

Contenido de fósforo de los tejidos de fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental y su relación con la dinámica de cada especie

OLGA DELGADO

Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Diagonal, 645. Barcelona 08028.

Recibido: Junio 1985.

INTRODUCCIÓN

Diversos estudios han señalado la importancia de las angiospermas acuáticas en la dinámica de nutrientes de la zona costera. Por su condición de plantas vasculares, con un sistema de raíces y transporte interno, pueden obtener los nutrientes tanto a partir del sedimento —vía radicular— como a través de las hojas (McROY & BARSDATE, 1970; BRISTOW & WHITCOMBE, 1971; DENNY, 1972; PATRIQUIN, 1972; DE MARTE & HARTMAN, 1974; CARIGNAN & KALFF, 1980; FRESI & SAGGIOMO, 1980; PENHALE & THAYER, 1980), lo cual las diferencia sensiblemente de las algas. De esta forma la movilización y regeneración del fósforo del sedimento puede ser acelerada por las angiospermas acuáticas (BARCO & SMART, 1980; WETZEL, 1981). El fósforo de la planta es liberado al agua durante el crecimiento activo, la senescencia y, principalmente, durante la descomposición (McROY *et al.*, 1972; NICHOLS & KEENEY, 1973; KISTRITZ, 1977; WETZEL, 1981). Por todo ello la actuación de las plantas vasculares acuáticas ha sido interpretada como potenciales bom-

bas extractoras del fósforo del sedimento.

Una característica del ciclo de producción en estas plantas es su relativa independencia del ambiente (ROMERO, 1985). En este comportamiento se ha sugerido la posibilidad que tienen algunos vegetales de almacenar nutrientes en forma inorgánica y utilizarlos después en el crecimiento. Aunque se ha atribuido cierta capacidad almacenadora a los rizomas —referente al carbono y al nitrógeno (DREW, 1980; PIRC, 1983)—, es escasa la información sobre el tipo de material de reserva y su relación con el crecimiento.

Frecuentemente se ha utilizado el análisis de los tejidos como una medida de los elementos nutritivos de que dispone una planta para su crecimiento (GERLOFF, 1965). Esta técnica ha sido muy utilizada en agricultura, se basa en la existencia de una estrecha relación entre la concentración de fósforo en los tejidos y la del medio.

Los tejidos más ricos en fósforo son los que presentan una mayor actividad metabólica (GERLOFF, 1965). La concentración de fósforo varía estacionalmente (CAINES, 1965), pudiéndose atribuir en

parte a las distintas necesidades de la planta durante el crecimiento y la senescencia. La translocación de fósforo en ambos casos afecta en mayor grado a tejidos fotosintéticos, como las hojas. En este sentido se ha señalado la necesidad de utilizar los tejidos más jóvenes para una correcta interpretación del estado nutricional de la planta (GERLOFF & KROMBOLZ, 1966).

Para una muestra de 92 macrófitos bentónicos de 9 localidades, ATKINSON & SMITH (1983) obtienen una relación atómica media de C: N: P: 700:35:1 (con una mediana de 500:30:1). El amplio margen de variación que encuentran lo atribuyen a las distintas condiciones ambientales, susceptibles, por su parte, de enmascarar las diferencias taxonómicas que pudieran existir. La relación C:P tan alta de estos macrófitos sugiere, a los mismos autores, un requerimiento de fósforo inferior al del fitoplancton y/o una limitación debida al fósforo. Otra razón que explicaría el alto valor C:P, es la mayor proporción de compuestos estructurales ricos en carbono que poseen los macrófitos. Apuntan también la existencia de una tendencia a aproximar la relación de Redfield cuando los niveles de nitrógeno y fósforo en el medio son altos.

Nuestro principal objetivo consiste en evaluar la magnitud de la variación estacional del fósforo total (PT) en la planta, en relación con la dinámica de cada especie. Asimismo intentamos realizar una estima del requerimiento de fósforo de estas comunidades.

Se han estudiado cuatro especies de fanerógamas marinas características de dos sistemas costeros: la bahía del Fangar del delta del Ebro y las islas Medes. En el primer caso, si bien se trata de un ambiente marino, existe una importante influencia continental; las praderas de fanerógamas marinas se hallan representadas por *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, *Zostera noltii* Horneman y *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande. En las islas Medes, en cambio, encontramos praderas monoespecíficas de *Posidonia oceanica* (L) Delile.

TABLA I. Calendario de las campañas de muestreo. — *Sampling dates.*

| BAHIA DEL FANGAR | ISLAS MEDES |
|---------------------|--------------------|
| 22 - octubre - 1983 | 29 - agosto - 1983 |
| | 2 - octubre - 1983 |
| 30 - marzo - 1984 | 17 - marzo - 1984 |
| 17 - julio - 1984 | 18 - junio - 1984 |

MATERIAL Y MÉTODOS

Se seleccionaron dos estaciones que fueron visitadas repetidas veces a lo largo de un año (tabla I). En la bahía del Fangar la estación corresponde a una profundidad de 1 m y en ella podían encontrarse comunidades de las tres especies bien desarrolladas. La estación de las islas Medes se fijó a 6,5 m de profundidad, ya que datos preliminares indicaban que allí, estos vegetales, tenían unas características medias respecto de los de mayor o menor profundidad (ROMERO, 1983).

La recogida de muestras se efectuó directamente en inmersión con escafandra autónoma. El material recolectado se limpiaba *in situ* de los restos de arena, se almacenaba en bolsas de plástico y se congelaba en un intervalo no superior a las dos horas.

El análisis del contenido de fósforo total (PT) se ha hecho separadamente para distintas partes de la planta en cada una de las especies estudiadas, atendiendo a su estructura, función y fisiología. Para este fraccionamiento se han tenido en cuenta las posibilidades de cada especie: viabilidad de separación, tamaño, datos previos de producción, etc. En general se separaron hojas, raíces y rizomas. En particular, para las hojas de *Cymodocea* y *Posidonia*, debido a su mayor tamaño, pudieron separarse también los pecíolos (*sensu* GIRAUD, 1977) y los epífitos. Referente a estos últimos, sólo se recuperaron para su posterior análisis los de *Posidonia*, ya que era necesaria una cantidad de muestra difícilmente conseguible en el caso de los de *Cymodocea*.

TABLA II. Concentración de PT (mg PT/g pe peso seco) en distintas partes de la planta de *modocea nodosa* (C), *Zostera noltii* (Z) y *Ruppia cirrhosa* (R), en tres épocas del año PT = fósforo total. — *Phosphorus concentration (mg PT/g dry weight) in different parts of the plant of Cymodocea nodosa (C), Zostera noltii (Z) and Ruppia cirrhosa (R), at three sampling dates along the year, PT = total phosphorus.*

| | OCTUBRE | | | MARZO | | | JULIO | | |
|---------|---------|------|------|-------|------|------|-------|------|------|
| | C | Z | R | C | Z | R | C | Z | R |
| HOJA | 1,62 | 2,20 | 2,27 | 1,84 | 1,45 | 2,31 | 2,52 | 1,38 | 0,77 |
| PECIOLO | 1,54 | — | — | 1,88 | — | — | 2,09 | — | — |
| RIZOMA | 2,08 | 0,78 | 2,12 | 1,27 | 0,61 | 1,41 | 1,51 | 0,65 | 1,10 |
| RAIZ | 0,93 | 1,01 | 2,73 | 1,78 | 0,76 | 1,67 | 0,96 | 0,77 | 1,13 |

Para el estudio de las hojas de *Ruppia*, *Zostera* y *Cymodocea*, se usaron sólo las hojas que presentaban un recubrimiento menor de epibiontes —las más jóvenes—, eliminándose siempre de la manera más conveniente los epífitos presentes. En todas las especies se desecharon las hojas seniles —de color marrón—. En *Posidonia* esta característica aparece en las porciones distales de hojas todavía verdes. En este caso se prescindió de las partes seniles, aprovechando las partes verdes.

Para el análisis del fósforo total se siguió, esencialmente, la oxidación húmeda de los tejidos vegetales mediante una mezcla ternaria de los ácidos oxidantes: nítrico, sulfúrico y perclórico (JACKSON, 1970); mientras que para la colorimetría de los extractos se ha seguido el método del color amarillo del complejo vanadomolibdofosfórico, en medio acidificado con nítrico (JACKSON, 1970).

concretamente sobre la dinámica de los ciclos de producción de las distintas especies y la concentración de fósforo en el medio. La tabla V corresponde a un estudio de la producción de fanerógamas marinas de la bahía del Fangar realizado durante el período octubre 1983-noviembre 1984. En particular se indica la biomasa foliar máxima y la que presentaba cada especie, cuando se analizaron los respectivos contenidos de fósforo, así como la biomasa de raíces y rizomas (PÉREZ & CAMP, en prensa). Asimismo, en la tabla VI se muestra, juntamente con la producción anual, la biomasa que presentaba *Posidonia oceanica* cuando se llevó a cabo el análisis de la concentración de fósforo en sus tejidos. Todos estos datos pertenecen a un estudio de la producción de la comunidad de *P. oceanica* de las islas Medes (ROMERO, 1985).

La hidrografía de la bahía del Fangar

RESULTADOS

En las tablas II y III se indican las concentraciones de fósforo total (en mg de PT por g de peso seco, cenizas incluidas) en las distintas partes de la planta de *Cymodocea nodosa*, *Zostera noltii*, *Ruppia cirrhosa* y *Posidonia oceanica*. En la tabla IV se indican los valores medios del contenido de cenizas de aquellas muestras para las que también se ha analizado el contenido de PT.

Por otro lado, se dispone de cierta información sobre las áreas de estudio, más

TABLA III. Concentración de PT (mg PT/g) en las distintas partes de la planta de *Posidonia oceanica* y de sus epífitos, en varias épocas del año. — *Phosphorus concentration (mg PT/dry weight) in different parts of the plant of Posidonia oceanica and its epiphytes, at three sampling dates along the year.*

| | AGOSTO | OCTUBRE | MARZO | JUNIO |
|----------|--------|---------|-------|-------|
| HOJA | 1,01 | 1,10 | 1,64 | 1,75 |
| PECTOLO | 0,05 | 1,37 | 1,84 | 1,83 |
| RIZOMA | 0,76 | 0,84 | 0,60 | 0,48 |
| RAIZ | 0,58 | 0,71 | 0,61 | — |
| EPIFITOS | 0,95 | 1,04 | 2,49 | 1,71 |

TABLA IV. Porcentaje de cenizas (referido a peso seco) en distintas partes de la planta de las 4 especies estudiadas y en los epifitos de *Posidonia* y *Cymodocea* (valor medio \pm desviación estándar; entre paréntesis, el número de valores promediados). — *Ash free percentage in different parts of the plant of four studied species and the Cymodocea and Posidonia epiphytes (mean value \pm standard deviation; in brackets, number of averaged values).*

| | HOJA | PECIOLO | RIZOMA | RAIZ | EPIFITOS |
|------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------|
| <i>Cymodocea</i> | 10,7 \pm 1,6 (3) | 21,9 \pm 5,3 (3) | 15,3 \pm 2,4 (3) | 19,6 \pm 2,2 (2) | 73,1 |
| <i>Zostera</i> | 13,0 \pm 1,3 (3) | - | 10,8 \pm 1,7 (3) | 14,1 \pm 3,3 (3) | - |
| <i>Ruppia</i> | 14,7 \pm 4,9 (3) | - | 17,0 \pm 2,7 (3) | 14,3 \pm 3,1 (3) | - |
| <i>Posidonia</i> | 10,1 \pm 0,8 (4) | 15,2 \pm 1,1 (4) | 10,0 \pm 2,8 (4) | 12,3 \pm 2,2 (4) | 59,4 \pm 9,5 |

está muy influenciada por los aportes de origen continental (desagüe de los canales de riego de los arrozales) que, combinada con los factores meteorológicos, dan una dinámica muy variable y poco predecible (CAMP & DELGADO, en prensa). Los niveles de fosfato, detectados en el agua (fig. 1), son por lo general elevados si los comparamos con las concentraciones mencionadas para aguas superficiales mediterráneas (0,017 a 0,17 $\mu\text{g-at P-PO}_4/1$;

TABLA VI. Biomasa (g peso seco/m²), en diferentes estaciones del año, y producción media anual (g peso seco/m² año) de las distintas partes de la planta de *Posidonia oceanica* (ROMERO, 1985). — *Biomass (g dry weight/m²) at different season and mean annual production, of the plant of Posidonia oceanica (data from ROMERO, 1985).*

| | AGOSTO | OCTUBRE | MARZO | JUNIO | P |
|----------|--------|---------|-------|-------|-----|
| HOJA | 180 | 144 | 158 | 221 | 310 |
| PECIOLO | 48 | 48 | 44 | 33 | 180 |
| RIZOMA | 150 | 150 | 150 | 150 | 150 |
| RAIZ | 25 | 25 | 25 | 25 | 25 |
| EPIFITOS | 152 | 36 | 68 | 86 | - |

TABLA V. Biomasa foliar —epífitos y pecíolo; incluidos— en tres estaciones del año. Biomasa foliar máxima, biomasa de raíces y rizomas y tanto por ciento de raíces en las tres comunidades de fanerógamas marinas del Fangar (valor medio \pm desviación estándar, entre paréntesis el número de réplicas). Para *Cymodocea* se indica el tanto por ciento de pecíolos (%P_v) (datos de PÉREZ & CAMP, en prensa). — *Leave biomass —epiphytes and sheaths included— at three sampling dates along the year. Maximum of leaves biomass, roots plus rhizome biomass and percentage of roots in the three communities of marine phanerogams of the Fangar Bay (mean value \pm standard deviation; in brackets, number of replicates) the percentage of sheaths in Cymodocea (P_v%) is also noted (data from PÉREZ & CAMP, in press).*

| | | <i>Cymodocea</i> | <i>Zostera</i> | <i>Ruppia</i> |
|------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|
| OCTUBRE | { g p. s/m ² | 159,7 \pm 4,2 (3) | 42,3 \pm 24,1 (3) | 161,4 \pm 25,2 (3) |
| | { % P _v | 47,6 | - | - |
| MARZO | { g p. s/m ² | 49,5 \pm 16,7 (3) | 53,8 \pm 7,8 (3) | 90,8 \pm 6,9 (3) |
| | { %P _v | 42,8 | - | - |
| JULIO | { g p. s/m ² | 204,1 \pm 32,9 (3) | 87,4 \pm 0,88 (2) | 162,3 |
| | { % P _v | 20,7 | - | - |
| B. foliar máx. | g p. s/m ² año | 215,6 \pm 34,2 (3) | 125,9 \pm 38,1 (2) | 162,3 |
| B. raíz + rizoma | g p. s/m ² | 305,6 \pm 109,5 (22) | 175,5 \pm 94,8 (14) | 47,8 \pm 39,4 (11) |
| % raíces | | 27,2 | 26 | 43,5 |

TABLA VII. Concentración de fósforo reactiv soluble (PRS, $\mu\text{g-at P-PO}_4/1$) en el agua intersticial de las praderas de *C. nodosa*, *Z. noltii*, *R. cirrhosa* (bahía del Fangar) y *P. oceanica* (islas Medas), en varias épocas del año (media \pm desviación estándar; entre paréntesis el número de réplicas; datos de VIDAL, 1985). — *Reactive soluble phosphorus (PRS, $\mu\text{g-at P-PO}_4/1$) in the interstitial water of meadows of C. nodosa Z noltii, R. cirrhosa seagrasses (in the Fangar Bay) and P. oceanica (in the Medes Islands), some times along the year (mean \pm standard deviation; in brackets, number of replicates; data from VIDAL, 1985).*

| | OCTUBRE | NOVIEMBRE | MARZO | JUNIO | JULIO |
|------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|
| <i>Cymodocea</i> | 7,2 \pm 0,5 (2) | - | 1,02 \pm 0,17 (3) | - | 1,3 \pm 0,34 (3) |
| <i>Zostera</i> | 1,27 \pm 0,25 (2) | - | 0,63 \pm 0,09 (3) | - | 1,70 \pm 0,88 (5) |
| <i>Ruppia</i> | 1,41 \pm 0,02 (2) | - | 0,70 \pm 0,16 (3) | - | 1,65 \pm 0,08 (5) |
| <i>Posidonia</i> | - | 3,11 \pm 1,00 (9) | 1,64 \pm 0,16 (12) | 1,65 \pm 1,01 (12) | |

MARGALEF, 1974). La concentración de fósforo varía estacionalmente, tanto en la columna de agua (fig. 1) como en el sedimento (agua intersticial, tabla VII). La concentración de fosfato en el agua oscila entre valores indetectables y 0,5 $\mu\text{g-at P-PO}_4/1$. Las menores concentraciones se obtienen en verano y las mayores en noviembre. No obstante, debido a la gran variabilidad del sistema, no existen largos períodos de tiempo en los que no haya fósforo en el agua. La variabilidad en el agua intersticial no es tan alta (en una misma época) y las diferencias entre épocas son significativas estadísticamente (VIDAL, 1985). En general la concentra-

ción de fósforo en el agua intersticial oscila entre los 0,6 y los 1,7 $\mu\text{g-at P-PO}_4/1$, con mínimos en primavera y máximos en otoño.

En las islas Medes la concentración de fósforo en la columna de agua (fig. 1) presenta también valores relativamente elevados si los comparamos con los detectados en otros estudios realizados en zonas cercanas (BALLESTEROS, 1984). Esto tal vez puede explicarse debido a la proximidad de la desembocadura del río Ter. En la tabla VIII se indica la concentración de fósforo reactivo soluble (PRS) del agua intersticial en las praderas estudiadas (datos de VIDAL, 1985).

TABLA VIII. Concentración media de PT (m PT/g peso seco) y contenido medio (mg PT/m²) en los compartimentos epigeo (E) e hipogeo (H) de las praderas de las 4 especies estudiadas (media \pm desviación estándar; entre paréntesis el número de valores promediados). — *Mean concentration of total phosphorus (mg PT/g dry weight) and mean content (mg PT/m²) in the different compartments: aboveground (E) and belowground (H), of the four seagrasses studied (mean \pm standard deviation; in brackets number of averaged values).*

| | <i>Cymodocea</i> | <i>Zostera</i> | <i>Ruppia</i> | <i>Posidonia</i> |
|---------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|
| CONCENTRACION | | | | |
| parte epigea | 1,96 \pm 0,35 (3) | 1,70 \pm 0,41 (3) | 1,78 \pm 0,72 (3) | 1,49 \pm 0,32 (4) |
| parte hipogea | 1,5 \pm 0,18 (3) | 0,72 \pm 0,08 (3) | 1,67 \pm 0,53 (3) | 0,66 \pm 0,12 (4) |
| CONTENIDO | | | | |
| parte epigea | 280 \pm 166,2 (3) | 98,3 \pm 17,4 (3) | 233,7 \pm 100 (3) | 313,8 \pm 93,7 (4) |
| parte hipogea | 462,1 \pm 55,5 (3) | 127,0 \pm 14,6 (3) | 80,0 \pm 25,4 (3) | 116,2 \pm 21,7 (4) |

DISCUSIÓN

Los tejidos más ricos en fósforo son los que presentan una mayor actividad metabólica. Por este motivo, su concentración en los tejidos varía estacionalmente. En este sentido se ha determinado en el laboratorio la concentración crítica de fósforo en las hojas, por debajo de la cual la planta crece en condiciones deficientes (GERLOFF, 1965). Concentraciones de fósforo superiores a la crítica se consideran debidas a un consumo de «lujos», ya que no se reflejan en un aumento de la producción. En nuestro estudio, la concentración de PT en las hojas de *Cymodocea*, *Zostera*, *Ruppia* y *Posidonia*, superan en general la concentración crítica de 1,3 mg de PT/g —peso seco—, determinada para varias angiospermas acuáticas (GERLOFF & KROMBOLZ, 1966), y también la de 0,79, señalada para *Myriophyllum spicatum* (CARPENTER & ADAMS, 1977). Sin embargo, las hojas de *Posidonia* no sobrepasan la concentración de 1,3 mg PT/g —peso seco— en las campañas de verano y otoño (ver tabla III); lo mismo ocurre con las muestras de verano de *Ruppia* (con 0,77 mg PT/g —peso seco—). La concentración crítica de PT en *Ruppia maritima* se sitúa entre los 2,5 y los 3,5 mg PT/g —peso seco— (THURSBY, 1984). Esta concentración de fósforo es muy superior a las ya mencionadas y tan sólo en algunos momentos se alcanza su límite inferior en los tejidos de las especies estudiadas. En particular esto sucede con la hoja de *Cymodocea* de verano, coincidiendo con su biomasa máxima (ver tablas II y V).

La única especie para la que se tienen referencias bibliográficas de la concentración de fósforo en las hojas a lo largo del ciclo de producción, es *Posidonia oceanica* (BAY, 1977). Las oscilaciones en la concentración de fósforo en las hojas es similar a la que nosotros hemos observado, con mínimos a finales de verano y principios de otoño y máximos en invierno. No obstante, los valores absolutos referidos, que oscilan entre los 0,5 y los 1,7 mg PT/g —peso seco—, son claramente

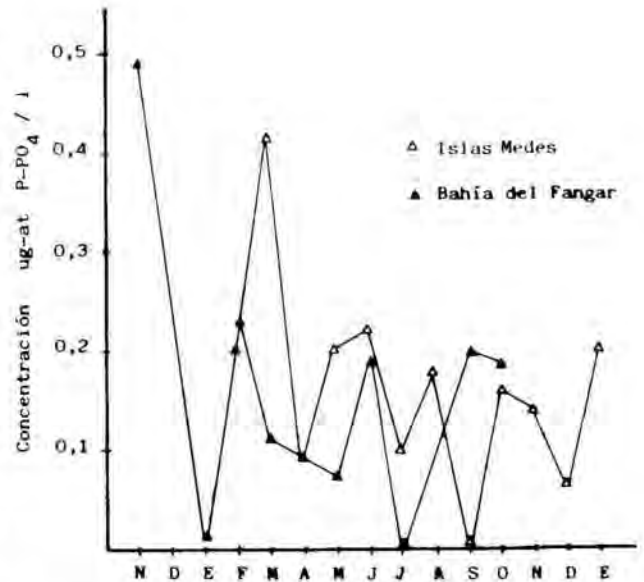


FIGURA 1. Variación mensual de la concentración de fosfato en la columna de agua de: 3 m en la bahía del Fangar (período: noviembre 1983-octubre 1984; datos de CAMP & DELGADO, en prensa) y de 10 m, en la pradera de *Posidonia oceanica* (datos de PALAU & PERERA en ROMERO, 1985). — Monthly variation of the phosphate concentration in a water column of 3m vertical dimension in the Fangar Bay (from November 1983 to October 1984; data from CAMP & DELGADO, in press) and of 10m, vertical dimension in the *Posidonia oceanica* bed (data in ROMERO, 1985).

inferiores a los aquí expuestos; posiblemente debido a que el autor no ha prescindido de los tejidos necróticos ni de los epífitos al efectuar el análisis, circunstancias ambas que sin duda habrán influido en los resultados (ver DELGADO, 1985).

En la figura 2 se representa la variación estacional de la concentración de PT en la parte epigea e hipogea de la planta, en las cuatro especies estudiadas. Los valores se han obtenido ponderando las concentraciones de cada uno de los tejidos de la planta (a partir de las tablas II, III y V).

A primera vista resaltan dos tipos de comportamiento en cuanto a la variación estacional de la concentración de PT en las distintas partes de la planta, en las cuatro especies estudiadas. En el primer caso, las diferentes partes de la planta parecen seguir evoluciones paralelas,

mientras que en el segundo son divergentes.

Incluiríamos en el primer tipo a *Zostera noltii* y *Ruppia cirrhosa*. En ellas, la variación estacional de la concentración de PT en sus tejidos, se produce en el mismo sentido y de forma más o menos equivalente en cada una de las partes de la planta. En *Zostera* los niveles de PT en la parte subterránea de la planta son claramente inferiores a los de las hojas, mientras que en *Ruppia*, la concentración de PT en las distintas partes de la planta, es más parecida.

Al segundo tipo pertenecerían *Posidonia oceanica* y *Cymodocea nodosa*; la variación estacional de la concentración de PT de los tejidos, afecta de forma diferente a las distintas partes de la planta. En ambas especies, la variación en la concentración de PT de la parte epigea de la planta (hojas y pecíolos) es antagónica a la de la parte hipogea. Este comportamiento sugiere la existencia de algún mecanismo regulador. En ambos casos se observa una disminución de la concentración de PT en la parte hipogea de la planta coincidente con un aumento de la concentración de dicho elemento en las hojas. Se ha señalado la posibilidad de que el PT acumulado en las distintas partes de la planta sea translocado a los tejidos de crecimiento más activo (CAINES, 1965; BOYD, 1969). La disminución de la concentración de PT en los rizomas, durante la época de crecimiento foliar, podría estar asociada a una translocación de fósforo hacia las hojas. Inversamente, el aumento de la concentración de PT en los rizomas, coincidente con un período de senescencia foliar, podría explicarse por la translocación del P desde las hojas a los rizomas.

En la tabla VIII se presentan las concentraciones medias de PT en la parte epigea (hojas y pecíolos) e hipogea (raíces y rizomas) de las cuatro especies estudiadas. Los valores se han obtenido ponderando las concentraciones de cada uno de los tejidos, en cada compartimento, en las distintas épocas consideradas (a partir de las tablas II, III, V y VI).

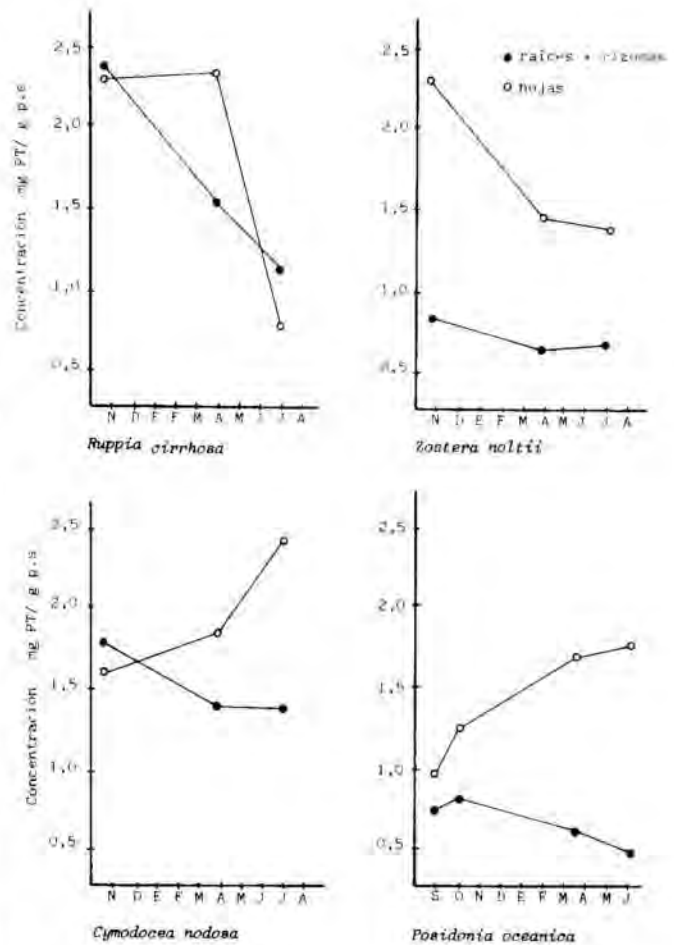


FIGURA 2. Comparación de la variación estacional de la concentración de fósforo total en la parte epigea (hojas y pecíolos) e hipogea (raíces y rizomas), de las 4 especies estudiadas. — Comparison of the seasonal variation of the total phosphorus concentration in the leaves plus sheaths and in the roots plus rhizomes, of the four species studied.

La mayor concentración obtenida se halla siempre en la parte epigea de la planta, de una tasa de renovación elevada. La parte con una menor tasa de renovación, posee una mayor cantidad de tejido estructural o de soporte y una tasa metabólica inferior, factores ambos que explican el que las concentraciones sean menores.

Las diferencias interespecíficas a nivel de la parte epigea, son inferiores a las existentes entre la parte hipogea de las distintas especies.

Cabe remarcar que, en *Posidonia* y *Zostera*, la concentración de PT en el compartimento subterráneo, es considerablemente menor al de las hojas.

En la misma tabla VIII se compara el contenido medio de P (cantidad media de fósforo por unidad de superficie) de los compartimentos epigeo e hipogeo, de las distintas praderas. Al igual que hicimos en el caso de la concentración media, los valores se han obtenido ponderando el contenido de los distintos compartimentos de la pradera en las épocas consideradas.

Destaca, por su elevado contenido, el compartimento hipogeo de *Cymodocea*. Globalmente, las praderas constituidas por las especies de mayor tamaño (*Posidonia* y *Cymodocea*) poseen un mayor contenido de PT. Merece señalarse que, mientras en *Posidonia* y *Ruppia*, el compartimento con un mayor contenido de fósforo es el epigeo (con un 70 % aproximadamente, del fósforo de toda la planta), en *Cymodocea* y *Zostera* los rizomas contienen la mayor parte del fósforo de toda la planta (con un 70 % aproximadamente). En las dos primeras especies mencionadas, se trata de una convergencia debida a motivos diferentes. En *Posidonia*, la concentración de PT en las raíces y los rizomas, está siempre bastante por debajo de las hojas, aunque la biomasa de aquéllas respecto del total, sea importante. En cambio para *Ruppia*, con una biomasa de raíces y rizomas pequeña, la concentración de PT es del mismo orden que la de las hojas.

Al avanzar en el proceso de la sucesión se produce una disminución de la tasa de renovación (MARGALEF, 1974). En los vegetales este efecto se debe al aumento relativo de la biomasa de las estructuras más perennes respecto de la biomasa foliar. En el bosque, el peso de la madera, es 10 veces superior al de los tejidos asimiladores (MARGALEF, 1974).

En la tabla IX se indica la relación (promedio de todas las campañas realizadas) de las biomásas respectivas en hojas, rizomas y raíces.

Para definir el papel de cada especie en base a la relación entre la biomasa foliar y la de los rizomas y raíces, sería necesario conocer estos valores medios y la variabilidad de dichas relaciones a lo largo del año. Este último punto no puede

concretarse a partir de los datos que se poseen. No obstante, la variación estacional de la biomasa foliar, así como las desviaciones de la biomasa media en raíces y rizomas (tablas V y VI), pueden dar una idea del rango de variación de esta relación. En particular para *Posidonia*, la variación estacional de la relación, ha de estar regida principalmente por las oscilaciones de la biomasa foliar, ya que la producción de las raíces y rizomas es ostensiblemente inferior a la de las hojas. En *Ruppia*, la variación estacional es especialmente acentuada, presentando una marcada tendencia al comportamiento que es característico de las plantas anuales.

| | H:R+r | H:R:r |
|-----------------------------|-------|--------|
| * <i>Posidonia oceanica</i> | 4:3 | 8:5:1 |
| # <i>Cymodocea nodosa</i> | 1:2 | 2:3:1 |
| # <i>Zostera noltii</i> | 1:3 | 1:3:1 |
| # <i>Ruppia cirrhosa</i> | 10:3 | 23:2:2 |

Con las debidas reservas, podemos estimar el contenido en carbono orgánico de los tejidos, multiplicando el peso seco sin cenizas por el factor 0,4 (MARGALEF, 1974). En base a estas consideraciones, y a los datos de las tablas II, III y IV hemos estimado la relación C:P (carbono:fósforo) para las distintas partes de la planta de las especies estudiadas, así comp para los epífitos de *Posidonia oceanica* (tabla X).

En las hojas la relación atómica C:P está próxima a la relación media 700:1 y a la relación mediana 500:1, mencionada por ATKINSON & SMITH (1983) para una muestra de 92 macrófitos bentónicos de 9 localidades. Aunque entre especies la similitud no es total, las diferencias son poco importantes si se considera el rango

TABLA X. Relación atómica de C:P (Carbono:Fósforo) en varios tejidos de la planta de las 4 especies estudiadas y en los epífitos de *Posidonia* (relación atómica media; entre paréntesis el número de valores promediados). También se indica la relación C:P promedio para cada tejido (última columna). — C:P (Carbon:Phosphorous) atomic ratio in different parts of the plants of the four species studied and in the *Posidonia* epiphytes (mean atomic ratio; in brackets, number of averaged values). The mean C:P ratios for each tissue is show in the last colum.

| | <i>Cymodocea</i> | <i>Zostera</i> | <i>Ruppia</i> | <i>Posidonia</i> | media |
|----------|------------------|----------------|---------------|------------------|--------|
| HOJA | 499:1 (3) | 576:1 (3) | 672:1 (3) | 665:1 (5) | 604:1 |
| PECIOLO | 463:1 (3) | -- | -- | 591:1 (5) | 527:1 |
| RIZOMA | 586:1 (3) | 1427:1 (3) | 564:1 (3) | 1444:1 (5) | 1005:1 |
| RAIZ | 690:1 (3) | 1113:1 (3) | 598:1 (3) | 1384:1 (4) | 946:1 |
| EPIFITOS | -- | -- | -- | 305:1 (4) | 305:1 |

de la variabilidad estacional intraespecífica. Merece destacarse la elevada relación que presentan las partes de la planta con una menor tasa de renovación: raíces y rizomas. Dos son los factores que influyen principalmente en este efecto: la mayor proporción de C estructural que poseen estos tejidos y, sobre todo, su inferior concentración de PT (ver tablas II, III y IV).

La relación entre la concentración de fósforo en el medio y en las plantas es difícil de establecer, a partir de los datos que se poseen, tanto para las comunidades de la bahía del Fangar como para la pradera de *Posidonia* de las islas Medas. La interpretación se complica todavía más al haber dos fuentes potenciales de fósforo.

En la bahía del Fangar, la proximidad de las distintas comunidades sugiere que la concentración de nutrientes en la columna de agua, no es el factor determinante de las diferencias observadas en cuanto a la concentración de fósforo en los tejidos; la fisiología y estrategia de cada especie debe jugar aquí un papel primordial. En general, la variación de la concentración de fósforo en el agua intersticial de las comunidades de *Cymodocea* y *Zostera* sigue un curso paralelo a la variación de la concentración de PT en los rizomas (ver tablas II y VII).

En la pradera de *Posidonia*, las máximas y mínimas concentraciones de fósforo en la columna de agua coinciden con las observadas en las hojas y en los epífitos. Los valores más bajos de PT en el agua se detectan en invierno y primavera y coinciden con la máxima concentración

de PT en las hojas y mínima en los rizomas (ver fig. 1 y tabla III). Inversamente, la máxima concentración de fósforo en el agua intersticial (tabla VII) coincide con la concentración mínima de PT en las hojas, momento en que los rizomas presentan aquí un máximo. Recordemos que esta covariación entre la concentración de P en el agua intersticial y en los rizomas, también la observábamos en las comunidades de *Cymodocea* y *Zostera*.

Por otro lado, la variación estacional de la concentración de PT en los epífitos es muy acentuada y sigue, aproximadamente, la variación de la concentración de fosfatos en la columna de agua (ver tabla III y fig. 1). Pese a que la variación es esencialmente paralela a la de la planta, el rango de variación es mucho menor en *Posidonia*, probablemente debido a una mayor dependencia de los epífitos respecto del fósforo en disolución. Por otra parte, los máximos de concentración de fósforo (en el agua y en los tejidos), coinciden con el inicio del ciclo primaveral de los epífitos (aspecto primaveral de feófitos), mientras que los mínimos se corresponden con la senectud de las poblaciones estivales.

A partir de los resultados hasta aquí expuestos, podrían diferenciarse dos tipos de comportamiento que sustancialmente llevarían a reconocer entre formas más estrategias de la *r* (*Ruppia* y *Zostera*) y otras más estrategias de la *k* (*Posidonia* y *Cymodocea*). Así *Zostera* y *Ruppia* son plantas más estacionales, con menor an-

tonomía, mientras que *Posidonia* y *Cymodocea* son plantas con mayor regulación y, por tanto, una menor dependencia de las variaciones ambientales.

En la figura 3 se representa el contenido de fósforo de cada pradera en las distintas épocas consideradas. Las gráficas se han obtenido a partir del contenido total (cantidad de fósforo en toda la planta por unidad de superficie). La diferencia entre los valores extremos de cada gráfica es una estima del fósforo que moviliza cada especie durante el período considerado en cada caso (tabla XI). Este valor subestima de forma importante la cantidad real de fósforo que debe movilizar la planta en su ciclo de producción. Por un lado, las épocas de recolección no siempre coinciden con la máxima y mínima biomasa y, aun así, existen pérdidas adicionales (debidas a las partes percederas de la planta, así como posibles procesos de excreción) que no son consideradas. Si existiesen importantes procesos de translocación, las gráficas tenderían a la horizontalidad, puesto que se minimizarían el intercambio de fósforo planta/medio y se internalizaría al máximo el reciclado del mismo en la planta. A partir de las gráficas de la figura 3, no podemos evaluar la importancia de este mecanismo en las distintas especies estudiadas. En particular *Cymodocea* y *Ruppia*, presentan una marcada variación estacional. Destaca la baja movilización en *Zostera*, que podría asociarse a procesos de translocación de fósforo. No obstante, en esta especie, el ciclo de biomasa muestra marcadas irregularidades, por lo que es necesario un estudio más detallado (PÉREZ, com. pers.). En cualquier caso, existe una liberación considerable de fósforo al medio debida a las plantas, principalmente representada por la descomposición de las partes percederas, aunque no hay que olvidar posibles fenómenos de excreción v/o pérdida de fósforo por lixiviación.

Debido a que no se tienen datos sobre la concentración crítica para las especies que estamos tratando, la concentración que utilizaremos para obtener el requerimiento anual de fósforo, es: para *Posido-*

TABLA XI. Estima de la cantidad mínima de P (mg PT/m²) que movilizan las distintas praderas durante el período comprendido entre octubre 1983-julio 1984, para *Cymodocea*, *Zostera* y *Ruppia*, y de agosto 1983-junio 1984, para *Posidonia*. — Estimation of the minimum quantity of phosphorus (mg PT/m²) that the different seagrasses mobilize from October 1983 to July 1984, for *Cymodocea*, *Zostera* and *Ruppia*, and from August 1983 to June 1984 for *Posidonia*.

| | |
|------------------|-------|
| <i>Cymodocea</i> | 389,5 |
| <i>Zostera</i> | 51,9 |
| <i>Ruppia</i> | 302,3 |
| <i>Posidonia</i> | 178,3 |

nia, la que tienen las distintas partes de la planta, cuando alcanzan su máximo contenido de fósforo (máximos de la figura 3). Mientras que para las especies de macrófitos estudiadas en el Fangar el contenido de fósforo de las hojas en el momento de la máxima concentración. No

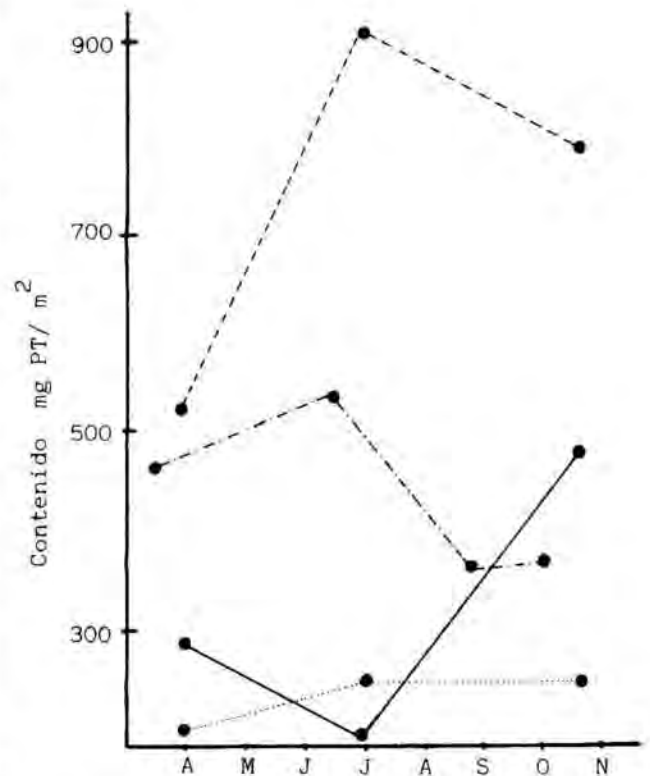


FIGURA 3. Contenido de fósforo total de las distintas praderas, (*Posidonia oceanica* [---], *Cymodocea nodosa* [— — —], *Zostera noltii* [...], *Ruppia cirrhosa* [—]). — Total phosphorus content in the different seagrasses (*Posidonia oceanica* [---]; *Cymodocea nodosa* [— — —]; *Zostera noltii* [...]; *Ruppia cirrhosa* [—]).

TABLA XII. Estima del requerimiento anual de PT para *Cymodocea nodosa*, *Zostera noltii*, *Ruppia cirrhosa* y *Posidonia oceanica* (*, a partir de PÉREZ & CAMP, en prensa; # datos de ROMERO, 1985). — *Estimation of the annual phosphorus requirement for Cymodocea nodosa, Zoostera noltii, Ruppia cirrhosa and Posidonia oceanica* (*, data from PÉREZ & CAMP, in press; #, data from ROMERO, 1985).

| | PRODUCCION g.p.s./m ² año | CONCENTRACION mg PT/g.p.s. | REQUERIMIENTO mg PT/m ² año |
|------------------|---|-------------------------------|---|
| <i>Cymodocea</i> | *323,4 | 2,52 | 786 |
| <i>Zostera</i> | *188,9 | 2,28 | 431 |
| <i>Ruppia</i> | *243,5 | 2,27 | 553 |
| <i>Posidonia</i> | #517,8 | 1,75 | 885 |
| Epífitos | #120 | 1,71 | 205 |

obstante, hay que tener en cuenta que la concentración de PT en los tejidos puede incluir una fracción de P debida a un consumo de «lujo», por lo que cabe la posibilidad de estar sobrevalorando la concentración de P necesaria para la producción.

Los requerimientos anuales de fósforo se han calculado multiplicando la concentración mencionada en el párrafo anterior, por la producción de cada una de las especies estudiadas. A este respecto cabe remarcar que, mientras se poseen datos precisos de producción en el caso de *Posidonia oceanica* (ver tabla VI), no sucede lo mismo con las otras especies. Así la estima de la producción a partir de las diferencias de biomasa, da valores inferiores a los reales debido a la constante defoliación característica de estas plantas (ZIEMAN, 1968). Se ha señalado que la producción de varias fanerógamas marinas es, por lo menos, 1,5 veces superior a la biomasa máxima detectada (WESTLAKA, 1965). Así multiplicaremos la biomasa máxima (tabla V) por el factor 1,5 para obtener una aproximación a sus respectivas producciones. Esta producción, no incluye la de raíces y rizomas, ya que no puede calcularse a partir de los datos de que se dispone.

En la tabla XII se indican, además del requerimiento anual de fósforo para cada especie, los parámetros utilizados en su cálculo. Estos requerimientos no tienen en cuenta los procesos de translocación o excreción, los cuales, de ser importantes, los modificarían sustancialmente, disminuyéndolos (translocación) o aumentándolos (excreción). El requerimiento anual de fósforo, en las distintas praderas, oscila entre los 400 y los 1.200 mg P/m² (4 y 12 kg P/ha). De esta forma podemos calcular el requerimiento total de P para las distintas praderas estudiadas. En el caso de la pradera de *Posidonia oceanica* de las islas Medes, con una extensión de 4,3 Ha y una producción de 6,4 Tm —peso seco—/año (ROMERO, 1985), son necesarios unos 51,6 kg de P para satisfacer el requerimiento de los distintos compartimentos (raíces, rizomas, hojas y epífitos).

A modo de conclusión, recordar la existencia de dos tipos de estrategia (*r-K*) que condicionan la dinámica del fósforo en las distintas especies estudiadas. A medida que se pasa de la primera (*Ruppia cirrhosa* y en algunos aspectos también *Zostera noltii*) a la segunda estrategia (*Posidonia oceanica* y *Cymodocea nodosa*) se produce una internalización del ciclo del fósforo en el sentido que las estrategias de la «K» tienden a transferir el fósforo desde los rizomas a las hojas, y viceversa, atendiendo a las necesidades del compartimento con un ciclo de biomasa más acentuado (las hojas). Esta internalización se produce de forma paralela a medida que las especies ganan independencia con la concentración de fósforo de la columna de agua y aumentan su dependencia del fósforo presente en el agua intersticial del sedimento (DELGADO & VIDAL, en prensa).

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramón Margalef, Montse Vidal, Dr. Enric Ballesteros, Dr. Javier Romero y a Marta Pérez, por sus críticas y colaboración.

SUMMARY

PHOSPHORUS CONTENT OF TISSUES OF MEDITERRANEAN SEAGRASSES AND ITS RELATION WITH THE DYNAMICS OF EACH SPECIES. — Total phosphorus (TP) content was evaluated for different species of marine phanerogams. The higher values were found in the leaves, ranging from 1,0 to 2,5 mg TP per g of dry weight, with significant differences between species and a certain degree of seasonality. Content of the rhizomes was lower, from 0,5 to 2,1 mg of TP per g of dry weight.

Two patterns have been observed concerning the seasonal variation of the TP concentration in tissues of four species of mediterranean seagrasses. Seasonal trends are very similar of *Zostera noltii* Horneman and *Ruppia cirrhosa* Petagna Grande. In these species a decrease from winter to summer appears. Both in leaves and roots plus rhizomes. Conversely, *Posidonia oceanica* (L.) Delile and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, show from November to July a decrease of the TP concentration in the

belowground organs (roots and rhizomes) related with an increase of phosphorus in the leaves. A decrease of TP content of leaves of these species is paralleled by an increase of the TP content of rhizomes. This fact could be the result of an internalization of the phosphorus cycle that would allow a certain independence of the production cycle of these two species from the fluctuations of the environment phosphorus concentrations.

In terms of P content per surface unit, the maxima were found in the largest species. An important quantity of phosphorus is retained in the low turnover structures (rhizomes). This is less evident in *Ruppia*, which production cycle shows a pattern that is more similar to that of terrestrial annual plants.

A tentative estimate of the yearly phosphorus requirement of the different species lead to values in the range from 431 (for *Zostera*) to 885 (for *Posidonia*) mg of phosphorus per square meter.

BIBLIOGRAFÍA

- ATKINSON, M. J. & SMITH, S. V., 1983. C:N:P Ratios of Benthic Marine Plants. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (3): 568-574.
- BALLESTEROS, E., 1984. *Els vegetals i la zonació litoral: espècies comunitats i factors que influeixen en la seva distribució*. Tesis doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.
- BARKO, J. W. & SMART, R. M., 1980. Mobilization of Sediment Phosphorus by Submersed Freshwater Macrophytes. *Freshwater Biology*, 10: 229-233.
- BAY, D., 1978. Étude in situ de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* [L.] Delile) de la baie de Calvi —Corse—. Tesis doctoral. Progress Raport n.º 16. Université de Liège. Staresso.
- BOYD, C. E., 1969. Production, mineral nutrient absorption and biochemical assimilation by *Justica americana* and *Ateranthera philoxeroides*. *Archiv. Hydrobiol.*, 66: 139-160.
- BRISTOW, J. M. & WITHCOMBE, M., 1971. The Role of Roots in the Nutrition of Aquatic Vascular Plants. *Am. J. Bot.*, 58: 8-13.
- CAMP, J. & DELGADO, M. (en prensa). Distribución espacial y temporal de nutrientes en las bahías del delta del Ebro. *Inv. Pesq.*
- CAINES, L. A., 1965. The Phosphorus content of some aquatic macrophytes with special reference to seasonal fluctuations and applications of phosphate fertilizers. *Hydrobiologia*, 25: 289-301.
- CARIGNAN, R. & KALFF, J., 1980. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments. *Science*, 207 (4434): 987.
- CARPENTER, S. R. & ADAMS, M. S., 1977. The macrophyte tissue nutrient pool of hardwater eutrophic lake: implications for macrophyte harvesting. *Aquatic Botany*, 3: 239-255.
- DELGADO, O., 1985. *Aproximación al estudio del ciclo del fósforo en las praderas de fanerógamas marinas: los vegetales*. Tesis de licenciatura. Universidad de Barcelona.
- DELGADO, O. & VIDAL, M. (en prensa). Phosphorus cycling in Mediterranean seagrass ecosystems: I-Phosphorus content of vegetal tissues and sediment. Proceeding of Int. Workshop on *Posidonia oceanica* beds (Ischia, It., II).
- DENNY, P., 1972. Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. *J. Ecol.*, 60: 819-829.
- DE MARTE, J. A. & HARTMAN, R. T., 1974. Studies on absorption of P 43, Fe 59 and Ca by water milfoil (*Myriophyllum exalbescens*, Fernald). *Ecology*, 55: 188-194.
- DENNY, P., 1972. Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. *J. Ecol.*, 60: 819-829.
- DREW, A. E., 1980. *Soluble Carbohydrates Composition of Seagrasses*. Chapter 13. Handbook of Seagrass Biology: On Ecosystem Perspective. (R. C., PHILLIPS & C. P. Mc ROY, eds.). Grassland STPM Press: 247-260.
- FRESI, E. & SAGGIOMO, V., 1980. Phosphorus

- uptake and transfer in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. XXVII^o Congress and Plenary Assembly of ICSEM, Cagliari. Benthos Committee.
- GELOFF, G. C., 1965. Nutritional ecology of nuisance aquatic plants. *Environmental Agency Ecological Research series*, EPA 660/3-75-021.
- GERLOFF, G. C. & KROMBHOZ, P. H., 1966. Tissue Analysis as a Measure of Nutrient Availability for the Growth of Angiosperm Aquatic Plants. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 529-537.
- GIRAUD, G., 1977. *Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers de Posidonia oceanica* (L.) Delile. Doctorat de spécialité en océanologie. Univ. Aix-Marseille II.
- JACKSON, M. L., 1970. *Análisis químico del suelo* (Ed. Omega), 662 pp.
- KISTRITZ, R. U., 1978. Recycling of nutrients in a enclosed aquatic community of decomposing macrophytes (*Myriophyllum spicatum*) *Oikos*, 30: 561-569.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MC ROY, C. P. & BARSDATE, R. J., Phosphate absorption in ellgrass. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 6-13.
- MC ROY, C. P.; BARSDATE, R. J. & NEBERT, M., 1972. Phosphorus Cycling in an Ellgrass (*Zostera marina*) Ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 58-67.
- NICHOLS, D. S. KEENEY, D. R., 1973. Nitrogen and Phosphorus release from decaying water milfoil. *Hydrobiologia*, 42: 509-525.
- PATRIQUIN, D., 1972. The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.*, 15: 35-46.
- PENHALE, P. A. & THAYER, G. W., 1980. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina*, L.) and its epiphytes. *J. exp. mar. biol. ecol.*, 42: 113-123.
- PÉREZ, M. & CAMP (en prensa). Distribución especial y biomasa de macrófitos en las bahías del delta del Ebro. *Inv. Pesq.*
- PIRC, H., 1983. Belowground biomass of *Posidonia oceanica* (L.) Delile an its importance to the growth dynamics. *Proc. Int. Symp. on Aquatic Macrophytes*: 177-181. Nijmegen.
- , 1983. Belowground biomass of *Posidonia oceanica* (L.) Delile an its importance to the growth dynamics. *Proc. Int. Symp. on Aquatic Macrophytes*: 177-181. Nijmegen.
- , 1985. Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. I. Seasonal Changes of soluble carbohydrates, starch, free aminoacids, nitrogen and organic anions in diferent parts of the plant. *Mar. Ecology*, 6 (2): 141-165.
- ROMERO, J., 1983. Premieres donées sur la production primaire d'un herbier de *Posidonia oceanica* in Méditerranée Occidental (Côtes Catalanes). *Rapp. Comm. int. Mer. Medit.* Mónaco.
- , 1985. *Estudio ecológico de las fanerógamas marinas de la costa catalana: producción primaria de Posidonia oceánica (L.) Delile en las islas Medes. Tesis doctoral.* Facultad de Biología. Universidad de Barcelona, 262 pp.
- THURSBY, G. B., 1984. Nutritional Requirements of the submerget angiosperm *Ruppia maritima* in algae-free culture *Marine Ecology Progress Series*, 16: 45-50.
- VIDAL, M., 1985. *Aproximación al estudio del ciclo del fósforo en las praderas de fanerógamas marinas: el sedimento.* Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona.
- WESTLAKE, D. F., 1965. Some basic data of the productivity of aquatic macrophytes. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl.: 229-248.
- WETZEL, R., 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona, 67 9pp.
- ZIEMAN, J. C., 1968. *A study of growth and decomposition of the seagrass Thalassia testudinum.* M. S. Thesis University of Miami.