 0.11	0
Tanaidacea	0.05 \pm 0.29	1.48 \pm 4.45	0.02 \pm 0.02	0.27 \pm 0.71
Turbellaria	25.85 \pm 23.93	7.77 \pm 6.39	5.00 \pm 7.45	1.42 \pm 1.88
Nemertini	0.08 \pm 0.42	0.02 \pm 0.02	1.37 \pm 2.52	0.02 \pm 0.02
Gastrotricha	0.28 \pm 0.76	0	1.21 \pm 1.52	0.02 \pm 0.02
Kinorhyncha	0	0.02 \pm 0.02	0.02 \pm 0.02	0
Cnidaria	0.02 \pm 0.02	0	0	0
Sipuncula	0	0	0	0.02 \pm 0.02
Misidacea	0	0.03 \pm 0.11	0	0.02 \pm 0.02
Insecta larva	0	0.02 \pm 0.02	0	0

the first axis, which explained 24.7% of the total variance. Conversely, fine sands were negatively correlated with this axis. Carbonates showed a negative correlation with the second axis, responsible for 16.5% of the variability of the meiofaunal assemblage. Coarse sands and carbonates were the variables that most contributed to explaining the variability in the meiofaunal structure (sequential multivariate multiple regression test, table 3).

DISCUSSION

The interstitial environment is subject to cyclical changes (seasons, day/night, tides, and storms) that generate important changes in, among others, sediment microtopography as well as substrate and food availability (Ólafsson 1991, Coull 1999, Covazzi *et al.* 2000, Gheskiere *et al.* 2002). These changes largely determine the vertical and horizontal distribution of the intertidal meiofaunal assemblage (Giere 1993), which tries to avoid water (desiccation), thermal (high temperatures), and oxidative (redox potential discontinuity layer) stress associated with this zone (Armonies and Reise 2000). Accordingly, meiofaunal abundances and richness have been found to be lower in the intertidal zone relative to the subtidal (Gheskiere *et al.* 2002, Bick and Arlt 2005), as was also observed in the present study. This wide fluctuation in the environmental conditions of the intertidal environment, as shown by our results, causes severe changes in the

en Los Abrigos (fig. 3) (apéndice). Esta dominancia fue menos acusada en el submareal, caracterizado por presentar varias especies con densidades intermedias, principalmente los nematodos *Siphonolaimus* sp. B, *Catanema* sp., *Oncholaimus campylocerooides*, *Paramesonchium belgium* y *Sabatieria* aff. *longisetosa* en Los Abrigos y los nematodos *Daptonema hirsutum*, *Pomponema sedecima*, *Oncholaimellus calvadosicus* y *Odontophora* sp. C y el copépodo *Canuella* aff. *perplexa* en Los Cristianos (fig. 3, apéndice).

La estructura de la comunidad meiofaunal fue distinta entre sitios (ANOSIM, R estadístico = 0.952, P = 0.02; fig. 4) y estratos (ANOSIM, R estadístico = 0.926, P = 0.02; fig. 4). El estrato intermareal presentó una mayor variabilidad temporal en la estructura de la comunidad meiofaunal en comparación con el submareal. Se observó una mayor dispersión de los centroides mensuales a lo largo del año de estudio (fig. 4), corroborado por valores de dispersión multivariante significativamente más altos (PERMDISP) en el medio intermareal con respecto al medio submareal en ambas playas: F = 2.71, P = 0.002 para Los Abrigos y F = 3.09, P = 0.003 para Los Cristianos. Similarmente, a lo largo del periodo de estudio, las condiciones ambientales del medio intermareal fueron más variables que en el medio submareal: F = 8.55, P = 0.001 para Los Abrigos y F = 2.67, P = 0.06 para Los Cristianos.

Los dos primeros ejes del RDA explicaron el 41.2% de la variabilidad de la estructura de la comunidad meiofaunal

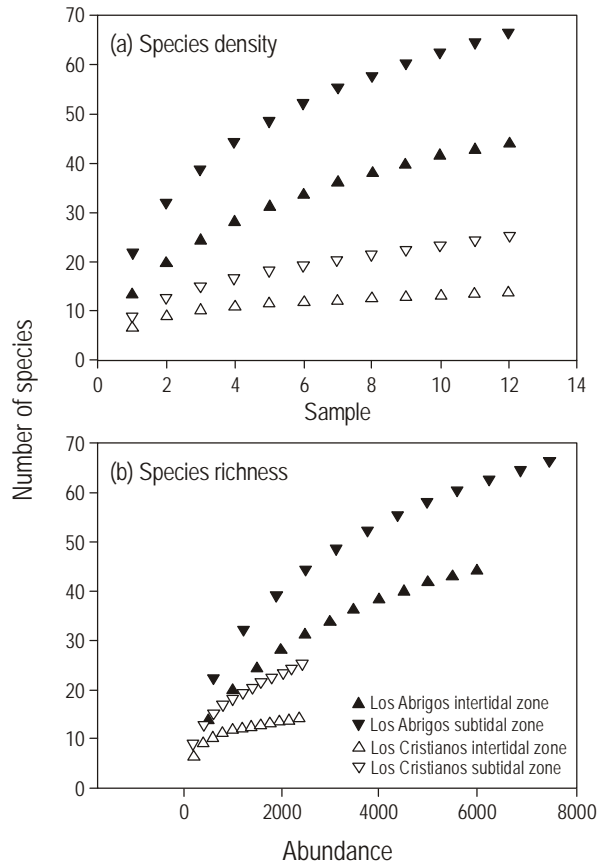


Figure 2. (a) Patterns of species density and (b) meiofaunal species richness for each tidal zone and beach.

Figura 2. (a) Patrones de densidad de especies y (b) riqueza de especies meiofaunales en cada estrato y playa.

meiofaunal assemblage structure over time, whereas greater temporal stability of the meiofaunal assemblage has been observed in the subtidal zone. Nonetheless, some meiofaunal species restricted to the intertidal zone have adapted to these high-stress conditions (Reise 1985, Brown and McLachlan 1990), showing high densities and clearly dominating the assemblage (McIntyre and Murison 1973, McLachlan 1977). Our findings show that the meiofaunal assemblage was dominated by a few species in the intertidal zone, but by several species in the subtidal fringe.

In regard to abundance, we recorded densities that can be considered intermediate in comparison with the results obtained in other surveys conducted at other latitudes and even Mediterranean beaches (Fabiano *et al.* 2002, Moreno *et al.* 2006), characterized as highly oligotrophic due to their low protein and carbohydrate content (Dell'Anno *et al.* 2002). The concentration of organic matter partially explains the meiofaunal abundances at the beaches under study, as has also been documented in other studies (e.g., Rudnick *et al.* 1985); however, an exhaustive analysis of the concentration of bacteria in sediment is necessary to determine the degree of availability of organic matter for meiofaunal organisms (Montagna *et al.* 1983, Moreno *et al.* 2006).

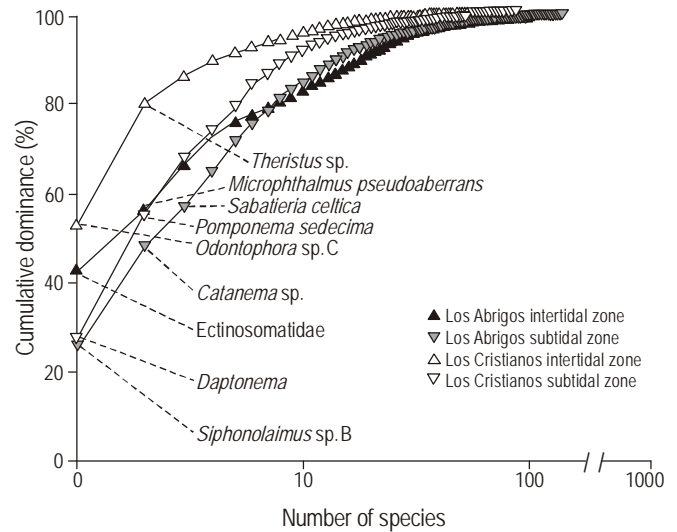


Figure 3. Dominance curves of meiofaunal species in each tidal zone and site.

Figura 3. Curvas de dominancia de las especies meiofaunales en cada estrato y playa.

(fig. 5). Las arenas medias y gruesas estuvieron correlacionadas positivamente con el primer eje, que explicó el 24.7% de la varianza total. En cambio, las arenas finas estuvieron negativamente correlacionadas con este eje. Los carbonatos obtuvieron una correlación negativa con el segundo eje, responsable del 16.5% de la variabilidad de la comunidad meiofaunal. Las arenas gruesas y los carbonatos fueron las variables que más contribuyeron a explicar la variabilidad en la estructura meiofaunal (prueba secuencial de regresión multivariante múltiple, tabla 3).

DISCUSIÓN

El ambiente intersticial se encuentra sujeto a cambios cíclicos (las estaciones, día y noche, mareas y períodos temporales), lo que genera cambios importantes, entre otros, en la microtopografía del sedimento, así como en la disponibilidad de alimento y sustrato (Ólafsson 1991, Coull 1999, Covazzi *et al.* 2000, Gheskiere *et al.* 2002). Estos cambios determinan, en gran medida, la distribución vertical y horizontal de la comunidad meiofaunal en el estrato intermareal (Giere 1993), que trata de evitar el estrés hídrico (desecación), térmico (altas temperaturas) y de oxígeno (capa de discontinuidad del potencial redox, RPD) típico de este estrato (Armonies y Reise 2000). Por esta razón, se ha observado con anterioridad que la abundancia y la riqueza meiofaunal son inferiores en el estrato intermareal en comparación con el submareal (Gheskiere *et al.* 2002, Bick y Arlt 2005), tal y como se registró en el presente estudio. Esta gran fluctuación en las condiciones ambientales del medio intermareal, como nuestros resultados han mostrado, se traduce en cambios drásticos en la estructura de la comunidad meiofaunal a lo largo del tiempo; el medio submareal, por el contrario,

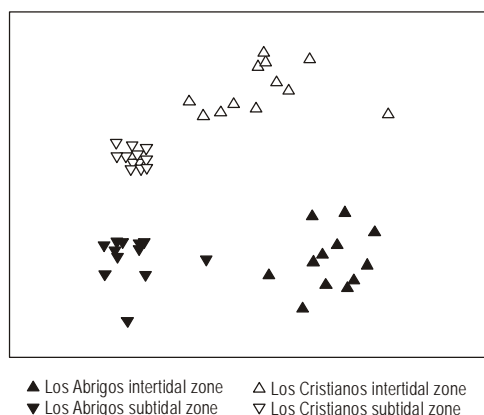


Figure 4. Non-metric multidimensional scaling ordination plot (stress = 0.11) showing similarities in meiofaunal assemblage structure between each tidal zone and site.

Figura 4. Ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (índice de esfuerzo = 0.11) que muestra las similitudes de la estructura de la comunidad meiofaunal entre cada estrato y playa.

Sediment grain size (in this case percent of different granulometric fractions) helped to explain the variability in meiofaunal assemblage structure, as shown by the distance-based RDA. The sediment carbonate content, a variable linked to the different nature of each site (Los Abrisgos of volcanic origin and Los Cristianos of organogenic origin) proved to be less relevant than the granulometric composition. The differences in the meiofaunal assemblage structure observed between both study sites (Los Abrisgos and Los Cristianos) are mainly correlated with the dominant sediment fraction (medium sands in the intertidal zone of Los Abrisgos and fine sands in the subtidal zone of Los Abrisgos and in the intertidal and subtidal zones of Los Cristianos). In the intertidal zone of Los Abrisgos, medium sands dominated and copepods were the most abundant group, with a notable presence of *Ectinosomatidae* sp. 1. These results concur with those reported by Ólafsson (1991) for the coast of Iceland and by Covazzi *et al.* (2000) for beaches in Liguria (Mediterranean), characterized by a large fraction of gravel

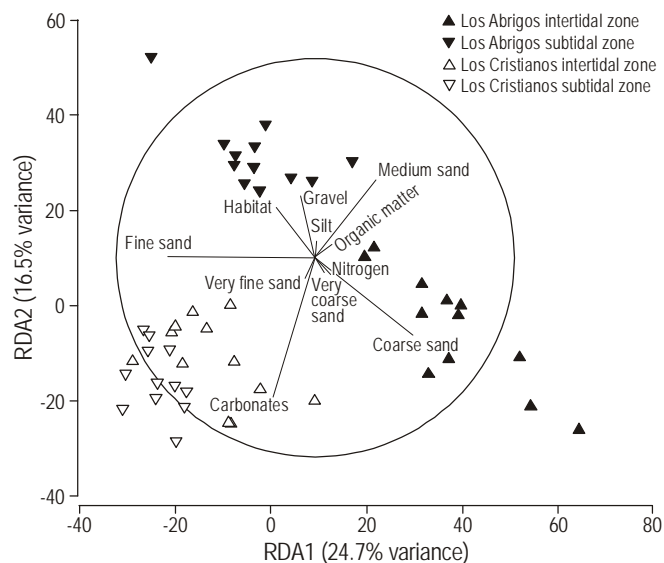


Figure 5. Distance-based redundancy analysis (RDA) showing the environmental variables affecting meiofaunal assemblage structure in each tidal zone and site.

Figura 5. Análisis de redundancia basado en distancia (RDA) que muestra las variables ambientales que afectaron la estructura de la comunidad meiofaunal en cada estrato y playa.

presentó una comunidad meiofaunal temporalmente más estable. No obstante, algunas especies meiofaunales restringidas al estrato intermareal se han adaptado a estas condiciones de elevado estrés (Reise 1985, Brown y McLachlan 1990), presentando altas densidades y dominando claramente la comunidad (McIntyre y Murison 1973, McLachlan 1977). Así, el presente estudio mostró que la comunidad meiofaunal estuvo dominada por unas pocas especies en el medio intermareal, mientras que en el medio submareal, esta dominancia correspondió a varias especies.

A nivel de abundancias, se observaron densidades que se pueden considerar intermedias en comparación con otros trabajos llevados a cabo en otras latitudes, e incluso con los realizados en playas del Mediterráneo (Fabiano *et al.* 2002, Moreno *et al.* 2006), caracterizadas como altamente

Table 3. Results of multivariate multiple regression between all environmental variables and the meiofaunal assemblage structure ($n = 48$) (sequential test, Legendre and Anderson 1999).

Tabla 3. Resultados de la regresión multivariante múltiple entre el conjunto de las variables ambientales y la estructura de la comunidad meiofaunal ($n = 48$) (prueba secuencial, Legendre y Anderson 1999).

Variable	Cumulative R^2	Sum of squares	Pseudo- F	P	Percentage of variance explained
Coarse sand	0.2089	28034	13.411	0.0002	0.2257
Carbonates	0.3551	19476	11.429	0.0002	0.1568
Zone	0.3786	4436.1	2.702	0.0160	0.0357
Medium sand	0.3852	2396.3	1.475	0.1386	0.0193
Organic matter	0.3862	1730.4	1.067	0.3476	0.0193
Nitrogen	0.3871	1725	1.065	0.3554	0.0139

and coarse sand, in which harpacticoid copepods dominate (Heip *et al.* 1982) because of the larger size of the interstices and high oxygenation. Nematodes are well adapted to living in small interstices; as they only have longitudinal muscles they are able to move through small interstices (Forster 1998). Consequently, beaches composed of fine sands are characterized by a high abundance of nematodes (McLachlan 1977, Gheskiere *et al.* 2002). This tendency was observed in the subtidal zone of Los Abrigos and in the intertidal and subtidal zones of Los Cristianos, environments dominated by fine sands.

In summary, this study has shown differences in the meiofaunal assemblage structure of two tidal zones (intertidal and subtidal) attributed mainly to differences in granulometric composition and sediment origin (organogenic *vs* volcanic) at both study sites.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank PJ Somerfield (Plymouth Marine Laboratory, UK) for introducing us to the field of marine meiofaunal ecology, as well as T Gheskiere and M Vincx (Marine Biology Department, University of Ghent, Belgium) for laboratory assistance and bibliographic help.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Allison LE, Moodie CD. 1965. Methods of soil analysis. Part 2. American Society of Agronomy: 1389–1392.
- Anderson MJ. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245–253.
- Andres NG, Witman JD. 1995. Trends in community structure on a Jamaican reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 305–310.
- Armonies W, Reise K. 2000. Faunal diversity across a sandy shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 196: 49–57.
- Bick A, Arlt G. 2005. Intertidal and subtidal soft-bottom macro- and meiofauna of the Kongsfjord (Spitsbergen). *Polar Biol.* 28: 550–557.
- Bradstreet RB. 1965. The Kjeldahl Method for Organic Nitrogen. Academic Press, New York, 239 pp.
- Brito MC, Núñez J, Martín D. 2005. Polychaetes associated to a *Cymodocea nodosa* meadow in the Canary Islands: assemblage structure, temporal variability and vertical distribution compared to other Mediterranean seagrass meadows. *Mar. Biol.* 146: 467–481.
- Brown AC, McLachlan A. 1990. Ecology of Sandy Shores. Elsevier, Amsterdam, 327 pp.
- Buchanan JB. 1984. Sediment analysis. In: NA Holme, AD McIntyre (eds.), *Methods for the study of marine benthos*, Blackell Scientific Publications, Oxford, pp 41–65.
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. Primer v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 193 pp.
- Colwell RK. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's guide and application published at <http://purl.oclc.org/estimates>. Accessed on 17 November 2011.
- Coull BC. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Aust. J. Ecol.* 24: 327–343.
- oligotróficas debido a su bajo contenido de proteínas y carbohidratos (Dell'Anno *et al.* 2002). La concentración de materia orgánica explica parcialmente las abundancias meiofaunales en las playas de estudio, tal y como se ha comprobado en otros trabajos (e.g., Rudnick *et al.* 1985), aunque es necesario un análisis exhaustivo de las concentraciones de bacterias presentes en el sedimento para determinar el grado de disponibilidad de la materia orgánica para los organismos meiofaunales (Montagna *et al.* 1983, Moreno *et al.* 2006).
- La granulometría del sedimento, tipificado por las cantidades de las distintas fracciones granulométricas, contribuyó significativamente a explicar la variabilidad en la estructura de la comunidad meiofaunal, tal y como se apreció en el análisis de ordenación basada en distancia RDA. El contenido en carbonatos del sedimento, variable ligada a la distinta naturaleza de cada sitio (Los Abrigos, de origen volcánico y Los Cristianos, de origen organógeno), fue un factor menos relevante que la granulometría. Las diferencias encontradas en la estructura de la comunidad meiofaunal entre los dos sitios de estudio (Los Abrigos y Los Cristianos) se correlacionan, principalmente, con la fracción sedimentaria dominante (arenas medias en el intermareal de Los Abrigos y arenas finas en el submareal de Los Abrigos y en el intermareal y submareal de Los Cristianos). En el intermareal de Los Abrigos, que estuvo dominado por arenas medias, los copépodos fueron el grupo más abundante, destacando la especie *Ectinosomatidae* sp. 1. Estos resultados se encuentran en consonancia con los observados por Ólafsson (1991) en las costas de Islandia y por Covazzi *et al.* (2000) en playas del mar de Liguria (Mediterráneo), que estuvieron caracterizadas por una fracción importante de gravas y arenas gruesas, en las cuales dominan los copépodos harpacticoides (Heip *et al.* 1982) debido al mayor tamaño de los intersticios y a una oxigenación alta. Por otro lado, los nematodos se encuentran bien adaptados a vivir en intersticios pequeños; gracias a su musculatura pueden desplazarse a través de intersticios de poco diámetro (Forster 1998). Por esta razón, las playas de arenas finas se caracterizan por presentar abundancias elevadas de nematodos (McLachlan 1977, Gheskiere *et al.* 2002). En el presente estudio, se observó esta tendencia en el submareal de Los Abrigos y en los estratos intermareal y submareal de Los Cristianos, ambientes dominados por arenas finas.
- En conclusión, este estudio ha mostrado diferencias en la estructura de la comunidad meiofaunal de los dos estratos analizados (inter y submareal) debido principalmente a diferencias en la composición granulométrica y a la naturaleza del sedimento (organógeno *vs* volcánico) en las localidades de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a PJ Somerfield (Laboratorio Marino de Plymouth, Reino Unido) por introducirnos en el campo de la ecología de la meiofauna marina.

- Covazzi A, Pusceddu A, Della Croce N, Danovaro R. 2000. Spatial and temporal changes in beach meiofaunal communities of the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 35: 57–64.
- Dell'Anno A, Mei ML, Pusceddu A, Danovaro R. 2002. Assessing the trophic state and eutrophication of coastal marine systems: A new approach based on the biochemical composition of sediment organic matter. *Mar. Pollut. Bull.* 44: 611–622.
- Fabiano M, Misic C, Moreno M, Salvo VS, Covazzi A. 2002. Ecological features of Ligurian beaches exposed to different hydrodynamic forcing. In: Proceedings of the International MEDCOAST Workshop on Beaches of the Mediterranean and Black Sea: Dynamics, Regeneration, Ecology and Management. Middle East Technical University, Ankara, Turkey, pp. 201–203.
- Forster SJ. 1998. Osmotic stress tolerance and osmoregulation of intertidal and subtidal nematodes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 109–125.
- Garrabou J, Ballesteros E, Zabala M. 2002. Structure and dynamics of north-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 55: 493–508.
- Gee JM. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* 96: 243–261.
- Gheskiere T, Hoste E, Kotwicki L, Degraer S, Vanaverbeke J, Vincx M. 2002. The sandy beach meiofauna and free-living nematodes from De Panne (Belgium). *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Bel.* 72(S): 43–49.
- Gheskiere T, Vincx M, Weslawski JM, Scapini F, Degraer S. 2005. Meiofauna as descriptor of tourism-induced changes at sandy beaches. *Mar. Environ. Res.* 60: 245–265.
- Giere O. 1993. *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments.* Springer, Berlin, 328 pp.
- Gotelli N, Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379–391.
- Gray JS, Elliott M. 2009. *Ecology of Marine Sediments, from Science to Management.* 2nd ed. Oxford University Press, New York, 213 pp.
- Heip C, Vincx M, Smol N, Vranken G. 1982. The systematics and ecology of marine nematodes. *Helminth. Abs.* 51: 1–31.
- Higgins RP, Thiel H. 1988. *Introduction to the Study of Meiofauna.* Smithsonian Institution Press, London, 488 pp.
- Lambhead PJD, Platt HM, Shaw KM. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.* 17: 859–974.
- Legendre P, Anderson MJ. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69:1–24.
- Mann KH. 2000. *Ecology of Coastal Waters: With Implications for Management.* Blackwell Science, Massachusetts, 432 pp.
- McIntyre AD, Murison DJ. 1973. The meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 53: 93–118.
- McLachlan A. 1977. Composition, distribution, abundance and biomass of the macrofauna and meiofauna of four sandy beaches. *Zool. Afr.* 12: 279–306.
- También queremos agradecer a T Gheskiere y a M Vincx (Departamento de Biología Marina, Universidad de Gante, Bélgica) por la facilidad prestada en su laboratorio y ayuda en la adquisición de bibliografía.
-
- McLachlan A, Brown AC. 2006. *The Ecology of Sandy Shores.* 2nd ed. Academic Press, New York, 373 pp.
- McLachlan A, Jaramillo E. 1995. Zonation on sandy beaches. *Ocean. Mar. Biol.* 33: 305–335.
- Montagna PA, Coull BC, Herring TL, Dudley BW. 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 17: 381–394.
- Moreno M, Ferrero TJ, Granelli V, Marin V, Albertelli G, Fabiano M. 2006. Across-shore variability and trophodynamic features of meiofauna in a microtidal beach of the NW Mediterranean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 66: 357–367.
- Ólafsson E. 1991. Intertidal meiofauna of four sandy beaches in Iceland. *Ophelia* 33: 55–65.
- Raffaelli D, Hawkins S. 1996. *Intertidal Ecology.* Chapman and Hall, London, 356 pp.
- Reise K. 1985. *Tidal Flat Ecology. An experimental approach to species interactions.* Springer-Verlag, Berlin, 191 pp.
- Riera R, Núñez J, Brito MC. 2011. Short-term variability in sedimentary and compositional properties of two beaches in Tenerife (Canary Islands, NE Atlantic Ocean). *Rev. Soc. Geol. Esp.* 23(3-4): 81–87.
- Riera R, Núñez J, Brito MC, Tuya F. 2011. Temporal variability of a subtropical intertidal meiofaunal assemblage: Contrasting effects at the species and assemblage level. *Vie Milieu* 61: 1–4.
- Rudnick DT, Elmgren R, Frithsen JB. 1985. Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine system. *Oecologia* 67: 157–168.
- Shin P, Cheung P, Yang F, Cheung S. 2005. Intermittent exposure to reduced oxygen levels affects prey-size selection and consumption in swimming crab *Thalamita danae* Stimpson. *Mar. Pollut. Bull.* 51: 1003–1009.
- Short A. 1999. *Handbook of Beach and Shoreface Morphodynamics.* Wiley, West Sussex, UK, 379 pp.
- Somerfield P, Warwick RM. 1996. *Meiofauna in marine pollution programmes. A laboratory manual.* Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Directorate of Fisheries Research, Lowestoft, 71 pp.
- Veloso V, Cardoso R. 2001. Effect of morphodynamics on the spatial and temporal variation of macrofauna on three sandy beaches, Rio de Janeiro State, Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 369–375.
- Walkley A, Black JA. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid nitration method. *Soil Sci.* 37: 29–38.
- Witman JD, Grange KR. 1998. Links between rain, salinity and predation in a rocky subtidal community. *Ecology* 79: 2429–2447.

Received October 2010,
received in revised form October 2011,
accepted November 2012.

Appendix. Meiofaunal species recorded throughout the study period (May 2000 to April 2001). AI, Los Abrigos intertidal zone; AS, Los Abrigos subtidal zone; CI, Los Cristianos intertidal zone; CS, Los Cristianos subtidal zone. Values are mean \pm standard error.

Apéndice. Registro de especies meiofaunales a lo largo del periodo de estudio (mayo de 2000 a abril de 2001). AI, estrato intermareal en Los Abrigos; AS, estrato submareal en Los Abrigos; CI, estrato intemareal en Los Cristianos; CS, estrato submareal Los Cristianos. Los valores indican media \pm error estándar.

Taxon	Species	AI	AS	CI	CS
Nematoda	<i>Acanthopharynx</i> sp.	0.02 \pm 0.13	0	0.08 \pm 0.64	0
Acari	Acaridea	0	0.03 \pm 0.18	0	0.07 \pm 0.25
Turbellaria	<i>Acoela</i> sp. 1	0	0.25 \pm 0.65	0	0.05 \pm 0.22
Nematoda	<i>Actarjania</i> sp.	0	0.12 \pm 0.90	0	0.05 \pm 0.39
Nematoda	<i>Actarjania</i> sp. 2	0	0.18 \pm 0.813	0	0
Nematoda	<i>Actinonema</i> sp.	0.07 \pm 0.4	0	0	0.07 \pm 0.52
Oligochaeta	<i>Aktedrilus</i> sp.	0.1	5.43 \pm 14.37	0	0.07 \pm 0.25
Nematoda	<i>Ammotheristus</i> sp.	0	0.02 \pm 0.13	0	0
Amphipoda	<i>Ampelisca brevicornis</i>	0	0	0	0.03 \pm 0.18
Nematoda	<i>Amphimonhystera</i> sp.	0	0	0	1.13 \pm 2.81
Nematoda	<i>Anticoma</i> sp.	0.03 \pm 0.18	0.33 \pm 1.24	5.98 \pm 11.24	0
Tanaidacea	<i>Apseudes talpa</i>	0.05 \pm 0.29	1.48 \pm 4.45	0.02 \pm 0.13	0.27 \pm 0.71
Nematoda	<i>Araeolaimus</i> aff. <i>elegans</i>	0	0	0.53 \pm 1.88	0
Polychaeta	<i>Aricidea</i> (<i>Acmira</i>) <i>catherinae</i>	0	0.03 \pm 0.26	0	0
Polychaeta	<i>Aricidea assimilis</i>	0	0	0	0.02 \pm 0.13
Nematoda	<i>Ascolaimus</i> sp.	0	0.02 \pm 0.13	0	0
Isopoda	<i>Asellopsis</i> sp.	0.03 \pm 0.26	0.03 \pm 0.26	0	0.02 \pm 0.13
Nematoda	<i>Bathylaimus</i> aff. <i>parassimilis</i>	0.02 \pm 0.13	0	0	0
Amphipoda	<i>Bathyporeia elegans</i>	0	0.07 \pm 0.25	0	0
Amphipoda	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	0.02 \pm 0.13	0	0	0
Amphipoda	<i>Bathyporeia</i> sp.	0	0	0	0.02 \pm 0.13
Polychaeta	<i>Brania arminii</i>	0	0.03 \pm 0.26	0	0
Nematoda	<i>Calytronema</i> sp.	0.02 \pm 0.13	0.27 \pm 1.02	0	0
Decapoda	<i>Callianassa tyrrrha</i>	0	0.02 \pm 0.13	0	0
Nematoda	<i>Camacolaimus</i> sp.	0.03 \pm 0.26	0	0	0
Copepoda	<i>Canuella</i> aff. <i>perplexa</i>	0.55 \pm 1.65	1.73 \pm 4.61	2.83 \pm 3.92	15.47 \pm 12.14
Polychaeta	<i>Capitomastus minimus</i>	0	0.22 \pm 0.58	0	0.07 \pm 0.31
Nematoda	<i>Catanema</i> sp.	2.32 \pm 6.41	148.43 \pm 110.91	4.23 \pm 11.37	3.50 \pm 5.31
Turbellaria	<i>Catenulida</i> aff. <i>catenulidae</i>	1.13 \pm 2.42	0.97 \pm 1.67	0.27 \pm 0.90	0.03 \pm 0.18
Turbellaria	<i>Catenulida</i> sp. 1	1.98 \pm 3.14	2.78 \pm 2.87	3.65 \pm 6.53	0.72 \pm 1.46
Turbellaria	<i>Catenulida</i> sp. 2	0.03 \pm 0.26	0.78 \pm 1.62	0.13 \pm 0.39	0.07 \pm 0.31
Turbellaria	<i>Catenulida</i> sp. 3	19.25 \pm 23.49	0.9 \pm 1.73	0.70 \pm 1.59	0.50 \pm 0.98
Polychaeta	<i>Cauleriella bioculata</i>	0	0.02 \pm 0.13	0	0
Nematoda	<i>Ceramonema</i> aff. <i>yunfengi</i>	0.05 \pm 0.22	1.12 \pm 2.62	0	0.05 \pm 0.39
Polychaeta	<i>Cirriformia tentaculata</i>	0	0.02 \pm 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Cirrophorus armata</i>	0	0	0	0.02 \pm 0.13
Polychaeta	<i>Cirrophorus furcatus</i>	0	0.10 \pm 0.40	0	0
Polychaeta	<i>Cirrophorus perdidoensis</i>	0	0.02 \pm 0.13	0	0

(Continued)

Taxon	Species	AI	AS	CI	CS
Nematoda	<i>Cobbia</i> aff. <i>truncata</i>	0	0.25 ± 0.95	0	0
Nematoda	<i>Cobbia</i> sp.	0	0.30 ± 1.03	0	0
Oligochaeta	<i>Coralliodrilus</i> sp.	0	0.20 ± 0.88	0	0
Ostracoda	<i>Cypridina</i> aff. <i>mediterranea</i>	0.02 ± 0.13	0.05 ± 0.22	0	0.03 ± 0.26
Nematoda	<i>Choniolaimus</i> sp.	0.60 ± 4.39	0.30 ± 1.37	0.55 ± 1.86	0.52 ± 1.53
Nematoda	<i>Chromadorita</i> sp.	0	0.15 ± 0.68	0	0.12 ± 0.64
Nematoda	<i>Daptonema</i> aff. <i>fallax</i>	0	0.07 ± 0.52	0	0
Nematoda	<i>Daptonema</i> aff. <i>hirsutum</i>	1.1 ± 2.46	28.2 ± 32.6	20.05 ± 43.26	153.83 ± 81.90
Nematoda	<i>Dasynemoides</i> sp.	0	2.03 ± 2.83	0	1.3 ± 2.48
Polychaeta	<i>Desdemonia</i> sp.	0.03 ± 0.26	0	0	0
Nematoda	<i>Desmodorella</i> aff. <i>tenuispiculum</i>	0	0.10 ± 0.48	0	0
Nematoda	<i>Diodontolaimus</i> aff. <i>sabulosus</i>	0.10 ± 0.44	0.07 ± 0.52	0	0
Polychaeta	<i>Dispio uncinata</i>	0.02 ± 0.13	0.08 ± 0.38	0.02 ± 0.13	0.02 ± 0.13
Nematoda	<i>Dolicholaimus</i> aff. <i>marioni</i>	0.07 ± 0.41	0	0	0
Copepoda	<i>Ectinosomatidae</i> sp.	60.55 ± 68.01	0.80 ± 3.42	0	0
Echinodermata	<i>Echiuroidea</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Nematoda	<i>Eleutherolaimus</i> sp.	0	0	0	0.87 ± 2.70
Oligochaeta	<i>Enchytraeidae</i>	0.20 ± 0.61	1.07 ± 3.17	0	0
Nematoda	<i>Enoploides gryphus</i>	0.43 ± 1.52	5.87 ± 9.28	0	6.00 ± 7.64
Nematoda	<i>Enoplolaimus</i> aff. <i>propinquus</i>	8.60 ± 11.24	0.45 ± 2.49	0.15 ± 1.16	0.17 ± 0.98
Nematoda	<i>Enoplus</i> sp. 1	0.03 ± 0.26	0	0	0
Nematoda	<i>Enoplus</i> sp. 2	0	0.03 ± 0.26	0	0
Polychaeta	<i>Eurydice pulchra</i>	0	0	0.02 ± 0.13	0
Polychaeta	<i>Exogone breviantennata</i>	0	0.02 ± 0.13	0.03 ± 0.18	0.15 ± 0.44
Polychaeta	<i>Exogone naidina</i>	0.02 ± 0.13	0	0	0
Amphipoda	Fam. <i>Lysianassidae</i>	0	0	0.03 ± 0.18	0.02 ± 0.13
Amphipoda	Fam. <i>Stenothoidae</i>	0	0	0	0.03 ± 0.18
Nematoda	<i>Filitonchus filiformis</i>	0	0	0	0.07 ± 0.52
Mysidacea	<i>Gastrosaccus sanctus</i>	0	0.05 ± 0.29	0	0.02 ± 0.13
Gastrotricha	<i>Gastrotricha</i> sp. 1	0	0.03 ± 0.18	0	0
Nematoda	<i>Gerlachius</i> sp.	0	0.08 ± 0.64	0	0
Sipuncula	<i>Golfingia</i> sp.	0	0	0.02 ± 0.13	0
Nematoda	<i>Gonionchus</i> aff. <i>cumbraensis</i>	0.13 ± 0.43	1.52 ± 3.47	0	0
Oligochaeta	<i>Grania</i> sp.	0.27 ± 0.80	2.68 ± 8.17	0	0.12 ± 0.41
Nematoda	<i>Halalaimus</i> sp. 3	0	0.13 ± 1.03	0	0
Cnidaria	<i>Halamnohydra</i> sp.	0	0.02 ± 0.13	0	0
Copepoda	<i>Halectinosoma</i> sp.	0.53 ± 1.71	4.25 ± 5.01	0.28 ± 0.58	8.93 ± 7.60
Turbellaria	<i>Haplopharyngida</i>	0.03 ± 0.26	0	0	0
Turbellaria	<i>Haplopharyngida</i> sp. 1	0.02 ± 0.13	0	0.03 ± 0.26	0.02 ± 0.13
Polychaeta	<i>Haplosyllis spongicola</i>	0	0	0.02 ± 0.13	0
Copepoda	<i>Harpacticus</i> aff. <i>flexus</i>	1.00 ± 3.31	2.72 ± 7.42	0.23 ± 0.62	0.5
Polychaeta	<i>Hesionides arenaria</i>	0.02 ± 0.13	0	0	0

(Continued)

Taxon	Species	AI	AS	CI	CS
Oligochaeta	<i>Heterodrilus</i> sp.	0.03 ± 0.26	1.65 ± 6.90	0	0
Oligochaeta	<i>Heterodrilus</i> sp. 1	0	0.10 ± 0.48	0	0
Insecta	Larva Diptera	0.02 ± 0.13	0	0	0
Isopoda	<i>Idotea</i> sp.	0	0	0.02 ± 0.13	0
Copepoda	<i>Intermedopsyllus</i> sp.	0	0.05 ± 0.29	0.02 ± 0.13	0
Kinorhyncha	Kinorhyncha	0	0	0.02 ± 0.13	0
Copepoda	<i>Klienyhocamptus diarticulatus</i>	0.05 ± 0.29	0	0	0
Nematoda	<i>Kraspedonema</i> sp.	0	0.07 ± 0.52	0	0
Nematoda	<i>Laimella</i> aff. <i>longicaudata</i>	0	0.13 ± 1.03	0	0
Nematoda	<i>Laimella</i> sp.	0	0	0	0.08 ± 0.64
Polychaeta	Larvas Opheliidae	0.08 ± 0.65	0	0	0
Ostracoda	<i>Leptocythere</i> sp.	0	0	0	0.02 ± 0.13
Nematoda	<i>Linhomoeus</i> sp.	0.15 ± 0.66	0	0	0
Amphipoda	<i>Lysianassidae</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Turbellaria	<i>Macrostomida</i> sp. 1	0	0	0.03 ± 0.18	0
Turbellaria	<i>Macrostomida</i> sp. 2	0.10 ± 0.30	0	0	0
Turbellaria	<i>Macrostomida</i> sp. 3	0.02 ± 0.13	0	0.03 ± 0.18	0
Nematoda	<i>Marylynnia</i> sp.	0	0.17 ± 0.91	0	0
Nematoda	<i>Mesacanthion diplochma</i>	1.30 ± 3.30	1.35 ± 2.53	0.13 ± 1.03	7.93 ± 8.50
Nematoda	<i>Metachromadora</i> sp.	0	0.03 ± 0.26	0	0
Nematoda	<i>Metadasynemella</i> sp.	0.18 ± 1.17	1.38 ± 3.28	0	0.07 ± 0.52
Nematoda	<i>Microlaimus</i> aff. <i>acinaces</i>	0	0	1.77 ± 4.33	1.43 ± 3.06
Nematoda	<i>Microlaimus</i> sp. 1	0.98 ± 2.42	0.05 ± 0.29	0	0
Nematoda	<i>Microlaimus</i> sp. 3	0	0	0	0.13 ± 0.75
Polychaeta	<i>Microphthalmus pseudoaberrans</i>	13.97 ± 19.18	0.15 ± 0.44	0.30 ± 1.25	0.02 ± 0.13
Nematoda	<i>Monoposthia</i> aff. <i>mirabilis</i>	0.12 ± 0.55	1.78 ± 3.99	0.13 ± 1.03	2.18 ± 4.56
Nematoda	<i>Monoposthia</i> sp.	0.20 ± 1.10	0.22 ± 0.96	0	0.55 ± 2.01
Polychaeta	<i>Notomastus latericeus</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Novafabricia</i> sp.	0.02 ± 0.13	0	0	0
Nematoda	<i>Odontophora</i> aff. <i>longisetosa</i>	1.17 ± 2.64	3.77 ± 6.73	1.65 ± 6.04	0.67 ± 3.24
Nematoda	<i>Odontophora</i> aff. <i>villoti</i>	0	0.98 ± 4.73	0	0
Nematoda	<i>Odontophora</i> sp. C	0.65 ± 1.68	1.60 ± 3.12	180.93 ± 134.24	28.65 ± 25.34
Nematoda	<i>Oncholaimellus calvadosicus</i>	1.47 ± 3.52	16.90 ± 22.59	12.68 ± 13.24	74.92 ± 59.15
Nematoda	<i>Oncholaimus</i> aff. <i>skawensis</i>	1.77 ± 4.20	0	0.17 ± 0.90	0.32 ± 1.26
Nematoda	<i>Oncholaimus campylocercoides</i>	1.48 ± 3.83	45.98 ± 67.19	0.72 ± 2.10	27.12 ± 19.99
Nematoda	<i>Onyx</i> aff. <i>perfectus</i>	0.60 ± 2.12	0.17 ± 0.76	0	0
Polychaeta	<i>Ophelia bicornis</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Nemertea	<i>Ototyphlonemertes</i> sp. 2	0.02 ± 0.13	0	0.03 ± 0.18	0.02 ± 0.13
Nemertea	<i>Ototyphlonemertes</i> sp. 1	0	0.02 ± 0.13	1.42 ± 2.72	0
Nematoda	<i>Paracomesoma</i> sp.	0	2.9	0	0.15 ± 0.68
Copepoda	<i>Paralaophonte</i> sp.	0	0.03 ± 0.18	0	0
Nematoda	<i>Paralinhomoeus</i> aff. <i>tenuicaudatum</i>	0	0.87 ± 3.01	0	0

(Continued)

Taxon	Species	AI	AS	CI	CS
Nematoda	<i>Paralinhomoeus</i> aff. <i>uniovarium</i>	0	0.15 ± 0.82	0	0
Nematoda	<i>Paralinhomoeus</i> sp.	0.1 ± 0.48	8.25 ± 10.74	1.47 ± 3.03	1.77 ± 3.88
Nematoda	<i>Paralongicyatholaimus</i> sp.	0	0	1.78 ± 4.69	0.15 ± 0.82
Nematoda	<i>Paramesonchium</i> sp.	0.05 ± 0.39	20.28 ± 23.63	0	33.37 ± 39.16
Nematoda	<i>Paramonhystera</i> sp. 1	0.03 ± 0.26	0	0	0
Nematoda	<i>Paramonhystera</i> aff. <i>riemanni</i>	0	1.55 ± 4.16	0	0
Polychaeta	<i>Parapionosyllis macaronesiensis</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Parapionosyllis minuta</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Parapionosyllis</i> sp.	0	0.07 ± 0.25	0	0
Polychaeta	<i>Pararicia</i> sp.	0	0	0	0.03 ± 0.18
Nematoda	<i>Pareurystomina</i> aff. <i>bissonettei</i>	0	0.75 ± 1.60	0	0
Polychaeta	<i>Perinereis cultrifera</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Periquesta canariensis</i>	0.07 ± 0.41	1.18 ± 5.92	0	0
Polychaeta	<i>Petitia amphophthalma</i>	0.65 ± 1.68	0.15 ± 0.68	0	0
Nematoda	<i>Phanodermopsis</i> sp.	0	0.03 ± 0.26	0	0
Polychaeta	<i>Pionosyllis spinisetosa</i>	0.02 ± 0.13	0.67 ± 1.53	0	0.07 ± 0.25
Polychaeta	<i>Platynereis dumerilii</i>	0	0	0.02 ± 0.13	0.02 ± 0.13
Nematoda	<i>Pomponema sedecima</i>	0.07 ± 0.31	9.83 ± 21.27	0.77 ± 3.51	150.12 ± 92.82
Nematoda	<i>Pomponema</i> aff. <i>reducta</i>	0.02 ± 0.13	12.22 ± 13.42	0	0.20 ± 1.55
Amphipoda	<i>Pontocrates arenarius</i>	0	0.18 ± 0.57	0	0.27 ± 0.92
Nematoda	<i>Promonhystera</i> sp.	0	0.05 ± 0.39	0	0
Turbellaria	<i>Proseriata</i> sp. 1	0.25 ± 0.68	1 ± 2.22	0.08 ± 0.38	0.03 ± 0.18
Turbellaria	<i>Proseriata</i> sp. 2	0	0.1 ± 0.44	0.05 ± 0.29	0
Turbellaria	<i>Proseriata</i> sp. 3	0.25 ± 0.86	0	0	0
Polychaeta	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Protodrilus</i> aff. <i>rubropharyngeus</i>	0.42 ± 1.03	0.02 ± 0.13	0	0
Nematoda	<i>Pseudochromadora</i> sp. 1	0.05 ± 0.22	0	0.05 ± 0.39	0.27 ± 1.31
Nematoda	<i>Pseudochromadora</i> sp. 2	0.03 ± 0.26	9.75 ± 14.93	0.80 ± 2.18	1.40 ± 3.01
Polychaeta	<i>Pseudopolydora</i> sp.	0	0	0.03 ± 0.18	0.02 ± 0.13
Nematoda	<i>Ptycholaimellus</i> sp.	0	0	0	0
Turbellaria	<i>Rhabdocoela kaliptorhynchia</i>	0.77 ± 1.68	0	0	0
Turbellaria	<i>Rhabdocoela</i> sp. 1	2.02 ± 3.22	0.10 ± 0.30	0	0
Nematoda	<i>Rhabdodemia</i> aff. <i>imer</i>	0	0.07 ± 0.31	0	0
Nematoda	<i>Rhabdodemia</i> sp. 2	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Rhynchospio glutaeta</i>	0.13 ± 0.47	1.23 ± 1.42	0.37 ± 1.09	1.90 ± 2.18
Nematoda	<i>Richtersia</i> sp.	0	0	0	0.43 ± 2.41
Nematoda	<i>Sabatieria</i> aff. <i>celtica</i>	0	0	0	0.07 ± 0.52
Nematoda	<i>Sabatieria</i> aff. <i>elongata</i>	0.52 ± 1.67	0.12 ± 0.78	0.13 ± 0.81	1.67 ± 3.47
Nematoda	<i>Sabatieria</i> aff. <i>longisetosa</i>	0	61.23 ± 48.17	0	0.12 ± 0.64
Nematoda	<i>Sabatieria</i> sp. 3	0.08 ± 0.53	0.12 ± 0.90	0	0
Nematoda	<i>Scaptrella</i> sp.	0	0	0	0.05 ± 0.39
Polychaeta	<i>Scolelepis squamata</i>	0.08 ± 0.25	0	0.28 ± 0.55	0.02 ± 0.13

(Continued)

Taxon	Species	AI	AS	CI	CS
Polychaeta	<i>Scoloplos armiger</i>	0	0.03 ± 0.26	0	0.07 ± 0.25
Polychaeta	<i>Schoeredella laubieri</i>	0.02 ± 0.13	0.45 ± 1.15	0	0.45 ± 0.75
Nematoda	<i>Setosabatieria</i> aff. <i>hilarula</i>	0	0.07 ± 0.51	0	4.48 ± 4.97
Nematoda	<i>Siphonolaimus</i> aff. <i>niger</i>	0	0.08 ± 0.64	0	0.12 ± 0.69
Nematoda	<i>Siphonolaimus</i> aff. <i>pellucidus</i>	1.12 ± 4.52	53.38 ± 49.15	0	1.07 ± 7.75
Nematoda	<i>Siphonolaimus</i> sp. B	1.80 ± 6.96	177.05 ± 175.62	2.77 ± 8.03	1.03 ± 4.74
Nematoda	<i>Southernia</i> sp.	0	0.05 ± 0.39	0	0
Isopoda	<i>Sphaeroma serratum</i>	0	0	0.12 ± 0.37	0
Polychaeta	<i>Sphaerosyllis cryptica</i>	0	0	0	0.02 ± 0.13
Polychaeta	<i>Sphaerosyllis xarifae</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Spio decoratus</i>	0	0.02 ± 0.13	0	0
Polychaeta	<i>Spio filicornis</i>	0.08 ± 0.28	5.57 ± 4.79	0.25 ± 1.44	4.47 ± 4.33
Nematoda	<i>Spirinia laevis</i>	0.20 ± 1.19	0	0	0
Nematoda	<i>Spirinia parasitifera</i>	0.23 ± 0.72	1.03 ± 2.73	0	9.80 ± 11.27
Polychaeta	<i>Streptosyllis bidentata</i>	0.18 ± 1.17	0.47 ± 1.38	0.05 ± 0.39	0.93 ± 1.31
Polychaeta	<i>Streptosyllis campoyi</i>	0.03 ± 0.26	0.35 ± 0.86	0	0
Polychaeta	<i>Syllides edentulus</i>	0.02 ± 0.13	0.03 ± 0.26	0	0
Polychaeta	<i>Syllides japonicus</i>	0.02 ± 0.13	0.27 ± 0.94	0	0
Polychaeta	<i>Syllis armillaris</i>	0	0.07 ± 0.41	0	0
Polychaeta	<i>Syllis garciai</i>	0	0.12 ± 0.64	0	0
Polychaeta	<i>Syllis prolifera</i>	0.02 ± 0.13	0	0	0
Nematoda	<i>Synonchiella</i> aff. <i>forceps</i>	0	13.8 ± 11.09	0	0
Nematoda	<i>Tarvaia</i> sp.	0	0.03 ± 0.18	0	0
Nematoda	<i>Thalassironus</i> sp. 1	0.03 ± 0.26	0.25 ± 0.97	0	0.15 ± 0.68
Nematoda	<i>Thalassironus</i> sp. 2	0	0.20 ± 0.88	0	0
Polychaeta	<i>Tharyx marioni</i>	0.02 ± 0.13	0	0	0
Nematoda	<i>Theristus</i> sp.	4.67 ± 6.55	0	92.78 ± 136.52	0
Nematoda	<i>Theristus</i> sp. 1	0	0.05 ± 0.39	0	0
Nematoda	<i>Theristus</i> sp. 2	0	0.13 ± 1.03	0	0
Copepoda	<i>Tisbe</i> aff. <i>bulbisetosa</i>	0.03 ± 0.26	0.03 ± 0.26	0	0
Nematoda	<i>Trefusia</i> sp.	0	0.18 ± 1.42	0	0.20 ± 1.10
Nematoda	<i>Trileptium</i> aff. <i>parisetum</i>	1.52 ± 3.34	0.42 ± 1.15	0	0.07 ± 0.52
Copepoda	<i>Tryphonema</i> sp.	0.97 ± 5.45	0.53 ± 1.20	0.07 ± 0.41	0.05 ± 0.29
Oligochaeta	<i>Tubificidae</i>	0.05 ± 0.29	0.25 ± 1.22	0	0
Priapulida	<i>Tubiluchus</i> sp.	0	0	0.03 ± 0.18	0
Amphipoda	<i>Urothoe</i> sp.	0	0.02 ± 0.13	0	0
Nematoda	<i>Vasostoma</i> sp.	0	0.68 ± 2.54	0	0
Nematoda	<i>Viscosia glabra</i>	0.03 ± 0.26	0.32 ± 1.32	0.08 ± 0.64	0.38 ± 1.11
Nematoda	<i>Xyala striata</i>	0.32 ± 1.32	1.22 ± 3.28	0	0