

Las angiospermas marinas

Las angiospermas marinas constituyen un grupo parafilético de plantas superiores que colonizaron independientemente los ambientes costeros marinos, de todos los océanos y mares a excepción del Antártico, a partir de varias especies ancestrales terrestres hace unos 100 millones de años (den Hartog, 1970). Sin embargo, todas ellas pertenecen a la clase monocotiledóneas y al orden Alismatales, donde también existen especies terrestres, pero abundan las plantas acuáticas. Las angiospermas marinas se agrupan en cuatro familias, tres de ellas con especies exclusivamente marinas (Posidoniaceae, Cymodoceaceae y Zosteraceae) mientras que la cuarta (Hydrocharitaceae), que engloba principalmente a especies de agua dulce, incluye tres géneros marinos (Figura 1).

El uso de marcadores genéticos en el estudio de la evolución de las angiospermas marinas ha permitido clarificar el origen polifilético de las distintas especies y como la clasificación taxonómica debe reflejar la historia evolutiva de la vida, las angiospermas marinas no se pueden considerar como un grupo taxonómico sino como un grupo funcional o ecológico de especies con orígenes distintos (Waycott *et al.*, 2006). Sin embargo, todas ellas desarrollan todo su ciclo biológico en el mar (den Hartog & Kuo, 2006), y para ello han desarrollado de forma convergente diversas adaptaciones al medio marino. En efecto, la vida en el medio marino ha requerido la adquisición de toda una serie de adaptaciones, que diferencian a las plantas marinas de sus antecesores terrestres. Entre ellas podemos destacar la existencia de un sistema subterráneo de rizomas y raíces bien desarrollado para poder vivir en ambientes con elevado hidrodinamismo, la capacidad de polinización bajo el agua, la existencia de un sistema lagunar para facilitar el transporte de

Marta Pérez¹, Elena Díaz² y Juan M. Ruiz³

¹Departamento de Ecología. Universidad de Barcelona.

²Proyecto LIFE Posidonia Andalucía; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, Centro de cooperación del Mediterráneo (UICN-Med).

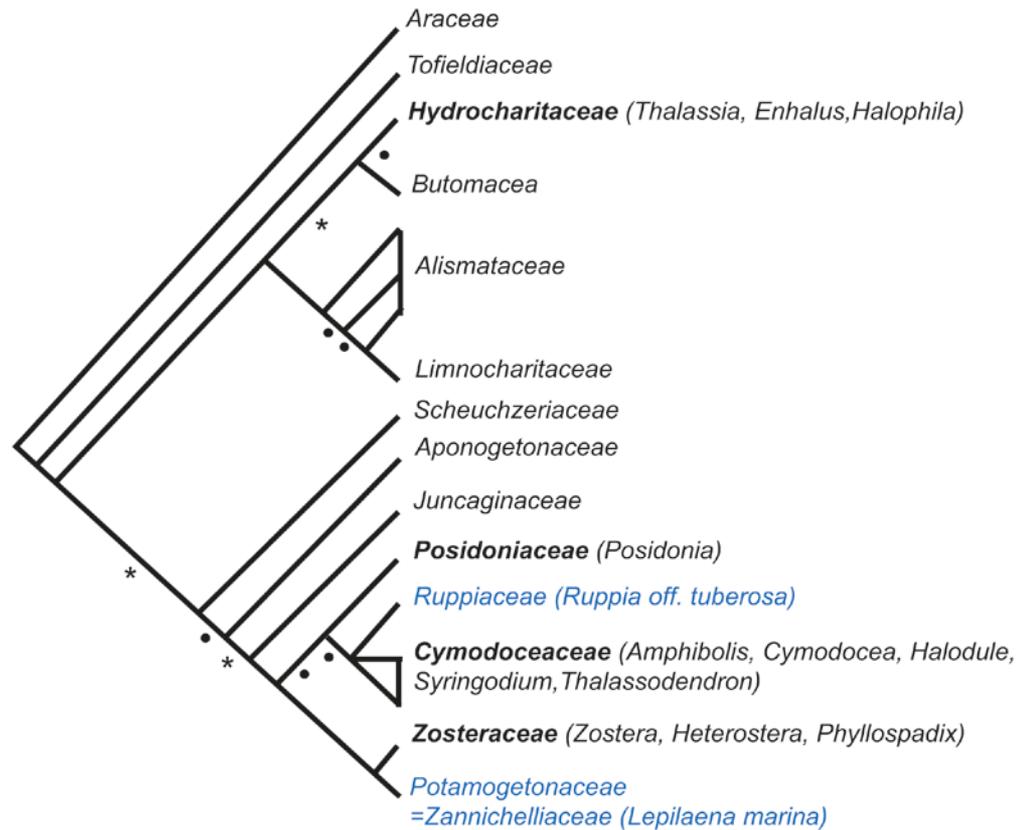
³Instituto Español de Oceanografía. Centro Oceanográfico de Murcia. Grupo de Ecología de Angiospermas Marinas.

oxígeno a los tejidos subterráneos y la presencia de hojas con cutículas reducidas, carentes de estomas y con los cloroplastos situados en la epidermis para optimizar la captación de la luz (Arber, 1920; Hemminga & Duarte, 2000). Pero un aspecto clave y fundamental para su evolución ha sido la adquisición de las adaptaciones anatómicas y fisiológicas que les han permitido vivir en un medio con un alto contenido en sales, ya sea en aguas de salinidad estable (homoiohalinas) como variable (poiquilohalinos), de las que por ahora se sabe bien poco (Tyerman, 1989; den Hartog & Kuo 2006; Sandoval-Gil, 2012).

Aunque la historia evolutiva de las angiospermas marinas se conoce relativamente poco, pues apenas existen registros fósiles, parece claro que ha habido poca especiación. El número total de especies se ha mantenido relativamente bajo a lo largo del tiempo y en la actualidad se reconocen unas 66 especies en todo el mundo (de acuerdo con den Hartog & Kuo, 2006). Las explicaciones más plausibles a este hecho apuntan a que las bajas tasas de reproducción sexual, junto con una dispersión limitada asociada a la polinización hidrófila, han restringido el flujo genético reduciendo así la diversidad genética de las plantas y su posibilidad de especiación (Akerman, 2006).

Recientemente se ha establecido la distribución biogeográfica de las angiospermas marinas

Figura 1



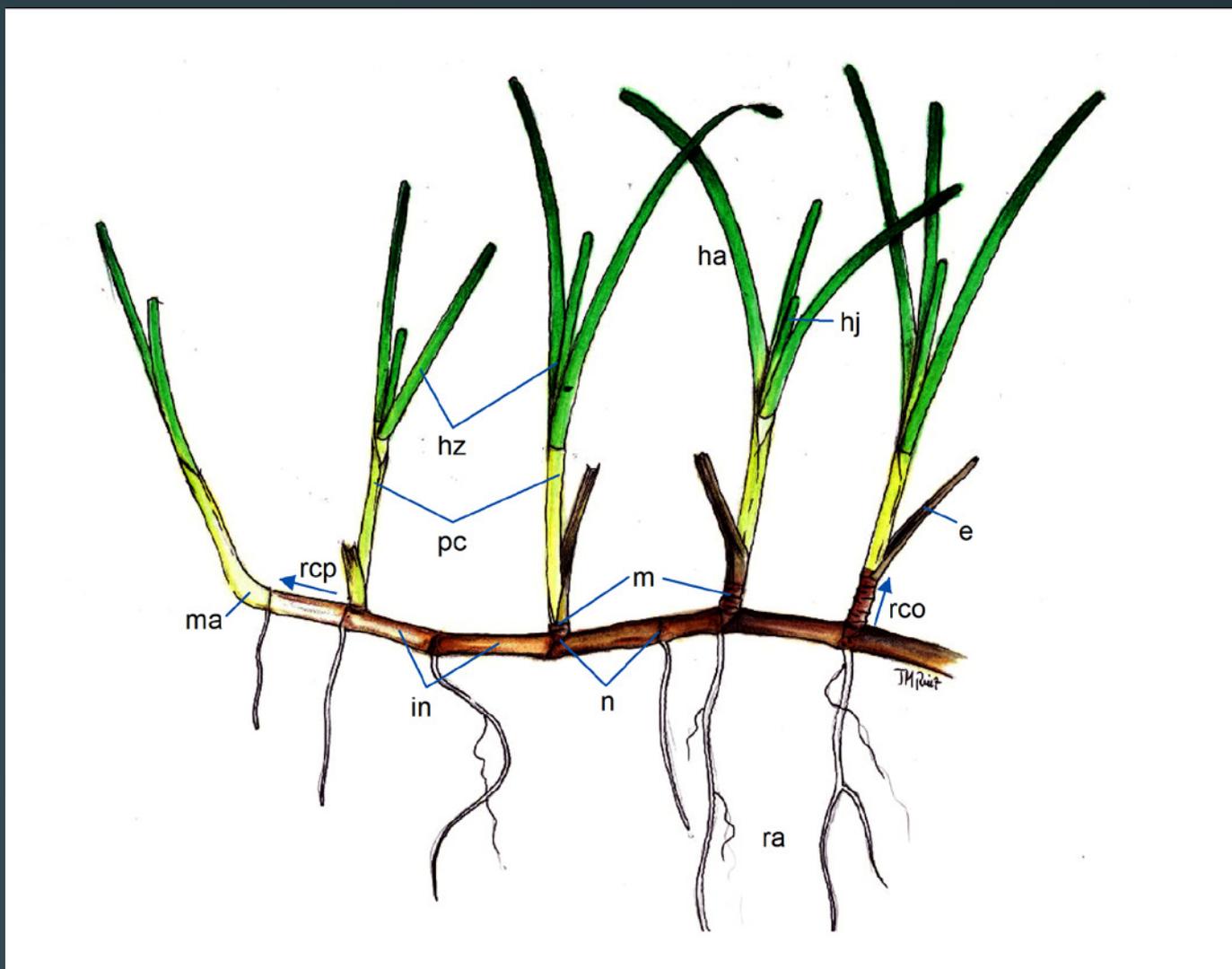
Árbol filogenético de las familias de plantas dentro del orden Alismatales, según la clasificación del grupo APG III (2009) de las Angiospermas. Esta clasificación se basa en la filogenia molecular de

muchos marcadores. Las familias marcadas en negrita contienen angiospermas marinas. La familia Hydrocharitaceae también contiene géneros no marinos no indicados aquí. Las familias marcadas en azul contienen alguna especie marina, cuya inclusión entre las angiospermas marinas está en debate (Kuo & den Hartog, 2006). Los nombres de los géneros o especies de angiospermas marinas aparecen entre paréntesis junto al nombre de su respectiva familia. "•" indica ramas con menos del 50% de soporte estadístico; "*" indica ramas con 50-70% de soporte estadístico. El resto de las ramas tienen más del 70% de soporte. Fuente: Angiosperm Phylogeny Website, <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/welcome.html>

basada en las agrupaciones de especies y sus rangos de distribución latitudinales (Short *et al.*, 2007). Así, se han definido cuatro bioregiones templadas (Atlántico norte templado, Pacífico norte templado, Mediterráneo y Océanos del sur templados) y dos tropicales (Atlántico tropical e Indo-Pacífico tropical). En general, las regiones templadas del Atlántico norte presentan una riqueza de angiospermas marinas baja (1-2 especies) y las bioregiones tropicales, alta, especialmente la Indo-Pacífica (14 especies). El Mediterráneo se encuentra entre estos dos extremos con una riqueza de especies moderada (5 especies en total si no incluimos las especies de

Ruppia spp.).

Las angiospermas marinas mantienen una arquitectura básica y aspecto similares a las de muchas plantas herbáceas (monocotiledoneas) terrestres conocidas, como muchas gramíneas, aunque con algunas salvedades (Figura 2). Presentan una arquitectura clonal, es decir crecen vegetativamente por la adición de módulos morfológica y genéticamente idénticos (también llamados ramets) compuestos por un fragmento de rizoma horizontal del que surgen, hacia arriba, las hojas, agrupadas en haces, y hacia abajo las raíces. Los meristemos de crecimiento se encuentran en el extremo de los rizomas y son los que dictan el patrón de crecimiento de la especie y su estructura final. Las hojas, generalmente presentan una forma acintada, aunque existen algunas excepciones, como las de las especies del género *Halophila* spp, que tienen forma ovalada (Papenbrock, 2012). En la base de las hojas se diferencia un peciolo cuya inserción en el rizoma se produce en un engrosamiento del mismo denominado nudo, que se hace visible a modo de



Arquitectura básica de las angiospermas marinas. Las letras indican las partes principales de la anatomía externa de la planta: ma=meristemo apical de crecimiento, m=meristemos de crecimiento, rcp=rizomas de crecimiento plagiótropo (horizontal), rco=rizomas de crecimiento ortótopo, n=nudos, in=entrenudos, ra=raíces, pc=peciolo, e=escama (peciolo de una hoja caída), hz=haz, ha=hoja adulta, hj=hoja joven.

Figura 2

una cicatriz anular tras caer las hojas. Además del crecimiento clonal, las angiospermas marinas presentan reproducción sexual con flores o inflorescencias generalmente poco vistosas que producen frutos y semillas. La importancia de la reproducción sexual para la dispersión y mantenimiento de sus poblaciones varía según la especie, pero en general, la reproducción vegetativa mediante la elongación del rizoma es el mecanismo dominante.

A medida que el rizoma se desarrolla sobre el sustrato se va ramificando siguiendo unos patrones de división característicos de cada especie. Estas ramificaciones pueden ser horizontales o verticales y en sus extremos se encuentran las hojas agrupadas en haces. El número de haces por unidad de superficie, o densidad de haces (haces/m²), depende por tanto del patrón de ramificación específico de cada especie, el cual a su vez puede variar en función de determinadas condiciones ambientales como la disponibilidad de luz o los nutrientes. La red de rizomas y ha-

ces tiende a ocupar amplias superficies del lecho marino denominadas praderas marinas. Sin embargo, dentro de estas praderas, la ocupación de sustrato no es total ni espacialmente homogénea debido a una combinación de factores intrínsecos, relacionados con las limitaciones o reglas del patrón de crecimiento vegetativo propio de cada especie, y a factores ambientales externos que limitan su desarrollo vegetativo como las características de los sedimentos, la disponibilidad de nutrientes o la influencia de perturbaciones abióticas y bióticas. La proporción de sustrato ocupada por las praderas marinas en un sitio determinado se conoce como cobertura (expresado en porcentaje) y depende de la especie y las características del sitio. Las praderas marinas son, en definitiva, estructuras tridimensionales similares a los bosques terrestres cuya complejidad se define muy bien en base a su densidad de haces, su cobertura y el tamaño de sus haces. Estas variables estructurales son básicas para caracterizar el grado de desarrollo de una pradera o estado de una especie determinada,



Las angiospermas marinas han colonizado con éxito los fondos infralitorales de nuestras costas formando extensas praderas submarinas. Fotografía: José L. Alcaide.

que a su vez se encuentra estrechamente relacionado con los factores ambientales clave que determinan su crecimiento (luz, nutrientes, temperatura, salinidad, etc.), por lo que son considerados como los descriptores más universales del estado de conservación de las praderas y del efecto de la actividad humana en los ecosistemas marinos (ver apartados siguientes). Las angiospermas marinas requieren tres condiciones ambientales básicas para su desarrollo que son un sustrato adecuado donde fijarse, un tiempo de emersión limitado y una disponibilidad de luz suficiente como para permitir su crecimiento. Además de estos requerimientos básicos existen otras condiciones que pueden afectar a su desarrollo como la salinidad, la disponibilidad de nutrientes, las condiciones de oxidación-reducción del sedimento o la energía hidrodinámica. Se consideran especies ingenieras (Coleman & Williams, 2002) en el sentido que son constructoras de hábitat de los que dependen numerosas especies para fijarse, alimentarse, refugiarse de los predadores o reproducirse, a lo largo de parte o todo su ciclo de vida. En consecuencia, las comunidades formadas por estas plantas son

consideradas auténticos “puntos calientes” de biodiversidad marina, lo cual eleva su importancia ecológica a la altura de otros ecosistemas marinos tan conocidos como los arrecifes de coral, los bosques de laminarias o los manglares (ver Cuadro temático 1: biodiversidad de las praderas marinas). Pero este tipo de ecosistemas bioconstructores tienen otras propiedades que justifican dicha importancia ecológica ya que las complejas estructuras tridimensionales que forman, son capaces de modificar el ambiente en el que viven al favorecer la sedimentación de partículas, la captación de nutrientes o al producir oxígeno aumentando la transparencia del agua o reduciendo la energía hidrodinámica, que son funciones ecológicas fundamentales que además se pueden traducir en valores socio-económicos (ver apartados siguientes).

Especies de angiospermas marinas presentes en España

En las costas españolas encontramos cinco especies de angiospermas marinas: *Posidonia oce-*

anica (Linné) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, *Zostera marina* Linné, *Zostera noltii* Hornemann y *Halophila decipiens* Ostenfeld. En las costas españolas hay también especies del género *Ruppia*, que pertenece al llamado “grupo eurihalino” (*sensu* den Hartog, 1981), cuya distribución se asocia más a aguas salobres y dulces continentales. Por esta razón *Ruppia* spp. no suele incluirse en los tratados de angiospermas marinas, pero en la costa española se conocen varios casos en los que *Ruppia* spp. se encuentra en aguas marinas compartiendo hábitat con algunas de las especies estrictamente marinas y ejerciendo funciones ecológicas similares. En consecuencia, para el presente Atlas se ha decidido incluir este género, al menos en localidades costeras en las que coexiste con las especies marinas. Las especies *R. cirrhosa* (Petagna) Grande y *R. maritima* Linné, son las más comunes en las costas españolas y hay citas de una tercera especie en la Comunidad Valenciana y Andalucía: *R. drepanensis* Tineo ex Guss, aunque ésta es una especie de aguas continentales. A continuación se realiza una descripción general de las características biológicas y ecológicas de

cada una de estas especies, información que por otro lado puede ser ampliada en otras publicaciones especializadas (Luque & Templado, 2004; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2013; Pérez-Lloréns *et al.*, 2012).

Posidonia oceanica

P. oceanica es una especie endémica del Mediterráneo y es la mayor en tamaño de las especies españolas (Figura 3). Su nombre hace alusión a la deidad griega Poseidón y también se conoce como “hierba de Neptuno”. En el Mediterráneo español, esta especie se distribuye en fondos arenosos y rocosos entre 0,5 m y una profundidad máxima que depende de la transparencia de las aguas costeras, lo cual varía entre las diferentes regiones. Esta profundidad máxima (o límite inferior) es mayor en aguas de Baleares (37 m) y el sureste peninsular (34 m), donde las aguas son en general más transparentes y oligotróficas, y menor en Cataluña (25 m), donde las aguas son menos transparentes y mesotróficas. A medida que nos dirigimos hacia el estrecho de Gibraltar, otros factores diferentes a la luz limitan la dis-



Fondos someros del litoral mediterráneo español dominados por *Posidonia oceanica*. Fotografía: Javier Murcia.

Figura 3

Rizomas de *Posidonia oceanica* de crecimiento horizontal o plagiótropos (izda. Fotografía: José L. Alcaide) y de crecimiento vertical u ortótropos (dcha. Fotografía: Juan M. Ruiz).

Figura 4



tribución vertical de esta especie, como el hidrodinamismo, la temperatura o la disponibilidad de sustrato rocoso. Si bien es una especie bien adaptada a las variaciones estacionales y espaciales de la luz, la temperatura y los nutrientes, al menos en el Mediterráneo español, tan solo es capaz de desarrollarse en ambientes costeros de aguas abiertas con salinidad muy constante (p. ej. 36,5-38 UPS en el levante peninsular). Es decir, se trata de una especie típicamente estenohalina, muy poco tolerante a las variaciones de la salinidad (Ruiz *et al.*, 2009a; Marín Guirao *et al.*, 2011), razón por la cual no está presente en ambientes estuáricos o hipersalinos del Mediterráneo español (pero ver Tomasello *et al.*, 2009).

Esta especie presenta rizomas horizontales (plagiótropos) relativamente gruesos (hasta unos 10 mm) de los que surgen, hacia abajo las raíces, bastante lignificadas, y hacia arriba los rizomas verticales (ortótropos), que acaban en haces de entre 4 a 8 hojas (Figura 4). Una característica de esta especie es la reducida tasa de crecimiento de los rizomas, tanto ortótropos (0,5-1 cm/

año) como plagiótropos (3-4 cm/año), no solo con respecto al resto de especies presentes en costas españolas, sino también con respecto al resto de especies de angiospermas marinas conocidas (Hemminga & Duarte, 2000). Esto es un aspecto clave ya que supone, por un lado, una limitada capacidad de la especie para responder y sobrevivir a condiciones de sedimentación intensa (p. ej. está ausente en la desembocadura de grandes ríos) y, por otro lado, una limitada capacidad de colonizar nuevas superficies o de recolonizar un espacio tras una perturbación.

Las hojas son acintadas, pueden alcanzar 1 metro o más de largo y 1 cm de ancho y están fuertemente pigmentadas (color verde oscuro). El elevado tamaño que pueden alcanzar estas plantas, junto con las elevadas densidades (>1.000 haces/m² y > 10.000 hojas/m²), hace que el dosel foliar que forman actúen de auténticos "filtros" de luz, nutrientes y material particulado en suspensión. Las partículas que precipitan van rellenando los intersticios del complejo entramado de rizomas y raíces, que al estar muy lignifica-

dos, son muy difíciles de descomponer y acaban formando un sustrato propio compactado por el material sedimentado y muy perdurable denominado "mata" (del francés "matte", Mateo *et al.*, 1997). Debido al crecimiento vertical de los rizomas ortótropos el proceso descrito continúa en el tiempo produciendo una elevación del fondo marino a una tasa que se ha estimado entre 10 y 18 cm/siglo (Boudouresque & Jeudy de Grissac, 1983; Mateo *et al.*, 1997). Esta dinámica se traduce en depósitos milenarios de materia orgánica que se elevan varios metros sobre el sustrato original; en zonas resguardadas del hidrodinamismo, dan lugar a estructuras denominadas "arrecife-barrera" de considerables dimensiones que atenúan la energía hidrodinámica incidente sobre la línea de costa, favoreciendo la formación de playas (Figura 5; ver también Cuadro temático 6 del Capítulo V). En el litoral Mediterráneo español encontramos abundantes y buenos ejemplos de estas estructuras biológicas milenarias, datadas en 6.000-7.000 años de antigüedad, declaradas en muchos sitios monumentos naturales. Aunque otras especies pueden formar también esta mata y causar la elevación progresiva del fondo marino, el proceso alcanza proporciones únicas en el género *Posidonia* sp., cuyos depósitos milenarios de carbono solo son comparables con los

de las turberas que forma el musgo *Sphagnum* sp. (*peat moss*).

En la base de las hojas existe un peciolo que al caer la hoja, queda unido al rizoma dándole el aspecto de brocha característico. Las flores son hermafroditas y se encuentran agrupadas en inflorescencias situadas en los pedúnculos florales de unos 10 cm de longitud que surgen de la parte apical de los rizomas, entre las hojas de los haces. La floración tiene lugar en otoño y al cabo de unos seis meses se produce la maduración de los frutos, similares a una oliva (Figura 6). En general, la propagación mediante reproducción sexual es escasa en esta especie y predomina el crecimiento vegetativo. Esto es extensible a la mayoría de las angiospermas marinas, pero es particularmente acusado en *P. oceanica*. Esta particularidad, junto con el lento crecimiento del rizoma, determinan una extremadamente baja resiliencia para esta especie, es decir, una muy baja capacidad de recuperarse tras una perturbación (González-Correa *et al.*, 2005; Pergent *et al.*, 2014). Si a esto se añade la elevada vulnerabilidad de las praderas de *P. oceanica* a las perturbaciones de origen humano (Boudouresque *et al.*, 2009), entonces es comprensible la elevada preocupación por su protección y conservación.



El desarrollo vertical de la "mata" de *Posidonia oceanica* da lugar a este tipo de estructuras biológicas milenarias tipo "arrecife-barrera".
Fotografía: Enric Ballesteros.

Figura 5

Ciclo de reproducción sexual de *Posidonia oceanica*. Detalle de la inflorescencia (izda. Fotografía: Juan M. Ruiz), fruto (centro. Fotografía: Javier Murcia) y plántula (dcha. Fotografía: Juan M. Ruiz).



Figura 6

Cymodocea nodosa

C. nodosa (Figura 7) es una especie de afinidad tropical que encuentra en el Mediterráneo su límite de distribución septentrional. Su nombre científico proviene de *Cimódoce* —una de las ninfas del mar en la mitología griega— y *nodosa* hace referencia a la presencia de nudos en sus rizomas. En el Atlántico se encuentra desde las costas del sur de la península ibérica (costa sur de Portugal, bahía de Cádiz, etc.) a las costas del noroeste de África (Senegal; Cunha & Araújo, 2009), incluyendo los archipiélagos de Madeira, Cabo Verde y Canarias, donde se le conoce con el nombre de “sebadal”. En algunas zonas del levante ibérico, es conocida por los pescadores como “entina”. Es una especie con una amplia tolerancia ambiental, dotada de una elevada plasticidad morfológica y fisiológica, capaz de colonizar un área en relativamente poco tiempo en un amplio espectro de condiciones ambientales (Figura 8). En las costas españolas se encuentra tanto en ambientes submareales estuáricos con salinidades muy variables, como en lagunas costeras hipersalinas o en mar abierto, desde los 0 m hasta una profundidad máxima que puede variar entre 15 y 36 m de profundidad (Figura 9), dependiendo del área geográfica. Coloniza normalmente fondos arenosos, pero se encuentran también en fangos anóxicos, roca, mata muerta de *P. oceanica* y lechos de *maërl* (p. ej. islas Columbretes, Capítulo III). *C. nodosa* es capaz también de colonizar ambientes con una intensa dinámica sedimentaria e hidrodinámica, como costas muy expuestas o desembocaduras

de ríos y cauces temporales (rieras, ramblas o barrancos). En el Mediterráneo, *P. oceanica* es incapaz de sobrevivir en estos ambientes, que son normalmente ocupados por praderas de *C. nodosa*. Por otro lado, en determinados ambientes lagunares es capaz de formar densas praderas en fondos muy someros (< 20 cm) en los que se exponen a temperaturas y salinidades extremas y, eventualmente, a la desecación (p. ej. mar Menor o bahías del delta del Ebro, Capítulos I y IV). Estudios recientes han demostrado la existencia de adaptaciones fisiológicas específicas que permiten a esta especie desarrollarse en estos ambientes tan extremos (Sandoval-Gil *et al.*, 2012a).

C. nodosa es una planta herbácea perenne, aunque con una dinámica estacional muy acusada (Pérez & Romero, 1994). Presenta un máximo de densidad de haces y biomasa en la época estival y en invierno su tamaño y abundancia son mínimos, llegando incluso a desaparecer por completo. En algunas zonas se ha comprobado que la planta realmente no desaparece en invierno, sino que permanece viva completamente enterrada bajo una capa de sedimentos de varios centímetros de espesor y las hojas vuelven a salir en la época estival (Ruiz, J.M., obs. pers.). Presenta un rizoma horizontal o plagiótropo, de sección cilíndrica, con un diámetro de 2 a 4 mm y de color rosado a pardo-rojizo, cuya tasa de elongación puede alcanzar valores considerablemente elevados (hasta 2 m por rizoma y año; Marbà & Duarte, 1998). A lo largo del rizoma horizontal se sitúan los nudos, a intervalos más o



Cymodocea nodosa coloniza una amplia variedad de ambientes marinos, como los fondos someros de las lagunas costeras del litoral mediterráneo. Fotografía: Javier Murcia.

Figura 7

menos regulares de unos 25 mm en promedio, de los que parten hacia abajo las raíces, relativamente abundantes y de color blanquecino, y hacia arriba pequeños rizomas de crecimiento vertical, divididos en cortos entrenudos (1,4 mm en promedio) y acabados en haces o agrupacio-

nes de hojas. Las hojas son acintadas, de color verde claro, y normalmente alcanzan entre 20 y 45 cm de largo y hasta 0,6 cm de ancho, variando estas dimensiones en función del área geográfica (p. ej. 10-70 cm de longitud en Canarias, Capítulo VII). Son plantas dioicas es decir que las



Cymodocea nodosa es una especie muy dinámica capaz de colonizar nuevos espacios en poco tiempo. Fotografía: Javier Murcia.

Figura 8

En Canarias, y también en algunas localidades del Mediterráneo, los rizomas de *Cymodocea nodosa* forman "matas" similares a las de *Posidonia oceanica*, aunque de menor potencia, cuyo crecimiento vertical da lugar a una sobreelevación del fondo marino y a la formación de estructuras tipo terraza. Fotografía: Fernando Espino.



Figura 9

flores masculinas y las femeninas se encuentran en haces diferentes. Las flores femeninas son muy simples y difíciles de observar, al estar constituidas por un pedúnculo muy pequeño, dos ovarios libres y cuatro estigmas filiformes, quedando protegidas casi en su totalidad por la vaina de la hoja. Sin embargo, las flores masculinas, aunque igualmente simples, presentan un pedúnculo floral de 7 y 10 cm de largo, de modo que sobresalen de la vaina mostrando sus dos estambres cargados de polen de color rojizo (Figura 10). Tras la fecundación, se producen dos frutos por flor de unos 12 mm de largo de forma aplanada y color marrón. En general, la floración tiene lugar en primavera y los frutos tardan unos dos meses en madurar, por lo que son abundantes en julio y agosto. Las semillas caen al fondo y permanecen enterradas en el sedimento hasta su germinación, tras un periodo de latencia mínimo de nueve meses. A diferencia de *P. oceanica*, la reproducción sexual en esta especie es relativamente más frecuente, aunque su éxito es muy variable entre praderas y regiones. Hay casos en los que la floración es común, pero la germinación de semillas es muy escasa, a juzgar por el elevado número de semillas acumuladas en el sedimento (entre 200 y 600 semillas/m²). En algunos sebedales canarios la reproducción sexual es un fenómeno regular, pero la germina-

ción es limitada (6%), llegando a acumular del orden de 1.400 semillas/m² en sus sedimentos. Así pues, la reproducción sexual tiene también un papel limitado en la capacidad de colonización y dispersión de esta especie, limitación que sin embargo queda parcialmente compensada por la extraordinaria capacidad de elongación de sus rizomas plagiótropos.

Zostera marina

Etimológicamente el nombre de *Zostera* proviene del griego *zoster*, que significa "cinta". *Z. marina* (Figura 11) es una especie de aguas templadas o frías de amplia distribución en el Atlántico norte y en el Pacífico norte pero poco abundante en el Mediterráneo. De hecho, esta especie ha experimentado una notable regresión en las escasas localidades de la costa mediterránea española donde se encontraba (ver Capítulo V). Esta especie se encuentra preferentemente en ambientes eurihalinos de las partes medias y externas de rías y estuarios, colonizando fondos submareales, sedimentarios y rocosos, hasta 5-10 m de profundidad. Sin embargo, también puede encontrarse en sedimentos fangosos intermareales de la parte interna de las rías, formando praderas mixtas con *Z. noltii*.