

**Ecología y fisiología comparadas de
Spartina maritima y *Spartina densiflora*
en marismas mareales mediterráneas.
Aplicaciones al control y la prevención
de la erosión en las Marismas del Odiel**



152

Jesús M. Castillo Segura



TD
JDE

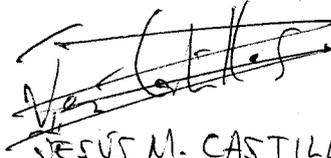
UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi Tesis Doctoral "Ecología y fisiología comparadas de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* en marismas mediterráneas. Aplicaciones al cultivo..." sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.

Que pidan autorización al autor, antes de consultarla

Firmado:



JESÚS M. CASTILLO SEGURA

Sevilla, a 27 de Junio de 2001

Queda registrado este Título de Doctor

Departamento de Biología Vegetal y Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla

folio 33 número 405 del III
correspondiente
Sevilla, 29 MAR. 2001

El Jefe del Negociado
Jesús Castillo Segura

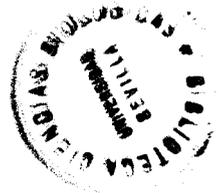
**ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA COMPARADAS DE *Spartina*
maritima (Curtis) Fernald Y *Spartina densiflora* Brongn. EN
MARISMAS MAREALES MEDITERRÁNEAS.
APLICACIONES AL CONTROL Y PREVENCIÓN DE LA
EROSIÓN EN LAS MARISMAS DEL ODIEL.**

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología por:
Jesús Manuel Castillo Segura.

R. 19.439

Directores:

- Dr. M. Enrique Figueroa Clemente
Profesor Titular de la Universidad de Sevilla.
- Dr. Eloy M. Castellanos Verdugo
Profesor Titular de la Universidad de Huelva.
- Dr. Carlos J. Luque Palomo
Profesor Asociado de la Universidad de Huelva.



M. Enrique Figueroa Clemente

Fdo: M. Enrique Figueroa Clemente

Eloy M. Castellanos Verdugo

Fdo: Dr. Eloy M. Castellanos Verdugo

Carlos J. Luque Palomo

Fdo: Dr. Carlos J. Luque Palomo

Jesús M. Castillo Segura

Fdo: Jesús M. Castillo Segura

Sevilla, Febrero 2001.

Índice

<i>Capítulo 1</i>	Introducción general	1
<i>Capítulo 2</i>	Causas y consecuencias de la erosión de taludes en unas marismas mesomareales mediterráneas, (Marismas del Odiel)	7
	<i>Castillo, J.M., Luque, C.J., Castellanos, E.M. y Figueroa, M.E. (2000) Causes and consequences of saltmarsh erosion in an Atlantic estuary, Huelva, Spain. Journal of Coastal Conservation, 6, 89-96.</i>	
<i>Capítulo 3</i>	Erosión y sedimentación vertical en planicies intermareales de unas marismas mesomareales mediterráneas, (Marismas del Odiel)	27
	<i>Castillo, J.M., Luque, J.C. y Figueroa, M.E. (2000) Cuantificación de la erosión en los canales mareales de las Marismas del Odiel (Huelva, SO España). Cuaternario y Geomorfología, 13, 7-16.</i>	
<i>Capítulo 4</i>	La erosión como la causa principal de la pérdida del hábitat de <i>Spartina maritima</i> en las Marismas del Odiel	41
<i>Capítulo 5</i>	Límites inferiores de distribución de <i>Spartina densiflora</i> y <i>Spartina maritima</i> en una marisma mesomareal mediterránea determinados por sus tolerancias ecofisiológicas	55
	<i>Castillo, J.M., Fernández-Baco, L., Castellanos, E.M., Luque, C.J., Figueroa, M.E. y Davy, A.J. (2000) Lower limits of Spartina densiflora and S. maritima in the salt-marsh tidal frame determined by differential ecophysiological tolerances. Journal of Ecology, 88, 801-812.</i>	

<i>Capítulo 6</i>	Niveles de estrés de <i>Spartina maritima</i> y <i>Spartina densiflora</i> frente a la estacionalidad del clima Mediterráneo	75
<i>Capítulo 7</i>	Evolución de la senescencia en plantas clonales: el caso de <i>Spartina densiflora</i> y <i>Spartina maritima</i> en un gradiente altitudinal de marisma mareal	89
<i>Capítulo 8</i>	Discusión general. Hacia una metodología de control de la erosión, creación y restauración de marismas mareales atlántico – mediterráneas, generada a partir del conocimiento de la ecofisiología y demografía de especies	105
<i>Conclusiones</i>		109
<i>Bibliografía</i>		113
<i>Agradecimientos</i>		131

Introducción General

Erosión de Marismas Mareales ...

En la evolución natural de los ecosistemas costeros, se originan áreas protegidas frente a la acción erosiva de las olas y de las corrientes marinas donde se depositan sedimentos finos provenientes de los ríos y sedimentos gruesos transportados por la deriva litoral (Ranwell 1972). Cuando estos depósitos alcanzan un nivel topográfico determinado son colonizados por vegetación especializada, generalmente especies halófitas, la cual favorece la sedimentación y disminuye la erosión (Adam 1990; Dijkema *et al.* 1990; Broome *et al.* 1992; Castellanos 1992; Moeller *et al.* 1996; van Dijk *et al.* 1996; Castellanos *et al.* 1998). Así se originan las marismas mareales en el marco ambiental de los estuarios.

Las marismas mareales son ecosistemas de gran importancia tanto ecológica como medioambiental y socio-económica. En primer lugar podemos destacar que son hábitat de numerosas especies animales y vegetales, muchas de ellas en peligro de extinción (Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza 1986; Agencia Medio Ambiente 1990). Además, tienen, a través de sus altas tasas de producción primaria, un relevante papel en la cadena trófica de los estuarios y mares adyacentes, así como en el control de las avenidas fluviales, participando crucialmente en la dinámica sedimentaria y controlando la calidad ambiental (Greeson *et al.* 1979; Woodhouse y Knutson 1982; Tiner 1984; DeLaune y Gambrell 1996; Luque *et al.* 1999). Por otro lado, los ecosistemas estuarinos mediterráneos, y dentro de ellos las marismas, están sometidos a numerosas tensiones ambientales de diferentes características (Figueroa 1996).

En los últimos años han sido numerosos los estudios que han determinado importantes pérdidas de marismas mareales en estuarios de Estados Unidos (Gosselink y Bauman 1980; Gagliano *et al.* 1981; Delaune *et al.* 1983; Phillips 1986; Kearney y Stevenson 1991), Asia (Chung 1982) y Europa (Ranwell 1967; Barros 1996; Brivio 1996; Castillo *et al.* 1997; Castillo *et al.* 2000 a, b; Figueroa *et al.* 2000). La subsidencia continental, un suministro insuficiente de materiales, ya sea debido a causas naturales o antrópicas, o la subida del nivel del mar han sido identificadas

como algunas de las causas que han provocado deterioro de marismas mareales (DeLaune *et al.* 1983; Stevenson *et al.* 1985).

La erosión es el mecanismo principal por el que se producen las pérdidas más importantes de ecosistemas de marismas (Phillips 1986; Kearney y Stevenson 1991; Nyman *et al.* 1994; Castillo *et al.* 2000a, b y c), aunque en algunas ocasiones se han atribuido a degeneración de la vegetación sometida a altos niveles de estrés (Turner 1990; Pezeshki *et al.* 1991). En cualquier caso, los procesos erosivos son muy importantes en la evolución de las marismas mareales. Dentro de ellos, destaca el hornacinamiento de taludes (“undermining”), mediante el cual han desaparecido grandes extensiones de marismas en el Golfo de Méjico (Stevenson *et al.* 1985; Nyman *et al.* 1994). Esta erosión por hornacinamiento de taludes puede tener causas naturales, como el flujo del agua de drenaje de la marisma, las avenidas fluviales o las mareas (Chapman 1974; Steers 1977, Rubio 1985; Nyman *et al.* 1994), o artificiales, como el impacto de las olas provocadas por embarcaciones (Pezeshki y DeLaune 1996; Castillo *et al.* 2000a, b). Herke y Rogers (1993) clasificaron las pérdidas de hábitat en los estuarios como naturales e inducidas por el hombre, puntualizando que los efectos de las últimas suelen ser más rápidos y drásticos. Este proceso erosivo tiene como resultado la formación de taludes con una alta pendiente, verticales en muchos casos, en la interfase situada entre las marismas con vegetación y los canales de drenaje (Broome *et al.* 1992), bajo los cuales aparecen planicies intermareales (esteros) a cotas topográficas demasiado bajas para poder ser colonizadas por vegetación de marisma (Stevenson *et al.* 1985; Nyman *et al.* 1994) (Fig. 1.1).

Por otro lado, el estudio de la dinámica de erosión - sedimentación vertical en estas planicies intermareales es muy importante a la hora de analizar la posible evolución de las marismas mareales, ya que determina la formación y la altura de los taludes de erosión en relación con las planicies mareales adyacentes. Si la erosión vertical domina se formarán taludes erosivos entre las zonas más fácilmente erosionables y las zonas de marisma más consolidadas, aumentando la altura de estos taludes con el tiempo, si la erosión continua; Sin embargo, cuando la sedimentación domina, las planicies intermareales son colonizadas por vegetación al alcanzar una cota topográfica suficientemente elevada, lo cual aparece fuertemente determinado por el régimen erosivo (Barros 1996).

La metodología para llevar a cabo estos estudios sedimentológicos de erosión - sedimentación vertical es muy variada, utilizándose isótopos radiactivos (Callaway *et al.* 1996; Callaway 1997), análisis polínico (Kearney *et al.* 1994), horizontes de marcaje (Cahoon, 1992) o testigos verticales clavados en el sedimento (Inman 1957; Wolman 1959; Ranwell 1964; Hubbard y Stebbings 1968; Ranwell 1972; King 1975;

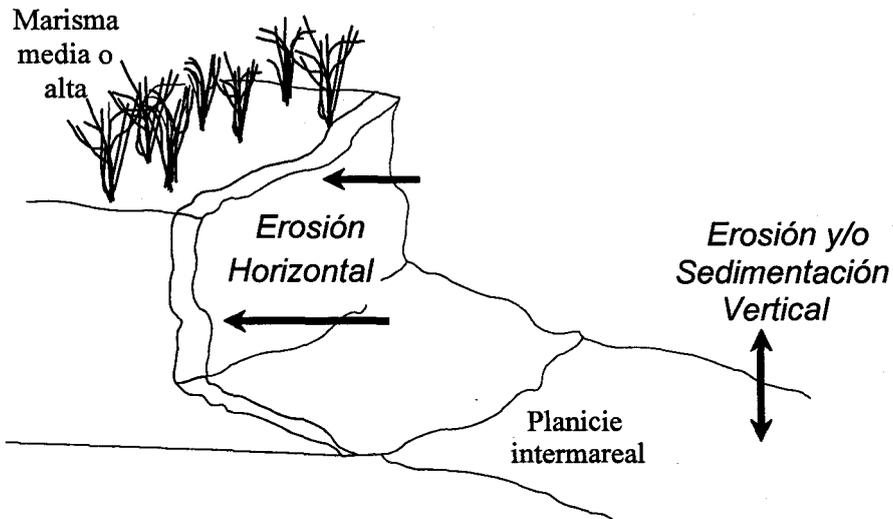


Fig.1.1 Esquema del perfil de la interfase entre marisma con vegetación y canal de drenaje en la que se muestra el talud de erosión y las planicies intermareales adyacentes, indicando los procesos de erosión horizontal y erosión - sedimentación vertical.

Castellanos 1992). A pesar de la importancia de estos estudios, son pocos los trabajos que han analizado dinámicas sedimentológicas en estuarios a largo plazo y sobre áreas extensas (Cahoon 1994; Kearny *et al.* 1994), los cuales permitan obtener una imagen espacio-temporal adecuada de los procesos erosivos, suministrando atos de gran importancia en la gestión de estos sistemas naturales.

Las consecuencias de la pérdida por erosión de marismas mareales son muy diversas y con implicaciones no fáciles de identificar. Algunas veces es muy complicado relacionarlas con los factores causales, al ser indirectas o provocadas por varias causas que actúan sinérgicamente. Así, por ejemplo, Grootjans *et al.* (1997) señalaron como, en numerosos ecosistemas costeros, determinadas actuaciones antrópicas provocan cambios en el paisaje y la sucesión, los cuales a su vez reducen la biodiversidad.

... y la Metodología para su Control

Para la toma de medidas de control de la erosión en las marismas mareales se hace esencial la identificación de las causas y mecanismos que las provocan. Los métodos de control de la erosión en marismas mareales, al desarrollarse normalmente en

ecosistemas frágiles y de alto valor ecológico, deben ser muy respetuosos con el medio ambiente, provocando un impacto ambiental asumible por el ecosistema, en el caso de que este se produzca.

Aunque existe una gran variedad de métodos para luchar contra la erosión de taludes (Environmental Agency 1999), entre ellos destaca por su valor paisajístico, estético y ambiental la instalación de rompeolas de madera en las interfases entre marismas con vegetación y canales de drenaje, paralelos a la línea de marea, así como la siembra de vegetación de marisma, como la especie de gramínea *Spartina alterniflora* (Broome *et al.* 1992). Estos son métodos de manejo constructivo y “geoecológico” (según la clasificación de Vries *et al.* 1996) y han sido utilizados para frenar la erosión de los taludes en estuarios de Estados Unidos y Europa. Con estas medidas se reduce el impacto de las olas y la velocidad del agua de drenaje y flujo y reflujos de las mareas, disminuyendo la erosión y favoreciendo la sedimentación. El conocimiento detallado de la ecología y la fisiología de las especies a utilizar en los proyectos de restauración es esencial para optimizar la metodología y aumentar su eficacia.

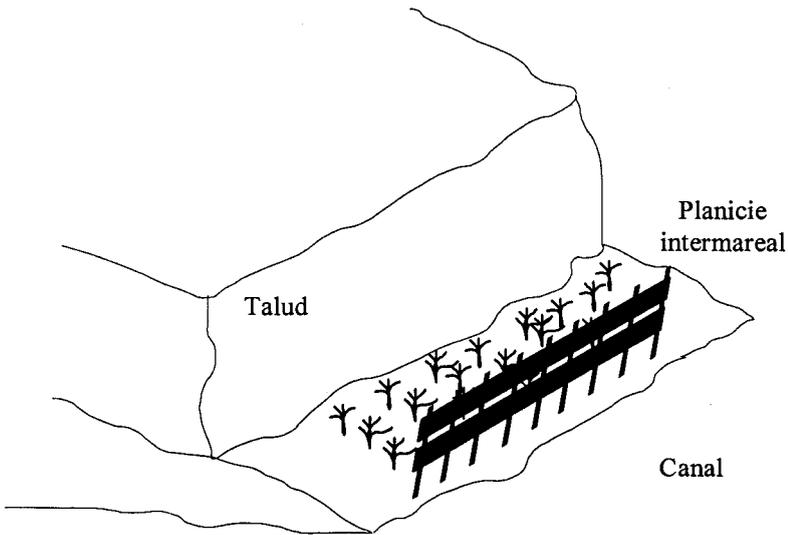


Fig.1.2 Esquema del perfil de la interfase entre marisma con vegetación y canal de drenaje en la que se muestra el talud de erosión y las planicies intermareales adyacentes, indicando medidas de lucha contra la erosión como los trasplantes de especies de marisma baja y la instalación de rompeolas de madera paralelos a la línea de marea.

Objetivos de esta Tesis Doctoral

En los últimos años se ha observado una fuerte erosión en las marismas situadas en el estuario de los ríos Odiel y Tinto (Huelva). Esta erosión es muy aparente, a simple vista, por la caída de grandes bloques de sedimento desde taludes verticales desarrollados a lo largo de los principales canales, dentro de la red de drenaje marismeña. Esta erosión está poniendo en peligro áreas de gran valor ecológico y socio-económico en estas marismas, como la Reserva Integral de la Isla de Enmedio. Paralelamente se están produciendo altas tasas de colmatación en los canales navegables del estuario. Dichas altas tasas de colmatación están causando una fuerte inversión económica a las empresas de la zona, que se ven obligadas a dragar continuamente dichos canales para facilitar la entrada de embarcaciones. Por otro lado, la ubicación de los productos del dragado masivo y continuo representa un problema medioambiental y paisajístico.

Nuestro grupo de investigación viene desarrollando numerosos trabajos de investigación, desde hace veinte años, en estas marismas, las Marismas del Odiel (Ej. Rubio 1986; Martos 1987; Castellanos 1992; Luque 1996; Nieva 1996). En estos estudios se han descrito aspectos ecológicos generales de los ecosistemas de marismas y de diferentes especies de halófitas como cariofiláceas pertenecientes al género *Spergularia*, o gramíneas como *Spartina maritima* Curtis (Fernald) y *Spartina densiflora* Brongn. Estas dos especies de *Spartina* presentes en el suroeste de la Península Ibérica, a priori, por los datos que se poseen de los estudios anteriormente comentados y por su parecido con otras especies utilizadas en otros estuarios en el control de la erosión, poseerían las características típicas para tener un papel relevante en la disminución de la erosión en las Marismas del Odiel.

Este trabajo de Tesis Doctoral se compone de dos partes bien diferenciadas y, a su vez, íntimamente relacionadas. La primera parte consiste en un análisis descriptivo detallado de la situación actual del estado de erosión de las Marismas del Odiel y cómo afecta este proceso a la conservación de *Spartina maritima*.

Los objetivos específicos de la primera parte son:

- 1) Caracterizar, identificando causas y consecuencias, y cuantificar las pérdidas de marismas por erosión horizontal de taludes a lo largo de todo el estuario de los ríos Tinto y Odiel.
- 2) Caracterizar y cuantificar la erosión - sedimentación vertical en las planicies mareales a lo largo de todo el estuario de los ríos Tinto y Odiel. Esto llevaría a comprobar si los sedimentos erosionados en los taludes son depositados en las planicies intermareales subyacentes.
- 3) Analizar el papel de la vegetación de marisma en el control de la erosión.

6 CAPÍTULO 1

- 4) Analizar los efectos de la erosión sobre el estado de conservación de *Spartina maritima* en las Marismas del Odiel.

La segunda parte se compone de una serie de experimentos de campo en los que se estudian las tolerancias de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* a algunas de las principales variables ambientales de las marismas mareales. Estos estudios se llevan a cabo con vistas a desarrollar una metodología básica y específica de control de la erosión en marismas mareales atlántico – mediterráneas, utilizando estas dos halófitas como herramientas principales. Los objetivos específicos de la segunda parte son:

- 5) Estudiar la tolerancia de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* al contenido en sulfuros y el grado de oxigenación del sustrato, y periodo de inundación en las planicies intermareales resultado de la erosión.
- 6) Analizar la tolerancia de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* a la marcada estacionalidad climática mediterránea, presente en las marismas andaluzas.
- 7) Estudiar la forma de crecimiento, la evolución de la senescencia, y la reproducción sexual y asexual de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* en enclaves de marisma baja.

En esta segunda fase experimental se profundiza en aspectos de ecología básica de estas dos especies, como son sus capacidades de colonización, características de sus ciclos de vida o sus tolerancias ecofisiológicas a los ambientes estuarinos extremos.

Nuestros resultados pueden ayudar, no solo en el control de la erosión, sino también en la restauración de áreas degradadas, la mejora del manejo, uso y gestión y la creación de nuevos enclaves con vegetación en marismas mareales atlánticas y mediterráneas.

Causas y consecuencias de la erosión de taludes en unas marismas mesomareales mediterráneas, (Marismas del Odiel)

Resumen

1. Este estudio es la primera cuantificación de la erosión de taludes en bordes de canales de marismas mesomareales atlánticas bajo un régimen climático Mediterráneo, en este caso las Marismas del Odiel (Huelva, SO España). El mecanismo por el que se produjeron las pérdidas de marismas fue identificado como erosión de taludes bajo la biomasa subterránea de raíces vivas. Esto provocó la formación de taludes con alta pendiente y la caída de grandes bloques de sustrato.

2. Las mayores tasas de erosión (con medias superiores a 60 cm año^{-1}) fueron registradas en los canales que soportaban una alta intensidad de tráfico de embarcaciones. Esto parece indicar que las causas que provocan estas altas tasas de erosión son, al menos en parte, de origen antrópico. Además, analizando series de fotografías aéreas verticales (1956-90), se observó como la mayoría de las pérdidas de marismas ocurrieron en los últimos diez años, coincidiendo con un aumento de las actividades antrópicas.

3. La distribución espacial de la intensidad de la erosión horizontal de taludes dividió al estuario en dos zonas bien diferenciadas: una Zona Norte, con tasa de erosión anual media menor a 20 cm año^{-1} y una Zona Sur, con tasas de erosión mayores a 30 cm año^{-1} .

4. Los canales en los que se registró una menor tasa de erosión poseían la mayor parte de sus taludes cubiertos por vegetación, lo que parece indicar que la vegetación actuaría disminuyendo la erosión.

5. Las consecuencias de la erosión horizontal de taludes son: (1) la pérdida y alteración directas de extensas áreas de marisma baja, media y alta, (2) la colmatación de los canales navegables del estuario, (3) la removilización de sedimentos contaminados con metales pesados, y (4) el cambio en la composición de las comunidades vegetales en las marismas afectadas por la erosión.

6. La marcada estacionalidad mediterránea de las Marismas del Odiel se reflejó en la existencia de patrones estacionales de erosión en los ocho canales analizados. Durante los veranos la erosión fue menor que durante las épocas más lluviosas de otoño, invierno y primavera.

7. En vista del deterioro tan importante que están sufriendo las Marismas del Odiel debido a la erosión de taludes, se hacen necesarias medidas urgentes de control de la erosión. Entre estas destacan las actuaciones desarrolladas directamente sobre los taludes erosivos y las planicies intermareales adyacentes, dirigidas a reducir la erosión y reestablecer los gradientes naturales con métodos de bajo coste económico y escaso impacto ambiental. Estas medidas deben ir acompañadas de un control del uso de las marismas, llevado a cabo por parte de las administraciones, involucrando a las poblaciones y grupos sociales afectados.

Introducción

En las últimas dos décadas, numerosos estudios han revelado grandes pérdidas de marismas mareales en estuarios de Estados Unidos (Gosselink y Bauman 1980; Gagliano *et al.* 1981; DeLaune *et al.* 1983; Phillips 1986; Kearney y Stevenson 1991). Sin embargo, pocos estudios se han desarrollado al respecto en Asia (Chung 1982) y Europa (Ranwell 1967; Barros 1996; Brivio 1996; Castillo *et al.* 2000a, b y c). En escenarios de cambios climáticos, la erosión de los estuarios es una constante que hay que pre-evaluar, por sus graves consecuencias potenciales tanto en el medio natural como en el medio socioeconómico. Para profundizar en la ecología de las marismas y su hidrología, así como para el desarrollo de estrategias efectivas en el control de la erosión es esencial la identificación de las causas y los mecanismos que la provocan dicha erosión.

La subsidencia continental, una sedimentación vertical insuficiente, la subida del nivel del mar y actividades antrópicas, como el tráfico de embarcaciones, un déficit de sedimentos debido a la regulación del flujo de los ríos con pantanos y perturbaciones en el acarreo de sedimentos por la deriva litoral debido a la construcción de espigones, han sido identificadas como causas de pérdidas de marismas (DeLaune *et al.* 1983; Stevenson *et al.* 1985; Pezeshki y DeLaune 1996; Palanques y Guillén 1998). En la mayoría de los casos, la erosión ha sido identificada como el mecanismo principal por el que han ocurrido estas pérdidas (Phillips 1986; Kearney y Stevenson 1991; Nyman *et al.* 1994). El mecanismo de erosión que ha producido mayores

pérdidas de marisma ha sido denominado hornacinamiento de taludes (“undermining”). Consiste en erosión de la base de taludes situados en las interfases de marismas con vegetación con canales de drenaje, especialmente en marismas mareales altas bien consolidadas. Esta erosión de taludes se desarrolla, principalmente, bajo la masa de raíces vivas de la vegetación de marisma y suele estar causada por factores naturales, relacionados con la dinámica mareal, como el flujo del agua de drenaje. Este mecanismo erosivo provoca la formación de taludes con paredes casi verticales o de muy alta pendiente, la pérdida de la base de dichos taludes y, finalmente, la caída de grandes bloques de sustrato junto con la vegetación que crece sobre ellos (Stevenson *et al.* 1985; Nyman *et al.* 1994; Castillo *et al.* 2000b).

En los últimos años, actividades antrópicas como el tráfico de barcos (incrementando desde los años 80), el establecimiento de polos industriales (desde los años 60), la construcción de dos grandes diques (desde los 70 a los 80) o la captura de cebo para pesca (desde los 80), han aumentado de manera considerable en las Marismas del Odiel (Huelva, S.O. España). Este aumento de la actividad antrópica ha venido acompañado de pérdidas de marismas asociadas a procesos erosivos. Estas pérdidas de marismas son apreciables a simple vista, con erosión de taludes en ambas orillas de los canales principales del estuario de los ríos Tinto y Odiel, y están poniendo en peligro áreas de gran valor ecológico, como la Reserva Natural de la Isla de Enmedio. Por otro lado, la colmatación del cauce de los canales navegables del estuario (Periáñez *et al.* 1996) está causando inversiones económicas muy destacables a las empresas de la zona, las cuales deben dragar continuamente para permitir la entrada de embarcaciones, de hasta 100000 Tm, a sus puertos. Probablemente, parte de estos sedimentos que colmatan los canales provengan, además de los aportes de los ríos Odiel y Tinto, de la deposición de sedimentos que anteriormente formaban parte del sustrato de las marismas. Además, estos sedimentos del fondo de los canales están fuertemente contaminados con metales pesados (Luque *et al.* 1997), por lo que su removilización podría provocar su reintroducción en la red trófica del estuario (Luque *et al.* 1999).

Los objetivos de este estudio son:

- 1) Caracterizar y cuantificar las pérdidas de marismas por erosión de taludes a lo largo del estuario de los ríos Tinto y Odiel.
- 2) Identificar sus causas y sus posibles consecuencias con el objetivo de implementar un plan integrado de manejo de las Marismas del Odiel.
- 3) Analizar el papel de la vegetación natural .en el control de la erosión.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en las marismas mareales del Odiel, situadas en el estuario conjunto de los ríos Tinto y Odiel (37°15' - 37°37'N, 6°57' - 6°58'W; S.O. España). Dicho estuario está localizado en un área costera con régimen mesomareal semidiurno, con un rango de marea media de 2.10 m y un rango de mareas equinocciales medias de 2.97 m, oscilando el nivel de marea entre 0.4 y 3.37 m sobre el nivel del Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) (Castellanos *et al.* 1994).

Las Marismas del Odiel ocupan un área de 7158 hectáreas. Son una de las marismas mareales más extensas de la Península Ibérica y, posiblemente, la que muestra mayor diversidad de hábitats y especies. Debido a su alto valor ecológico, con una gran riqueza de especies, tanto animales como vegetales, están protegidas como Paraje Natural y Reserva Natural por la Junta de Andalucía (Agencia de Medio Ambiente 1990). Además, fueron declaradas Reserva de la Biosfera por la UNESCO en 1983 y clasificadas por la Unión Europea como un Área Especial de Protección de Aves. Además, su posición estratégica, en las uniones de los continentes Europeo y Africano y del Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo, acentúan su gran importancia ecológica. Así, es una zona muy importante en el paso migratorio de numerosas especies de aves (Rubio 1987; Garrido 1996).

Por otro lado, en las Marismas del Odiel se desarrollan numerosas actividades antrópicas entre las que cabe destacar: (1) el tráfico de embarcaciones, en ocasiones de gran calado, a través de los canales de la marisma, (2) el dragado de diferentes canales del estuario para facilitar la navegación, (3) la ocupación de grandes extensiones de marismas para el desarrollo de actividades industriales y sus vertidos, (4) la captura de cebo para pesca (el gusano poliqueto *Nereis diversicolor*) y otros invertebrados para el consumo humano (como el crustáceo decápodo *Uca pugnax*), (5) numerosas actividades recreativas y turísticas y (6) otras actividades industriales en relación con el Polo Industrial, desarrollado desde los años sesenta.

Como resultado de las actividades industriales y mineras las Marismas del Odiel están muy contaminadas con metales pesados procedentes de dos fuentes (Luque *et al.* 1999). En primer lugar, los ríos Odiel y Tinto drenan una extensa cuenca minera (situada al norte del estuario), la cual es rica en cationes metálicos (Fe, Cu, Pb, Zn, Au, Ag, etc.), con minas que han sido explotadas durante más de 5000 años (Ruiz *et al.* 1998). Esta carga inorgánica es transportada sin sufrir prácticamente dilución por

ambos ríos a las Marismas del Odiel, constituyendo un grave problema medioambiental (Agencia de Medio Ambiente 1994 a). Debido a este aporte los sedimentos antiguos poseen también altas concentraciones de metales pesados (Ruiz *et al* 1998). La segunda fuente de metales pesados es el Polo Industrial de Desarrollo de Huelva, establecido sobre parte de las Marismas del Odiel y del Tinto y en el entorno urbano de la ciudad de Huelva en los años sesenta. La concentración de empresas químicas en esta zona industrial es de las mayores para este sector en España ubicada en un estuario. Residuos con altos contenidos de metales pesados han sido vertidos directamente desde este centro industrial a las aguas del estuario, así como aguas negras urbanas, hasta mediada la década de los noventa (Agencia de Medio Ambiente 1994 b).

El estuario de los ríos Tinto y Odiel es un estuario holoceno, situado en una incisión fluvial de 25 km de largo sobre sedimentos arenosos del Neógeno. Los sedimentos estuarinos más antiguos han sido datados en 6.715 ± 115 años BP. En los cinco primeros metros de dos perfiles sedimentológicos de localidades de marisma alta, aparecen sedimentos finos y restos de vegetación que corresponden al cambio desde una planicie intermareal (marisma baja) a una marisma supramareal (marisma alta), el cual sucedió alrededor de 960 ± 100 años BP. La tasa de sedimentación, de alrededor de 5 mm año^{-1} , indica un rápido relleno del estuario durante los últimos dos mil años (Lario 1996).

Las Marismas del Odiel están localizadas en un área de clima Mediterráneo, con veranos cálidos y muy secos (en los que la precipitación es prácticamente nula durante más de tres meses) e inviernos húmedos y templados. La precipitación media anual es de 505.6 mm, con un coeficiente de variación de 31 % (Rubio 1985), siendo frecuentes en la zona las lluvias torrenciales que provocan fuertes avenidas en los ríos Tinto y Odiel (Borrego 1992).

CUANTIFICACIÓN DE LA EROSIÓN

En primer lugar, mediante fotointerpretación y recorridos de campo, se localizaron sobre mapas del estuario de los ríos Tinto y Odiel (a escala 1:10000) los taludes situados en las interfases entre marismas con vegetación y canales mareales. A continuación ocho de los canales más anchos del estuario, los cuales rodeaban a las principales zonas de interés ecológico como la Reserva Natural de la Isla de Enmedio y la Reserva Natural de la Marisma del Burro, fueron seleccionados para el estudio (Fig. 2.1). El perímetro de taludes y la anchura de cada uno de estos canales fueron

medidos en los mapas, utilizando un analizador de imágenes (Quantimet-500, Leica). Las principales rutas de navegación y las localidades donde se observó erosión resultante de captura de cebo para pesca (principalmente el gusano poliqueto *Nereis diversicolor*) también fueron localizadas en la cartografía.

Una red de 79 testigos fue establecida en los ocho canales seleccionados para cuantificar la erosión horizontal de los taludes. Los testigos consistían en varas de hierro de aproximadamente 1.5 metros de alto y 1 cm de diámetro. Estos testigos fueron clavados en el sedimento hasta una profundidad de alrededor de 1 m en el borde superior de los taludes de erosión. Las distancias desde los testigos a los bordes de los taludes fueron medidas cada dos meses desde Julio de 1996 a Septiembre de 2000. La tasa de erosión horizontal en cada punto fue calculada como la diferencia entre dos medidas consecutivas entre el periodo comprendido entre dichas medidas. Una vez obtenidas las tasas de erosión horizontal final se realizó una cartografía de intensidades de erosión de taludes.

Además, en cada punto de muestreo se midió la altura del talud y las especies vegetales presentes, anotándose sus niveles de cobertura (cuantificados mediante una aproximación semicuantitativa). La cobertura (C) se expresó utilizando una escala semicuantitativa: 0= Sin vegetación; 1= $C < 5\%$; 2 = $5\% < C < 25\%$; 3 = $26\% < C < 50\%$; 4 = $51\% < C < 75\%$; 5 = $C > 76\%$. Para la determinación y la denominación de las especies se siguió Valdés *et al.* (1987).

En ausencia de estudios previos, la variación temporal de la erosión horizontal desde 1956 hasta 1990 en los ocho canales seleccionados fue estimada sobre fotografías aéreas verticales tomadas en 1956 (1:33000), 1980 (1:25000), y 1990 (1:15000), utilizando un micrómetro para realizar las medidas. La diferencia en anchura de un canal entre dos fotografías se expresó como aérea (m^2) y longitud (m) de marisma perdida.

Para la denominación de las diferentes zonas de marisma (dependiendo de sus niveles topográficos – alta, media y baja -) se siguió la terminología utilizada por Long y Mason (1983).

Las tasas de erosión entre los canales fueron comparadas mediante análisis de varianza de una sola vía (Anova). Las diferencias mínimas significativas (LSDs) entre medias fueron calculadas solo si el test de Fisher (F-test) fue significativo a un nivel de probabilidad (P) del 0.05 (Steel y Torrie 1960). Los datos fueron testados para

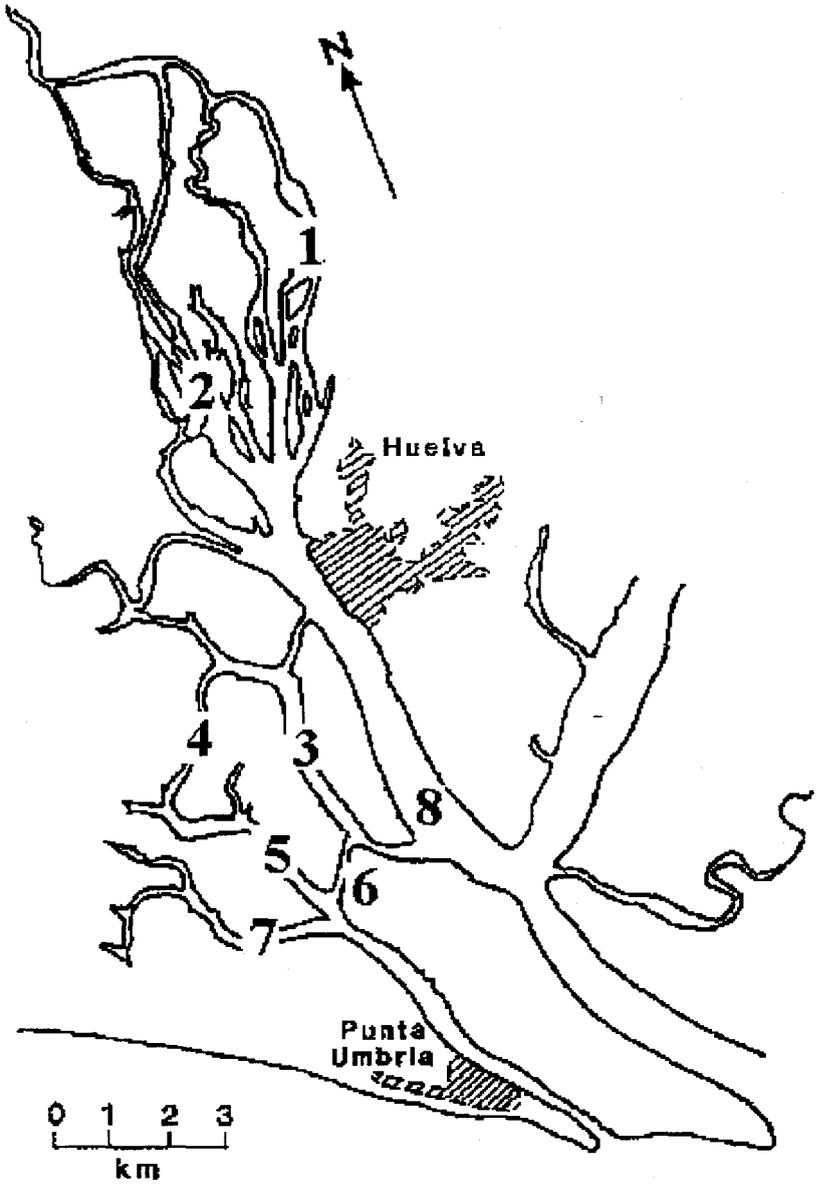


Fig. 2.1 Mapa del estuario de los ríos Tinto y Odiel mostrando los canales estudiados numerados del 1 al 8.

homogeneidad de varianzas usando el test de Levene, con un nivel de significación del 95%. Para el análisis de las variaciones temporales de la erosión se utilizó el análisis de Fourier (Bloomfield 1976). Antes de realizar este análisis cada serie de datos fue transformada mediante una suavización (“smoothing”) ($n = 2$) y una sustracción (“trend”) de la media y la tendencia lineal, con el objetivo de eliminar ruido azaroso que podría obscurecer patrones cíclicos significativos. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa “Statistica” versión 5.1 (StatSoft, Inc.).

Resultados

El mecanismo por el que se produjeron las pérdidas de marismas fue identificado como erosión de taludes bajo la biomasa subterránea de raíces vivas. Este provocó la formación de taludes con alta pendiente (normalmente cóncavos en sus zonas más bajas) y la caída de grandes bloques de sustrato, a veces superiores a 1 m^3 . Así, la erosión horizontal de los taludes comenzó típicamente con la erosión de sus partes más bajas, seguido del hundimiento de la parte superior, en forma de grandes bloques que arrastraron a la vegetación que crecía sobre ellos.

La intensidad de la erosión horizontal descrita anteriormente varió significativamente entre los diferentes canales del estuario ($F = 14.66$; $P < 0.0001$). Las tasas de erosión horizontal en los canales 1 y 2, situados en la Marisma del Burro, fueron las menores de todo el estuario. En contraste, las tasas de erosión en el canal 6, Canal del Burrillo situado al sur de la Isla de Enmedio, y el canal 8, Canal del Padre Santo, fueron significativamente superiores a las registradas en el resto de los canales ($P < 0.05$) (Tabla 2.1). En ambos canales se registraron tasas de erosión anual media máxima mayores a 100 cm año^{-1} , llegándose a una media de retroceso del talud de 140 cm año^{-1} en uno de los testigos del canal 6 (Tabla 2.2). En los demás canales que delimitan la Isla de Enmedio (canales 3, 4 y 5) y el Canal de la Peguera (canal 7), situado al sur de la Isla de la Liebre, se registraron tasas de erosión medias comprendidas entre 34 y 47 cm año^{-1} (Fig. 2.2; Tabla 2.1).

Según la intensidad de la erosión horizontal de taludes, en las Marismas del Odiel pudieron apreciarse dos zonas bien diferenciadas: (1) Zona Norte, donde la intensidad de la erosión fue menor de 20 cm año^{-1} ; (2) Zona Sur, con erosión superior a 30 cm año^{-1} . Dentro de esta Zona Sur aparecieron dos subzonas: una primera situada

al Este del estuario con tasas de erosión superiores a 60 cm año^{-1} , que coincidió con los canales más antropizados y que soportaron una mayor intensidad de tráfico de embarcaciones (Tabla 2.2), y una segunda situada al Oeste, con erosión comprendida entre 30 y 60 cm año^{-1} (Fig. 2.3).

Por otro lado, la erosión de taludes varió fuertemente dentro de cada canal, reflejando la fuerte heterogeneidad de las interfases entre marismas con vegetación y canales de drenaje. El valor mínimo medio de erosión anual fue de 2 cm , registrado en el canal 2. En este mismo canal llegaron a registrarse hasta 27 cm año^{-1} de erosión media máxima. Las mayores variaciones aparecieron en los canales sometidos a mayores erosiones (canales 6 y 8), donde las diferencias entre mínimos y máximos de erosión anual media alcanzaron hasta 107 cm año^{-1} (Tabla 2.2).

La erosión horizontal en el global del estuario fue de $42 \pm 4 \text{ cm año}^{-1}$. Con esta tasa de erosión, el área de marisma con vegetación que desaparecería anualmente a lo largo de los ocho canales estudiados (63523 m) sería de alrededor de 17000 m^2 . Si aplicamos esta erosión horizontal a los taludes del estuario que poseen una altura media de alrededor de 0.5 m , se movilizarían anualmente cerca de 10000 m^3 de sedimentos. Este volumen de sedimentos equivale, considerando una densidad media de los suelos arcillosos erosionados de 1.0 g cm^{-3} (Allison *et al.* 1973), a $10000 \text{ Tm}^3 \text{ año}^{-1}$. Alrededor del 14% de esta cantidad de sedimento provendría del canal navegable 6, el cual contribuye escasamente con el 3% a la longitud total de canales analizada.

En el análisis de las fotografías aéreas verticales, se observaron diferencias en las tasas de erosión horizontal entre diferentes canales. En el periodo comprendido entre 1980-1990, las anchuras de los canales 1 y 2 no variaron apreciablemente, mientras que en el canal 3 la tasa de erosión fue de 70 cm año^{-1} y en el canal 6 de 220 cm año^{-1} (Tabla 2.3). El estudio de las fotografías aéreas también reveló la existencia de periodos erosivos de diferentes intensidades en casi todos los canales (Tabla 2.3). Desde 1980 a 1990, la erosión fue mayor que entre 1956 y 1980. Así, la erosión estimada en el canal 6 para el periodo 1980-90 fue cercana, como se ha comentado anteriormente, a 220 cm año^{-1} , lo cual representa un aumento de 22 metros de anchura de canal en diez años. Sin embargo, en el periodo 1956-80, la erosión en este canal fue imperceptible. Desde 1956 a 1990, 511000 m^2 de marisma mareales, principalmente marismas medias y altas, han sido movilizados por erosión de taludes en los bordes de los canales de drenaje en las Marismas del Odiel. Estas pérdidas representan un 0.71% del área total de estas marismas, ocurriendo el 68% de estas pérdidas en los últimos diez años.

Canal	Nº de testigos	Erosión (cm año ⁻¹)	Longitud de taludes (m)	Altura del talud (cm)	Área erosionada (m ² año ⁻¹)	Sedimento movilizado (m ³ año ⁻¹)	Anchura de canal (m)
1	12	-8 ± 2	11167	37 ± 6	-893	-335	113 ± 16
2	9	-15 ± 3	16393	40 ± 6	-2459	-991	101 ± 17
3	7	-47 ± 12	8374	51 ± 3	-3936	-2019	222 ± 37
4	10	-37 ± 7	5643	58 ± 4	-2088	-1217	134 ± 15
5	11	-34 ± 7	6351	64 ± 3	-2159	-1388	260 ± 7
6	15	-76 ± 8	1981	93 ± 3	-1506	-1400	165 ± 15
7	6	-40 ± 6	9140	59 ± 2	-3656	-2157	163 ± 13
8	9	-64 ± 9	600	52 ± 2	-384	-237	710 ± 31
Total	79	-42 ± 4	59649	50	-17081	-9745	234 ± 71

Tabla 2.1 Erosión horizontal anual media (cm año⁻¹), longitud de bordes con talud (m), altura media vertical del talud (cm), área de marisma erosionada, (m² año⁻¹), volumen de sedimento movilizado por la erosión (m³ año⁻¹) y anchura media de los canales (m), en los taludes de los canales principales de las Marismas del Odiel. (Medias ± E.S.M.).

Canal	Erosión mínima (cm año ⁻¹)	Erosión máxima (cm año ⁻¹)	Tráfico de embarcaciones	Captura de cebo	Especies vegetales (cobertura)
1	-2	-27	-	-	Sd (1-5), Hp (3), Sr (1), Sp (5)
2	-4	-32	-	-	Sp (3), Sd (4-5), Sr (1)
3	-17	-109	-	B	0
4	-5	-73	-	A	0
5	-9	-75	-	B	0
6	-34	-140	A	-	0
7	-17	-61	-	A	0
8	-25	-118	A	-	0

Tabla 2.2 Erosión horizontal máximas y mínimas (cm año⁻¹) de diferentes testigos, intensidades de tráfico de embarcaciones y captura de cebo para pesca (A alto, B bajo, - Nulo) y especies vegetales presentes, con sus coberturas (C) expresadas como abundancias relativas, en los taludes de los canales principales de las Marismas del Odiel (Hp = *Halimione portulacoides*; Sd = *Spartina densiflora*; Sp = *Sarcocornia perennis*; Sr = *Salicornia ramosissima*). 0 = Sin vegetación; 1 = C < 5%; 2 = 5% < C < 25%; 3 = 25% < C < 50%; 4 = 50% < C < 75%; 5 = C > 75%.

La erosión fue menor en los taludes con vegetación, situados en los canales 1 y 2, que en los taludes desprovistos de vegetación (Fig. 2.2; Tablas 3.1 y 3.2). Las especies vegetales más frecuentes en estos taludes fueron *Sarcocornia perennis*

(*Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott ssp. *Perennis*; *Arthrocnemum perenne* según Tutin *et al.* 1968-93) y *Halimione portulacoides* (L.) Aellen. Ambas poseen tallos rastreros, en el caso de *Sarcocornia perennis* enraizantes. Sus niveles de cobertura siempre sobrepasaron el 50%, cubriendo prácticamente todo el espacio en las áreas que colonizaron. Por otro lado, *Spartina densiflora* Brongn., con tallos erguidos, apareció normalmente en el borde alto de los taludes, cayendo a los canales junto con bloques de sustrato erosionados. En algunas ocasiones apareció directamente enraizada sobre los taludes, llegando a alcanzar coberturas superiores al 75%. *Salicornia ramosissima*, una especie anual de pequeño porte, fue encontrada en los taludes desde finales de otoño hasta finales del verano ocupando los espacios libres dejados por las especies perennes.

Año	Canales							
	1	2	3	4	5	6	7	8 ^a
1956-80	55835	*	3349	22572	50808	*	*	-
	(5)		(4)	(4)	(8)			
1980-90	*	*	58618	33858	120669	43582	91400	-
			(7)	(9)	(7)	(22)	(10)	

Tabla 2.3 Erosión horizontal en los periodos 1956-80 y 1980-90, expresada como área de marisma perdida (m²), y longitud de marisma erosionada en perpendicular a la línea de marea (m), entre paréntesis.

* Imperceptible.

^a La variación en anchura en el canal 8 (Canal del Padre Santo) no pudo ser calculada debido a las grandes alteraciones de sus márgenes, provocadas por la construcción de infraestructuras.

La erosión horizontal de taludes exhibió, durante los cuatro años de estudio, un patrón temporal cíclico en todos los canales. La duración de sus ciclos varió según los canales. En los canales 1, 2, 5 y 7 se registraron ciclos de alrededor de un año, comprendidos entre 9 y 13 meses (Tabla 2.4), aumentando la erosión en los meses de otoño, invierno y primavera cada año, en comparación con los meses estivales donde la erosión fue menor (Fig. 2.4). En los canales 3, 4, 6 y 8 los ciclos erosivos fueron de 20 meses (Tabla 2.4), registrándose fuertes aumentos en la tasa de erosión horizontal durante los meses no estivales de 1997 y 1999, principalmente. Durante los cuatro años de estudio, la precipitación total alcanzó alrededor de 4000 mm, con una distribución marcadamente estacional, concentrándose en pocos días de otoño, invierno y primavera, con fuertes variaciones interanuales (Fig. 2.4). Los periodos de

lluvias torrenciales coincidieron con aumentos en el caudal de los ríos Odiel y Tinto y periodos con mayores tasas de erosión horizontal de taludes.

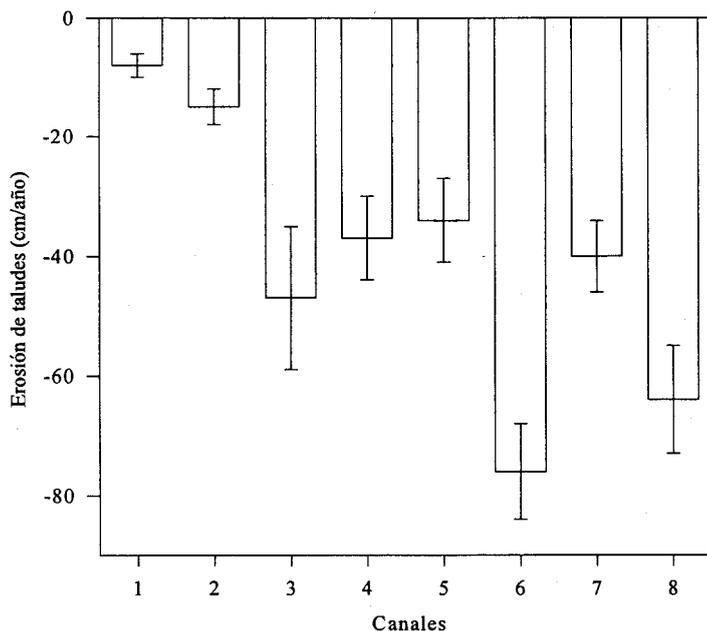


Fig. 2.2 Erosión media anual (cm año^{-1}) registrada en los diferentes canales (1-8) de las Marismas del Odiel (media \pm E.S.M.).

Canales	Duración de los ciclos de erosión horizontal (meses)
1	9
2	12
3	20
4	20
5	13
6	20
7	12
8	20

Tabla 2.4 Duración de los ciclos de erosión horizontal en los taludes de ocho canales de las Marismas del Odiel, durante 4 años (resultados obtenidos mediante análisis de Fourier de series temporales).

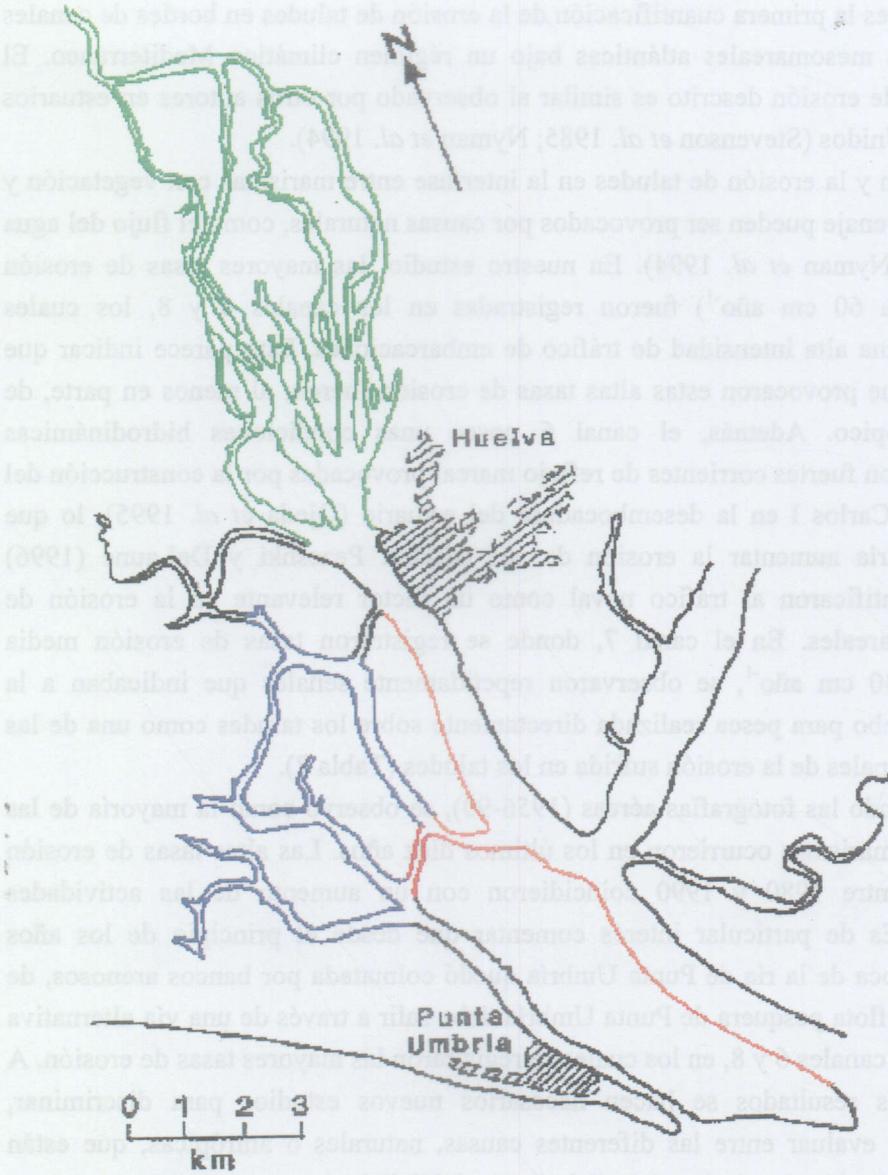


Fig. 2.3 Intensidad de la erosión horizontal de taludes (I) en ocho canales de las Marismas del Odiel. Verde, $I < 20 \text{ cm año}^{-1}$; Azul, $30 < I < 60 \text{ cm año}^{-1}$; Naranja, $60 < I < 70 \text{ cm año}^{-1}$; Rojo, $I > 70 \text{ cm año}^{-1}$.

Discusión

Este estudio es la primera cuantificación de la erosión de taludes en bordes de canales de marismas mesomareales atlánticas bajo un régimen climático Mediterráneo. El mecanismo de erosión descrito es similar al observado por otros autores en estuarios de Estados Unidos (Stevenson *et al.* 1985; Nyman *et al.* 1994).

La formación y la erosión de taludes en la interfase entre marismas con vegetación y canales de drenaje pueden ser provocados por causas naturales, como el flujo del agua de drenaje (Nyman *et al.* 1994). En nuestro estudio, las mayores tasas de erosión (superiores a 60 cm año^{-1}) fueron registradas en los canales 6 y 8, los cuales soportaban una alta intensidad de tráfico de embarcaciones. Esto parece indicar que las causas que provocaron estas altas tasas de erosión fueron, al menos en parte, de origen antrópico. Además, el canal 6 posee unas condiciones hidrodinámicas especiales, con fuertes corrientes de refluo mareaal provocadas por la construcción del Dique Juan Carlos I en la desembocadura del estuario (Ojeda *et al.* 1995), lo que también podría aumentar la erosión de sus taludes. Pezeshki y DeLaune (1996) también identificaron al tráfico naval como un factor relevante en la erosión de marismas mareales. En el canal 7, donde se registraron tasas de erosión media cercanas a 40 cm año^{-1} , se observaron repetidamente señales que indicaban a la captura de cebo para pesca realizada directamente sobre los taludes como una de las causas principales de la erosión sufrida en los taludes (Tabla 2).

Analizando las fotografías aéreas (1956-90), se observó como la mayoría de las pérdidas de marismas ocurrieron en los últimos diez años. Las altas tasas de erosión detectadas entre 1980 y 1990 coincidieron con un aumento de las actividades antrópicas. Es de particular interés comentar que desde el principio de los años ochenta la boca de la ría de Punta Umbría quedó colmatada por bancos arenosos, de modo que la flota pesquera de Punta Umbría debe salir a través de una vía alternativa cruzando los canales 6 y 8, en los cuales se registraron las mayores tasas de erosión. A raíz de estos resultados se hacen necesarios nuevos estudios para discriminar, cuantificar y evaluar entre las diferentes causas, naturales o antrópicas, que están provocando erosión de taludes en las Marismas del Odiel.

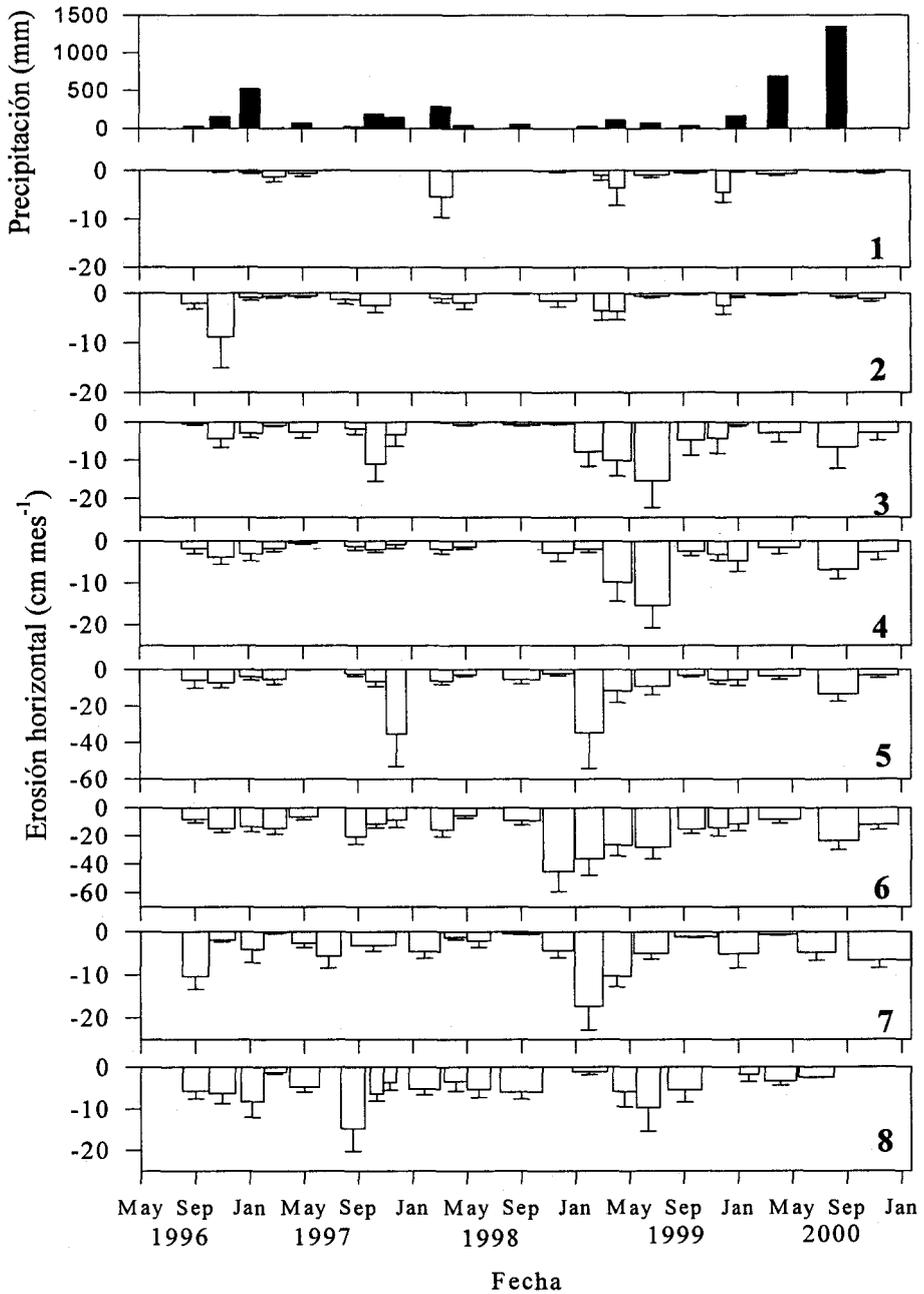


Fig. 2.4 Erosión horizontal de taludes, en cm mes^{-1} , en los diferentes canales (1-8) del las Marismas del Odiel a lo largo del periodo de estudio (media \pm E.S.M.) y precipitación (■) entre muestreos consecutivos a lo largo del periodo de estudio (mm).

La distribución espacial de la intensidad de la erosión horizontal de taludes (Fig. 2.3) nos dividió al estuario en dos zonas bien diferenciadas: una Zona Norte, con tasa de erosión anual media menor a 20 cm año^{-1} y una Zona Sur, con tasas de erosión mayores a 30 cm año^{-1} . Según la división que Borrego (1992) realizó del estuario del Tinto y el Odiel, la Zona Norte coincidiría con el “estuario alto”, donde dominaría el transporte y la sedimentación vertical sobre la erosión, con unas condiciones hidrodinámicas mixta mareal – fluvial y sedimentos de origen fluvial y mareal poco clasificados. La Zona Sur, con mayor erosión de taludes, coincidiría con el “estuario bajo”, dominado por procesos mareales, con sedimentos finos bien clasificados. En esta zona, según la intensidad de la erosión horizontal pudieron diferenciarse dos subzonas: una con mayor erosión de taludes (superior a 60 cm año^{-1}), situada al Este del estuario y con fuertes impactos antrópicos, como el tráfico de embarcaciones y la construcción de numerosas infraestructuras, y otra situada al Oeste, integrada por los canales que circundan a la Isla de Enmedio y la Isla de la Liebre, con tasas de erosión horizontal media comprendidas entre 30 y 60 cm año^{-1} .

Son varias las consecuencias de la erosión horizontal de taludes puestas de manifiesto en este estudio: (1) la pérdida y alteración directas de extensas áreas de marisma media y alta, con pérdida de hábitats de determinadas especies, (2) la removilización de sedimentos contaminados con metales pesados, ya sea por erosión o por dragado, y (3) el cambio en la composición de las comunidades vegetales en las marismas bajas y medias afectadas por la erosión, con una fuerte abundancia de especies de porte decumbente, en detrimento de especies de porte erguido como *Spartina maritima* (Curtis) Fernald. La ausencia de especies típicas de marisma baja, como *Spartina maritima*, en las áreas erosionadas será analizada profundamente en el Capítulo 4. A estas consecuencias hay que sumarles la posible potenciación de la colmatación de los canales del estuario debido a la sedimentación en sus fondos de los sedimentos erosionados.

Como resultado de esta erosión horizontal, zonas de marisma media y alta maduras han sido expuestas directamente a la regresión de los taludes de erosión. Esta erosión horizontal ha causado la pérdida de grandes extensiones de marismas consolidadas, las cuales han tardado en formarse largos periodos de tiempo. Estas marismas maduras sostenían una flora y fauna que únicamente habita en estas zonas y poseían suelos más evolucionados y estructurados que las planicies intermareales desnudas (Rubio 1985) que las reemplazaron como resultado de la erosión. Así, la pérdida de estas marismas maduras reduce el hábitat en estas comunidades y contribuye a una caída de la biodiversidad, e incluso, a la desaparición de algunas de

estas comunidades, las cuales son reemplazadas por planicies intermareales sin vegetación. Estos resultados están de acuerdo con Grootjans *et al.* (1997), que puntualizaban como cambios en el paisaje y en la sucesión vegetal, debidos a cambios en el uso, reducían la biodiversidad en numerosos ecosistemas costeros. Así, la erosión horizontal de taludes se comportó como un factor desorganizativo, provocando una pérdida directa de recursos naturales y frenando drásticamente la evolución de las marismas mareales, generando una notable pérdida de hábitats, poniendo en peligro el mantenimiento de determinadas especies e induciendo una caída de la biodiversidad.

Barros (1996) identificó a la erosión, en un estuario atlántico de la Península Ibérica, como el factor principal en el control de la dinámica sedimentaria, estando la sedimentación condicionada por el régimen erosivo. Según este modelo, las altas de erosión cuantificadas en este estudio (alrededor de $10.000 \text{ Tm}^3 \text{ año}^{-1}$) movilizarían sedimentos que serían dispersados por las corrientes y las mareas. Si tenemos en cuenta que el río Odiel aporta una media de 5600 Tm anuales al estuario (Borrego 1992), podemos hacernos una idea de la importancia de este aporte. Así, la erosión de los taludes de las Marismas del Odiel movilizaría anualmente, al menos, una cantidad de sedimentos dos veces superiores a la media aportada por el río Odiel, contribuyendo así probablemente de manera decisiva a la colmatación progresiva de los canales del estuario.

Debido a esta colmatación de los canales navegables, se llevan a cabo grandes esfuerzos en el dragado del canal 8 (Canal del Padre Santo) con el objetivo de permitir la entrada al Puerto de Huelva a grandes barcos mercantes. A su vez, la erosión y el dragado movilizan un enorme volumen de sedimentos contaminados con metales pesados (Luque 1996; Luque *et al.* 1997; Luque *et al.* 1998 a, b). Si la removilización de sedimentos por el dragado y la erosión fuera menor, los metales pesados quedarían depositados en el fondo de los canales y en profundidad en las marismas maduras, donde permanecerían relativamente aislados e interaccionando en menor medida con otros elementos del ecosistema estuarino (DeLaune y Gambrell 1996). Sin embargo, depositados en superficie, pueden ser fácilmente introducidos en la red trófica del estuario (Gallagher y Wolf 1980), de la cual forma parte el ser humano con el consiguiente riesgo para su salud.

El estudio de la vegetación que se desarrolla sobre los taludes de erosión mostró un predominio de especies de porte decumbente (según clasificación de van Groenendael *et al.* 1996). Estas serían capaces de sobrevivir más fácilmente que especies de porte erguido en un hábitat como este, con condiciones hidrológicas



extremas (alto grado de exposición al impacto de las olas, corrientes y mareas en un ambiente de alta energía) y altas pendientes. Así, los tallos postrados resistirían el impacto de las olas y crecerían sobre las zonas de fuerte pendiente. En el caso de *Sarcocornia perennis*, las raíces desarrolladas en sus nudos se comportarían como una cadena de nudos de anclaje al sustrato.

Los canales en los que se registró una menor tasa de erosión (canales 1 y 2), poseían la mayor parte de sus taludes cubiertos por vegetación. Esto parece indicar que la vegetación actuaría disminuyendo la erosión. Esta capacidad protectora de la vegetación frente a la erosión ha sido puesta de manifiesto por numerosos autores (Broome *et al.* 1992; Hutchinson *et al.* 1995; Moeller *et al.* 1996; van Dijk *et al.* 1996; Cerdà 1997; Netto y Lana 1997). Cuando la vegetación fuera eliminada de un talud, la erosión aumentaría. Esto provocaría a su vez un aumento de la pendiente y la altura del talud, lo que fomentaría su erosión e impediría su recolonización. Según nuestras observaciones de campo, la eliminación de la vegetación en los taludes puede ser provocada por causas naturales, como grandes avenidas de los ríos. Según Herke y Rogers (1993), estas pérdidas naturales normalmente no son demasiado importantes, al menos a largo plazo. Sin embargo, presiones antrópicas con alto poder erosivo, como la captura de cebo para pesca directamente sobre los taludes o un intenso tráfico de embarcaciones, podrían contribuir decididamente a la eliminación de la vegetación.

Son varios los trabajos que han descrito procesos de sedimentación y erosión en zonas costeras y cursos fluviales relacionados con la climatología (Zedler 1983; Cahoon 1994; Nordstrom y Jackson 1995; Cahoon *et al.* 1996; Jansson 1996; Reyes *et al.* 1996; Sajeev *et al.* 1996). Las Marismas del Odiel se encuentran en un área de clima Mediterráneo, con una marcada estacionalidad (Castellanos *et al.* 1994). Esta estacionalidad se reflejó en la existencia de patrones estacionales de erosión en los taludes de los ocho canales analizados. Durante los veranos, cuando las lluvias fueron muy escasas o inexistentes, el río Odiel poseyó una capacidad erosiva baja debido a su escaso caudal y no se produjeron temporales costeros, ni fuertes vientos. En general, durante estos meses estivales la erosión de los taludes fue menor que durante las épocas más lluviosas de otoño, invierno y primavera. Los canales aparecieron agrupados en dos conjuntos según la duración de sus ciclos erosivos: un conjunto con ciclos de alrededor de un año y otro con ciclos próximos a los dos años. Estas diferencias podrían venir determinadas por el grado de exposición de los diferentes canales a las avenidas fluviales y demás agentes erosivos, determinado por factores como la cobertura de vegetación o la posición en el estuario. Así, los cuatro canales en los que se registraron ciclos de dos años poseen varias características comunes: se

encuentran en la zona sur del estuario, poco expuestos a las avenidas del río Odiel y poseen taludes desprovistos de vegetación. Aún así, estos patrones son difíciles de interpretar en una serie de datos de cuatro años como la registrada en este estudio.

En vista del deterioro tan importante que están sufriendo las Marismas del Odiel debido a la erosión de taludes, se hacen necesarias medidas urgentes de control de la erosión. Entre estas, destacan las actuaciones desarrolladas directamente sobre los taludes erosivos y las planicies intermareales adyacentes, dirigidas a reducir la erosión y reestablecer los gradientes naturales con métodos de bajo coste económico y escaso impacto ambiental. Estas medidas deben ir acompañadas de un control del uso de las marismas, llevado a cabo por parte de las administraciones. En las planicies intermareales, la instalación de diques de madera alquitranada paralelos a la línea de marea (Broome *et al.* 1992), el aporte de conchas de moluscos (Meyer *et al.* 1997), así como la siembra de plantas de marismas (Adam 1990; Pezeshki *et al.* 1991) adaptadas a soportar altos periodos de inundación, como *Spartina maritima* (Sánchez *et al.* 1996) o *Zostera noltii* (Davis y Short 1997), reducirían el impacto de las olas y la velocidad del agua de drenaje, las corrientes y las mareas, disminuyendo la erosión de los taludes y favoreciendo la sedimentación (Castellanos *et al.* 1998). A largo y medio plazo, estas medidas llevarían a un restablecimiento de los gradientes naturales, con un paso gradual desde la marisma alta a la baja, ya que la sedimentación en las planicies intermareales acabaría con el desnivel de los taludes de erosión, produciéndose una restauración natural de la marisma con un esfuerzo mínimo inicial. Sobre los taludes erosivos podría actuarse directamente introduciendo especies de porte postrado, como *Sarcocornia perennis* y *Halimione portulacoides*, con el fin de reducir la erosión. Este método podría ser clasificado como un manejo del ecosistema geo-ecológico y constructivo (de acuerdo con Vries *et al.* 1996), ya que promueve la protección del medio ambiente, su restauración y el desarrollo de valores naturales. Tras el desarrollo de estas actuaciones de control de la erosión es esencial un seguimiento de su eficacia y funcionamiento (Broome *et al.* 1988; Zedler y Langis 1990; LaSalle *et al.* 1991; Confer y Niering 1992; Zedler 1993; Henry y Amorós 1996; Wilson y Mitsch 1996).

Además de estas medidas de acción directas para proteger las zonas afectadas y restaurarlas, medidas administrativas, como la limitación de la velocidad de navegación por los canales mareales o la delimitación de la captura de cebo (a zonas de las planicies intermareales alejadas del talud), deben ser tomadas paralelamente para impedir el deterioro de nuevas zonas y disminuirlo en las zonas afectadas. La restauración de marismas mareales es mucho más costosa que prevenir su deterioro

(Herke y Rogers 1993). Este conjunto de medidas mejorarían el estado de conservación de las Marismas del Odiel, y podrían orientarse, además de para controlar la erosión, para una o varias de las siguientes funciones: (1) Favorecer actividades socio-económicas tan importantes para la zona como la pesca (Lewis III 1992), al crear el hábitat adecuado para la cría de numerosas especies de peces y cefalópodos que desovan en los estuarios; (2) Mejorar desde un punto de vista estético y paisajístico las Marismas del Odiel, con lo que esto supondría para la atracción del turismo; (3) Mejorar la calidad de las aguas del estuario (Patrick 1994; Cronk 1996; Helfield y Diamond 1997); (4) Aumentar la biodiversidad de las Marismas del Odiel. En definitiva, resultarían en una mejora general del manejo integrado de los recursos naturales de este importante ecosistema costero del litoral andaluz.

Finalmente, comentar, que para que estas medidas de conservación de la Naturaleza llegaran a su fin, es esencial el involucrar a la población (Craig *et al.* 1995) en su desarrollo y mantenimiento, informando a las poblaciones humanas afectadas, como pescadores y ceberos, de las actividades que se lleven a cabo y haciendo que participen de las mismas. De esta manera estos grupos sociales tendrían la oportunidad de colaborar en la restauración de las marismas, haciéndoles pensar en su pasado y en su futuro y ofreciéndoles la posibilidad de desarrollar una relación armoniosa y provechosa con el medio ambiente (Higgs 1996).

Erosión y sedimentación vertical en planicies intermareales de unas marismas mesomareales mediterráneas, (Marismas del Odiel)

Resumen

1. En este capítulo se analiza la dinámica sedimentaria en las planicies mareales adyacentes a los taludes de erosión en las Marismas del Odiel durante cuatro años, mediante una amplia red de testigos destruida por el estuario.

2. Los sedimentos erosionados en los taludes, cerca de $10000 \text{ Tm}^3 \text{ año}^{-1}$ de media, no son depositados en las planicies intermareales adyacentes. Además, en la mayoría de estas planicies domina la erosión sobre la sedimentación, movilizándose 3000 Tm^3 más anualmente. En los principales canales de las Marismas del Odiel, debido a procesos erosivos se moviliza una media de 13000 Tm^3 de sedimentos anualmente. Esta enorme cantidad de sedimentos supera en más del doble al aporte de sedimentos anual medio del río Odiel (5600 Tm^3) y ampliamente al del río Tinto, contribuyendo posiblemente de manera significativa a la colmatación de los canales del estuario.

3. Las tasas de erosión vertical más importantes ($-4.7 \pm 0.5 \text{ cm año}^{-1}$ y $-2.4 \pm 0.4 \text{ cm año}^{-1}$) se registraron en las planicies intermareales de los canales que soportaron un mayor tráfico de embarcaciones. En los canales no afectados directamente por el tráfico naval las tasas medias de erosión - sedimentación vertical oscilaron entre -0.3 y -1.6 cm año^{-1} .

4. Además de las consecuencias de la erosión horizontal de taludes comentadas en el capítulo anterior, la erosión vertical de las planicies intermareales provocaría: (1) el aumento en altura de los taludes de erosión, (2) la eliminación de propágulos y plántulas de especies vegetales capaces de vivir en localidades de marisma baja, y (3) el descenso del nivel topográfico de las planicies intermareales por debajo de los límites de distribución de dichas especies.

5. La estacionalidad del clima Mediterráneo se reflejó en patrones estacionales de erosión - sedimentación en las planicies intermareales de los ocho canales analizados,

con una periodicidad cercana al año. Durante los meses más lluviosos predominó la erosión en todos los canales.

6. Las medidas de conservación y restauración establecidas en el capítulo anterior, como son la construcción de rompeolas de madera alquitranada y la siembra de especies vegetales en las zonas afectadas por la erosión, serían también eficaces en pro de disminuir la erosión vertical de las planicies intermareales. Debido a la alta heterogeneidad espacial, se hace necesario a la hora de desarrollar estas medidas de conservación un estudio exhaustivo del área de actuación con el fin de optimizar su rendimiento.

Introducción

En la evolución natural de numerosos estuarios se originan marismas mareales por acumulación de sedimentos finos en zonas protegidas frente a la acción erosiva de olas y corrientes (Ranwell 1972). Cuando alcanzan un nivel topográfico determinado, estos depósitos fangosos son colonizados por vegetación, la cual, a su vez, favorece la sedimentación y disminuye la erosión (Adam 1990; Broome *et al.* 1992; Davis y Short 1997; Dijkema *et al.* 1990; Ghidry y Alberts 1997; Moeller *et al.* 1996; van Dijk *et al.* 1996).

Este proceso de creación de nuevas marismas mareales contrasta con las pérdidas de grandes extensiones de marismas detectadas en numerosos estuarios a lo largo del mundo (Barros 1996; Brivio 1996; Chung 1982; DeLaune *et al.* 1983; Gagliano *et al.* 1981; Gosselink y Bauman 1980; Turner 1997; Ranwell 1967) y en las Marismas del Odiel en este mismo trabajo (Capítulo 1). Así, en la transición desde las zonas de marisma hacia los canales de drenaje se han caracterizado fenómenos erosivos (Kearney y Stevenson 1991; Phillips 1986) que originan taludes de fuerte pendiente bajo los cuales se desarrollan planicies intermareales sin vegetación (Nyman *et al.* 1994; Stevenson *et al.* 1985) que sustituyen a las marismas con vegetación.

Conocer la dinámica sedimentológica en estas planicies intermareales es un paso clave tanto en el estudio de la evolución de las áreas de marismas erosionadas, como con vistas al desarrollo de una metodología de control de dicha erosión (Callaway *et al.* 1996b). Los fenómenos de sedimentación y erosión en las planicies intermareales determinan directamente la altura de los taludes erosivos donde se producen las mayores pérdidas de marismas. Si la erosión domina en las planicies intermareales la altura de los taludes aumenta, mientras que si la sedimentación predomina los taludes pueden llegar a desaparecer, recuperándose un perfil suave de transición de las zonas

de marisma alta a las de marisma baja, manteniéndose zonas de marisma media con una interesante biodiversidad y hábitat exclusivo para determinadas especies. Sin embargo, a pesar de la importancia del conocimiento de esta dinámica de erosión – sedimentación, han sido pocos los trabajos que la han estudiado a largo plazo y sobre una extensa superficie.

Este estudio se desarrolló en las Marismas del Odiel, donde se han detectado, en esta memoria de Tesis Doctoral, fuertes pérdidas de marismas en taludes de erosión situados en las interfases entre marismas con vegetación y canales (Capítulo 2).

Los objetivos de este estudio son:

- 1) Conocer si los sedimentos erosionados en los taludes se depositan en las planicies intermareales subyacentes o son transportados por las corrientes y las mareas. Para ello se cuantificó la dinámica sedimentaria de erosión – sedimentación vertical en estas planicies a lo largo de las Marismas del Odiel durante cuatro años.
- 2) Caracterizar los posibles patrones estacionales en esta dinámica sedimentaria, en el marco del clima Mediterráneo en el que se encuentran estas marismas.

Nuestros resultados podrían ayudar en la gestión integrada de las Marismas del Odiel, y particularmente, en el manejo de las localidades de marismas baja sin vegetación, productos de la erosión, con vistas a su estabilización y restauración e comunidades.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en las Marismas del Odiel, situadas en el estuario conjunto de los ríos Tinto y Odiel (para descripción más detallada ver Capítulo 2).

EROSIÓN – SEDIMENTACIÓN

Para cuantificar y caracterizar la erosión – sedimentación vertical en las planicies intermareales situadas bajo taludes erosivos, se estableció, desde Mayo a Agosto de 1996, una red de 239 testigos, distribuidos en 51 localidades, y situados en ocho de los principales canales de las Marismas del Odiel (Fig. 2.1). Los testigos consistían en barras de hierro de aproximadamente 1.5 metros de alto y 1 cm de diámetro. Estos testigos fueron clavados en el sedimento hasta una profundidad de alrededor de 1 m, entre +1.0 m y +2.5 m sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.).

Para el análisis de perfiles de erosión, que nos suministrasen información de cómo variaba la erosión – sedimentación vertical a lo largo de las planicies intermareales, en los canales 3, 4 y 5 estos testigos se colocaron en dos posiciones sobre planicies intermareales situadas bajo taludes de erosión: a una distancia de entre 1 y 2 m del talud (base del talud), y entre 2 y 4 metros del talud. En algunos puntos de muestreo se establecieron transectos de hasta siete testigos en filas perpendiculares a la línea de marea.

Las distancias desde el sedimento hasta la punta superior de cada testigo fueron medidas bimensualmente desde el establecimiento de la red (Mayo-Agosto 1996) hasta Julio de 2000 (Fig. 3.1). La tasa de erosión – sedimentación vertical en cada punto se calculó como la diferencia entre dos medidas consecutivas, de manera que valores negativos indican erosión y valores positivos sedimentación (sedimentación). Este método permite registrar repetidamente medidas de erosión y sedimentación, y ha sido utilizado por numerosos autores (Castellanos 1992; Hubbard y Stebbings 1968; Inman 1957; King 1975; Ranwell 1964 y 1972; Wolman 1959).

Las tasas de erosión en los diferentes canales fueron comparadas mediante análisis de varianza de una sola vía (Anova). Las diferencias mínimas significativas (LSDs) entre medias fueron calculadas solo si el test de Fisher (F) fue significativo a un nivel de probabilidad del 0.05 (Steel y Torrie 1960). Los datos fueron testados para homogeneidad de varianzas usando el test de Levene, con un nivel de significación del 95%. Para la exploración de patrones cíclicos de erosión – sedimentación vertical en cada canal se utilizó el análisis de Fourier (Bloomfield 1976). Antes de realizar este análisis cada serie de datos fue transformada mediante una suavización (“smoothing”) ($n=2$) y una sustracción (“trend”) de la media y la tendencia lineal, con el objetivo de eliminar ruido azaroso que podría obscurecer patrones cíclicos significativos. Para la comparación de las tasas de erosión – sedimentación entre las diferentes posiciones en las planicies intermareales se utilizó un test de Student para muestras independientes (T-test), tras comprobar que las varianzas eran homogéneas mediante el test de Levene. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa “Statistica” versión 5.1 (StatSoft, Inc.).

Resultados

La intensidad de la erosión - sedimentación vertical varió significativamente entre los diferentes canales del estuario ($F = 4.436$, $P < 0.0001$). Las mayores tasas de erosión - sedimentación se registraron en los canales 1 (Canal de la Peguera situado al Sur de la

Isla de la Liebre) y 7 (en la Marisma del Burro o Marisma Norte), aunque no fueron significativamente mayor, debido a la fuerte variabilidad de los registros en estos canales, que la de los canales 2, 3, 4 y 5. La erosión vertical más fuerte se registró en las planicies intermareales del canal 6 (Canal del Burrillo; donde también se registraron las mayores tasas de erosión de taludes), con una media cercana a los -5 cm año^{-1} , significativamente superior a la del resto de los canales ($P < 0.005$) (Fig 3.2; Tabla 3.1). En este canal un testigo llegó a registrar una erosión vertical media de $-10.9 \text{ cm año}^{-1}$ (Tabla 3.2). En el canal 8 (Canal del Padre Santo) la tasa de erosión vertical media ($-2.4 \pm 0.4 \text{ cm año}^{-1}$) fue significativamente superior a la del canal 7 ($P < 0.05$) (Fig. 3.2; Tabla 3.1). En este canal se encontraba el testigo que registró la erosión media más baja de todo el estuario, $-20.7 \text{ cm año}^{-1}$ (Tabla 3.2). En los demás canales que delimitan la Isla de Enmedio (canales 3, 4 y 5) se registraron tasas de erosión medias comprendidas entre -1.3 y -1.6 cm año^{-1} (Fig. 3.2; Tabla 3.1).

Las tasas de erosión horizontal y vertical media se correlacionaron positivamente ($r^2 = 0.662$, $P < 0.01$). Así, en los que se registraron mayores tasas medias de erosión horizontal de taludes también se registraron las mayores tasas medias de erosión vertical (Fig. 3.3).

Según la intensidad de la erosión vertical de las planicies intermareales, los canales principales de las Marismas del Odiel pueden agruparse en: (1) Canales en los que la erosión vertical media de sus planicies intermareales es menor de -1 cm año^{-1} . Están más o menos aislados de las descargas del río Odiel, dominando los procesos mareales. Aparecen tanto al Sur (Canal 7), como al Norte del estuario (Canal 1); (2) Canales con erosión vertical media comprendida entre -1 y -2 cm año^{-1} . Estos canales también se distribuyen tanto al Norte como al Sur del estuario. En este grupo aparecen el Canal 2, situado en la Marisma del Burro, con fuerte influencia fluvial, apareciendo vegetación en sus taludes (Tabla 2.2) e incluso sobre sus planicies intermareales, y los canales 3, 4 y 5 relativamente aislados de la hidrodinámica fluvial y con márgenes desprovistos de vegetación; (3) Canales con erosión vertical media superior a -2 cm año^{-1} . Estos son los canales 6 y 8, situados al sur del estuario. Son los canales con mayor grado de antropización y que soportan una mayor intensidad de tráfico de embarcaciones (Tabla 2.2; Fig. 3.4).

Los registros de erosión – sedimentación vertical oscilaron fuertemente dentro de un mismo canal. En todos los canales llegó a registrarse sedimentación en alguno de sus testigos al final del estudio, existiendo diferencias de hasta más de 20 cm en el registro de la erosión – sedimentación vertical media entre unos testigos y otros (Tabla 3.2).

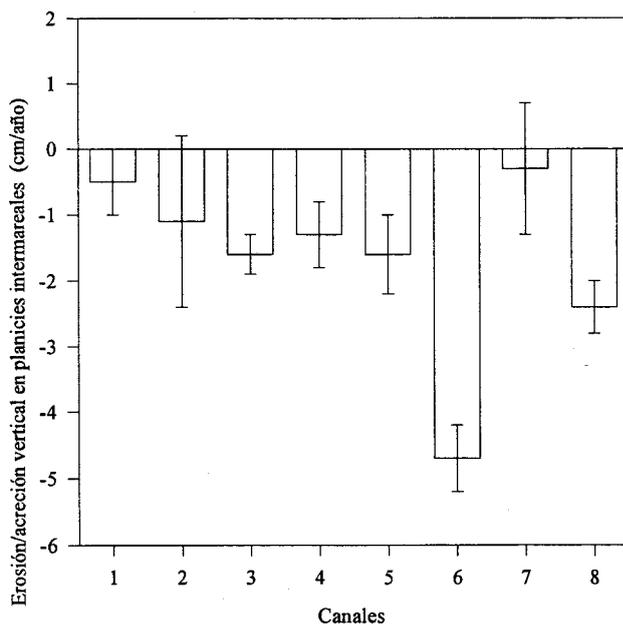


Fig. 3.2 Erosión – sedimentación vertical media (cm año^{-1}) en ocho canales de las Marismas del Odiel.

Aplicando las tasas medias de erosión - sedimentación vertical, que oscilan entre -0.3 y -4.7 cm año^{-1} , a la extensión de las planicies intermareales, situadas bajo taludes de erosión, en las que se registraron las medidas, y considerando una anchura media de estas planicies de 4 m, obtenemos que anualmente se erosiona un volumen cercano a los 3000 m^3 (Tabla 3.1). Este volumen medio erosionado en las planicies intermareales más el sedimento movilizado por la erosión horizontal de taludes da un total de alrededor de 13000 m^3 de sedimentos movilizados anualmente, lo que equivaldría, considerando una densidad media para suelos arcillosos de 1.0 g cm^{-3} (Allison *et al.* 1973), a un mínimo de 13000 Tm^3 de sedimentos movilizados en el estuario como resultado de la erosión.

Canal	Nº de testigos	Erosión - sedimentación (cm año ⁻¹)	Longitud de planicies (m)	Sedimento movilizado (m ³ año ⁻¹)
1	13	-0.5 ± 0.5	11167	-223 ± 223
2	10	-1.1 ± 1.3	16393	-721 ± 852
3	16	-1.6 ± 0.3	8374	-536 ± 100
4	15	-1.3 ± 0.5	5643	-293 ± 113
5	24	-1.6 ± 0.6	6351	-406 ± 152
6	38	-4.7 ± 0.5	1981	-370 ± 40
7	14	-0.3 ± 1.0	9140	-100 ± 366
8	89	-2.4 ± 0.4	600	-58 ± 10

Tabla 3.1 Número de testigos de erosión - sedimentación, tasa de erosión - sedimentación vertical (cm año⁻¹), longitud de planicies intermareales bajo taludes de erosión y volumen de sedimento movilizado (m³ año⁻¹), considerando planicies mareales de una anchura media 4 m, en ocho canales de las Marismas del Odiel, durante 4 años.

La erosión - sedimentación vertical de las planicies intermareales exhibió un patrón temporal cíclico en todos los canales con ciclos de alrededor de un año, comprendidos entre 10 y 13 meses (Análisis de Fourier), excepto en el canal 2 donde el patrón cíclico más significativo fue de 20 meses (Tabla 3.3). A lo largo de estos ciclos se registraron, en todos los canales, fases en las que predominó la erosión (en otoño, invierno y primavera), y fases, en verano, en las que predominó la sedimentación (Fig.3.5).

Canal	Erosión - sedimentación máxima (cm año ⁻¹)	Erosión - sedimentación mínima (cm año ⁻¹)
1	+2.9	-2.9
2	+1.9	-8.6
3	+0.5	-4.1
4	+3.7	-4.5
5	+3.5	-11.0
6	+1.8	-10.9
7	+5.4	-6.9
8	+1.8	-20.7

Tabla 3.2 Máximos y mínimos de erosión vertical (cm año⁻¹) registrados en diferentes testigos de las planicies intermareales de ocho canales en las Marismas del Odiel.

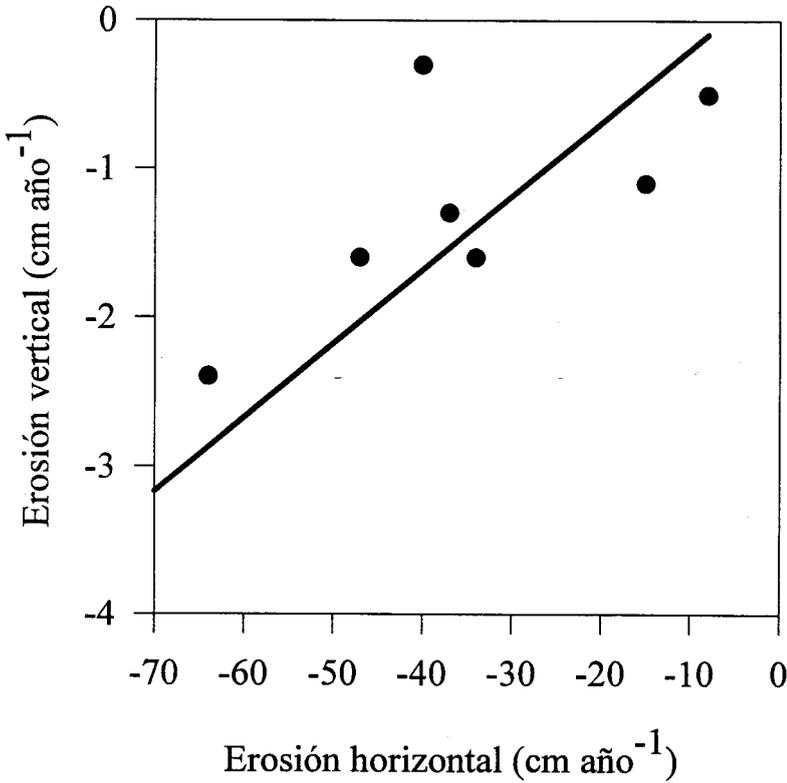


Fig. 3.3 Tasas medias de erosión vertical (cm año⁻¹) en las planicies intermareales frente a tasas medias de erosión horizontal en los taludes, en ocho canales de las marismas del Odiel. Ecuación de regresión: $y = 0.3 + 0.05 x$.

Durante los cuatro años de estudio, la precipitación total alcanzó alrededor de 4000 mm, con una distribución marcadamente estacional, concentrándose en pocos días de Otoño, Invierno y Primavera, y fuertes variaciones interanuales (Fig. 3.5).

Los testigos de las planicies intermareales de los canales 3, 4 y 5 situados en la base del talud - entre 1 y 2 m desde el talud - registraron una erosión vertical mayor (-2.6 ± 0.4 cm año⁻¹) que los situados más alejados del talud - entre 2 y 4 m - (-1.2 ± 0.2 cm año⁻¹) ($t = -3.121$, $P < 0.004$, d.f. = 26, $n = 28$) (Fig. 3.6).

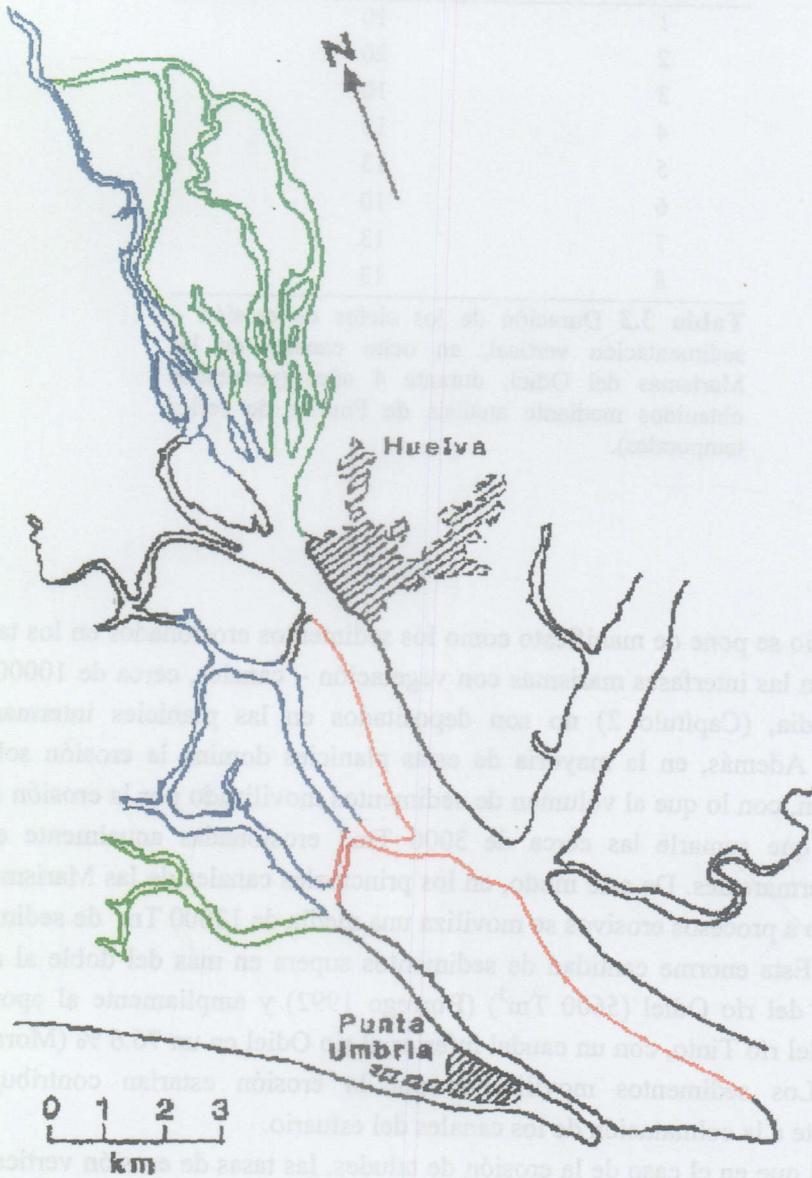


Fig. 3.4 Distribución espacial de la intensidad de la erosión vertical en las planicies intermareales (I) de ocho canales de las Marismas del Odiel. Verde, $I < 1$ cm año⁻¹; Azul, $1 < I < 2$ cm año⁻¹; Naranja, $2 < I < 3$ cm año⁻¹; Rojo, $I > 4$ cm año⁻¹.



Canal	Duración de los ciclos (meses)
1	10
2	20
3	10
4	13
5	13
6	10
7	13
8	13

Tabla 3.3 Duración de los ciclos de erosión – sedimentación vertical, en ocho canales de las Marismas del Odiel, durante 4 años (resultados obtenidos mediante análisis de Fourier de series temporales).

Discusión

En este estudio se pone de manifiesto como los sedimentos erosionados en los taludes localizados en las interfases marismas con vegetación – canales, cerca de $10000 \text{ Tm}^3 \text{ año}^{-1}$ de media, (Capítulo 2) no son depositados en las planicies intermareales subyacentes. Además, en la mayoría de estas planicies domina la erosión sobre la sedimentación, con lo que al volumen de sedimentos movilizado por la erosión de los taludes hay que sumarle las cerca de 3000 Tm^3 erosionadas anualmente en las planicies intermareales. De este modo, en los principales canales de las Marismas del Odiel, debido a procesos erosivos se moviliza una media de 13000 Tm^3 de sedimentos anualmente. Esta enorme cantidad de sedimentos supera en más del doble al aporte anual medio del río Odiel (5600 Tm^3) (Borrego 1992) y ampliamente al aporte de sedimentos del río Tinto, con un caudal inferior al río Odiel en un 76.6 % (Morales *et al.* 1997). Los sedimentos movilizados por la erosión estarían contribuyendo decididamente a la colmatación de los canales del estuario.

Al igual que en el caso de la erosión de taludes, las tasas de erosión vertical más importantes (inferiores a -2 cm año^{-1}) se registraron en las planicies intermareales de los canales que soportaron un mayor tráfico de embarcaciones (Canal 6 o Canal del Burrito y Canal 8 o Canal del Padre Santo). Estas tasas de erosión vertical ($-4.7 \pm 0.5 \text{ cm año}^{-1}$ en el canal 6, y $-2.4 \pm 0.4 \text{ cm año}^{-1}$ en el canal 8) están en el rango de las registradas en algunas marismas asiáticas (Chung 1982).

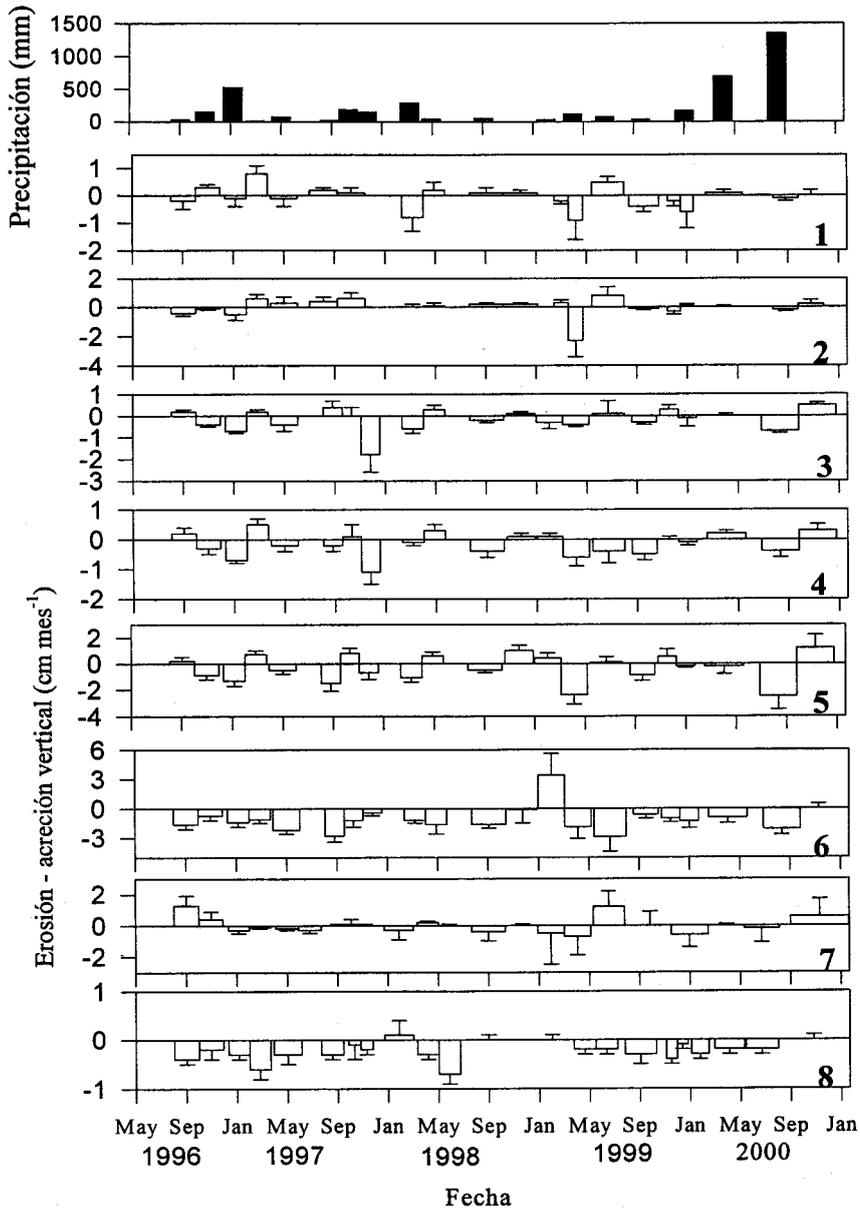


Fig. 3.5 Erosión - sedimentación vertical en las planicies mareales (cm mes⁻¹) en los diferentes canales (1-8) del Las Marismas del Odiel a lo largo del periodo de estudio (Media \pm E.S.M.) y precipitación (mm) (■) entre muestreos consecutivos a lo largo del periodo de estudio (mm).

El tráfico naval aparece como una causa directa de los procesos de erosión generalizada que sufren estos dos canales. Además, el canal 6 posee una anchura menor lo que provocaría que las olas producidas por las embarcaciones rompieran en sus orillas con más fuerza. Si a esto le añadimos que además posee unas condiciones hidrodinámicas especiales, con fuertes corrientes de refluo mareal, provocadas por la construcción del Dique Juan Carlos I en la desembocadura del estuario (Ojeda *et al.* 1995), podemos comprender por qué en este canal se registraron las mayores tasas de erosión, tanto vertical como horizontal. Pezeshki y DeLaune (1996) también identificaron al tráfico naval como causante de la erosión de marismas mareales. Por otro lado, Reyes *et al.* (1996) apuntaron como la erosión es mayor en las playas gaditanas sometidas a mayor presión antrópica y Turner (1997) señaló a las modificaciones antrópicas del curso de los canales como las principales responsables de las pérdidas de marismas en el Golfo de Méjico.

Es de reseñar, que la mayor parte de las embarcaciones que navegaron a través del Canal 6 fueron pesqueros de la flota del Puerto de Punta Umbría. Estos barcos se vieron obligados a atravesar las Marismas del Odiel ya que el cerramiento de la boca de la ría de Punta Umbría con depósitos arenosos impidió su salida a mar abierto desde la citada ría, por lo que debieron dirigirse al Canal del Padre Santo (Canal 8) para salir a faenar. En los canales no afectados directamente por el tráfico naval las tasas medias de erosión – sedimentación vertical oscilaron entre -0.3 y -1.6 cm año⁻¹. Las tasas de sedimentación registradas en estos canales son similares a las medidas por otros autores en marismas mareales usando diferentes métodos de medidas, como isótopos radiactivos (Callaway *et al.* 1996; Callaway *et al.* 1997; Cundy 1996; Guebuem 1997), análisis polínico (Kearney *et al.* 1994) u horizontes de marcaje (Cahoon 1992; Cahoon *et al.* 1995).

Además de las consecuencias de la erosión horizontal de taludes comentadas en el capítulo anterior, la erosión vertical de las planicies intermareales provocaría: (1) el aumento en altura de los taludes de erosión a lo largo del tiempo. Este proceso vendría potenciado por la mayor erosión que sufrieron las zonas de las planicies intermareales situadas junto a la base del talud. Esta mayor erosión se produciría debido a la batida de las olas en el talud, las cuales generarían turbulencias en esa zona, aumentando la capacidad erosiva; (2) la eliminación de propágulos (semillas o rizomas) y plántulas (observación directa de campo) de las especies vegetales capaces de vivir en localidades de marisma baja (Ej.: *Spartina maritima* o *Zostera noltii*). Esto dificultaría la colonización de estas áreas de fangos desnudos por parte de la vegetación; (3) el descenso del nivel topográfico de las planicies intermareales por debajo de los límites de distribución de dichas especies (Capítulo 5), imposibilitando su colonización y

eliminando parte de su hábitat (Capítulo 4). En este sentido Turner (1997) apunta al papel tan importante que la sedimentación posee en el mantenimiento de las marismas mareales.

Las Marismas del Odiel se encuentran en un área de clima Mediterráneo con influencia oceánica, con una marcada estacionalidad (Castellanos *et al.* 1994). Esta estacionalidad se reflejó, al igual que en la erosión horizontal de taludes, en la existencia de marcados patrones estacionales de erosión - sedimentación en las planicies intermareales de los ocho canales analizados. En este caso, todos los canales mostraron una periodicidad de los ciclos cercana al año. Durante los meses más lluviosos de Otoño, Invierno y Primavera dominó la erosión en todos los canales. Durante el verano, cuando las lluvias son muy escasas o inexistentes, el río Odiel posee una capacidad erosiva baja debido a su escaso caudal (Borrego 1992) y no se producen temporales costeros, ni fuertes vientos, dominó la sedimentación en numerosos canales o, aunque se produjo erosión vertical, esta fue menor que durante las épocas más lluviosas. Así, en periodos secos la sedimentación sería mayor, mientras que en periodos húmedos aumentaría la erosión. Estos resultados están de acuerdo con las teorías geomorfológicas de los procesos fluviales a gran escala, de manera que en los periodos cuaternarios fríos y húmedos dominaría la erosión a lo largo de los cauces fluviales, mientras que en los periodos cálidos y secos dominaría la sedimentación (Hernández 1928). En la actualidad, en un escenario de cambio climático, con un aumento en la irregularidad y torrencialidad de las precipitaciones, la erosión en sistemas estuarinos bajo clima Mediterráneo podría verse incrementada de manera significativa, y con ello la pérdida de hábitats y la extinción local de especies.

Las medidas de conservación y restauración establecidas en el capítulo anterior, como son la construcción de rompeolas de madera alquitranada y la siembra de especies vegetales en las zonas afectadas por la erosión, serían también eficaces en pro de disminuir la erosión vertical de las planicies intermareales. Como se ha puesto de manifiesto en este estudio, existió una elevada heterogeneidad ambiental (Kearney *et al.* 1994; Hutchinson *et al.* 1995) que se reflejó en la dinámica sedimentológica de los diferentes canales e incluso en diferencias entre los testigos de un mismo canal. Estas diferencias vendrían determinadas por variables ambientales como el micro-relieve. Debido a esta alta heterogeneidad espacial, a la hora de desarrollar estas medidas de conservación se hace necesario un estudio exhaustivo del área de actuación, con el fin de optimizar su rendimiento.

La erosión como causa principal de la pérdida del hábitat de *Spartina maritima* en las Marismas del Odiel

Resumen

1. La pérdida y degradación del hábitat han sido descritas como unas de las causas principales de la regresión y la extinción local de numerosas especies. En las Marismas del Odiel (Huelva, S.O. España), *Spartina maritima*, una especie de gramínea halófila de marisma baja, ejerce un papel muy importante como precursora en la sucesión. El objetivo de este capítulo es analizar como la formación de taludes erosivos afecta al hábitat de *S. maritima* en las Marismas del Odiel.

2. El hábitat más abundante de *S. maritima* son las planicies intermareales situadas entre +2.19 m y +2.68 m sobre el Cero Hidrográfico Español, caracterizadas por potenciales rédox negativos en sus elevaciones más bajas (cerca de -200 mV), conductividades eléctricas próximas a 3.0 mS cm⁻¹ durante verano, y un periodo de inundación medio cercano a 16 h día⁻¹.

3. La formación de taludes erosivos en las planicies intermareales localizadas en la interfase entre marismas con vegetación y canales ha reducido el hábitat de *S. maritima* cerca de un 50 % en las Marismas del Odiel.

4. Se registraron procesos de competencia interespecífica, principalmente con la quenopodiácea *Sarcocornia perennis*, en los límites superiores de la mayoría de las poblaciones de *S. maritima* (73 % de las poblaciones), donde el sedimento alcanzó altos niveles de oxigenación. Estos procesos de competencia interespecífica no tienen porque ser, necesariamente, un signo de regresión de las poblaciones de *S. maritima*.

5. Es de destacar que a pesar de la fuerte regresión que *S. maritima* está sufriendo en las Marismas del Odiel, aún está presente en grandes extensiones de marismas, así como en numerosos enclaves puntuales. De esta forma, en el sur del estuario se localizaron alrededor de 10 poblaciones, creciendo sobre planicies intermareales de nueva formación, con síntomas de clara expansión.

6. Las medidas de conservación de *S. maritima* deben centrarse en dos puntos principales: (1) La conservación de todas las poblaciones por pequeñas que sean, ya

que es posible que esta especie posea una variabilidad genética baja; (2) trasplantes desde estas “poblaciones madres” a zonas cercanas, para disminuir los efectos de la fragmentación del hábitat, aumentando la superficie e las poblaciones; (3) regeneración de su hábitat mediante medidas de prevención de la erosión y aceleración de la sedimentación.

Introducción

La pérdida y degradación del hábitat han sido descritas como unas de las causas principales de extinción local y regresión de numerosas especies (Pearson 1994; Thompson & Hodgson 1996; Fahrig 1997; Lehtinen, Galatowitsch & Tester 1999; Carlson 2000). Estos procesos han afectado también a las marismas mareales provocando la regresión de fanerógamas marinas, como *Zostera noltii* (Ferguson, Wood & Graham 1993; Short & Burdick 1996; Short & WyllieEcheverria 1996).

Por otro lado, como se ha comentado en los dos capítulos anteriores, en las últimas tres décadas se han descrito abundantes pérdidas de marismas mareales a lo largo de todo el mundo, y, en esta memoria de Tesis Doctoral, en las Marismas del Odiel (Capítulos 2 y 3). Esta erosión se produce mediante formación y erosión de taludes verticales en la interfase entre marismas con vegetación y canales mareales. Estos taludes erosivos separan abruptamente a zonas de marisma media y alta de planicies intermareales sin vegetación situadas en los canales, lo cual provoca pérdidas de zonas de marisma baja (ver introducción en el Capítulo 1).

Estas zonas de marisma baja son el hábitat principal de *Spartina maritima* (Curtis) Fernald (Géhu 1984a, b; Sánchez *et al.* 1996; Sánchez *et al.* 1997; Sánchez *et al.* 1998), una gramínea halófito con crecimiento clonal, nativa de Europa, que ejerce un papel muy importante como colonizadora primaria de planicies intermareales, ya que es capaz de atrapar y estabilizar sedimentos eficientemente, facilitando el desarrollo de los procesos sucesionales (Castellanos *et al.* 1994). Debido a estas propiedades, *S. maritima* podría ser una especie a utilizar en el control de la erosión antes comentada, lo cual será analizado mas adelante en esta memoria (Capítulos 6 y 7).

La situación actual de conservación de *S. maritima* es preocupante, ya que se ha registrado una regresión generalizada en toda Europa (Ranwell *et al.* 1964; Adam 1990). Esta regresión ha estado marcada en algunas zonas por la exclusión competitiva de esta especie por otros taxones de *Spartina* (Chapman 1977; Gray & Benham 1990; Raybould 1991) y por erosión directa de sus poblaciones en las marismas inglesas,

donde alcanza su límite norte de distribución latitudinal (Cooper 1993; observaciones propias). La escasez y el mal estado de conservación de esta especie han llevado a que *S. maritima* haya sido incluida en algunos programas de conservación de flora protegida, catalogándola como especie vulnerable (Bueno 1997; Cooper 1993).

El objetivo de este capítulo es analizar como la formación de taludes mediante erosión que se está produciendo en la Marismas del Odiel (Capítulo 2) afecta al hábitat de *S. maritima*, cuantificando las posibles pérdidas de hábitat, y discutiendo medidas para la conservación de esta especie, la cual puede ser una herramienta fundamental en el manejo de las marismas mareales andaluzas. Los objetivos específicos desarrollados en este capítulo son: (1) caracterizar el hábitat de *S. maritima*, analizando su distribución y algunos parámetros físicos de su matriz ambiental (periodo de inundación, potencial rédox y conductividad del sedimento) en las poblaciones de *S. maritima* de la Marismas del Odiel, así como (2) la extensión y características de los taludes erosivos y cómo estos afectan al hábitat de *S. maritima*.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en las Marismas del Odiel, situadas en el estuario conjunto de los ríos Tinto y Odiel (para descripción más detallada ver Capítulo 2).

DIAGNÓSTICO DE LAS POBLACIONES DE *Spartina maritima*

Mediante identificación en fotos aéreas verticales, de 1994 en blanco y negro (1:20000) e infrarrojo (1:15000), y recorridos de campo se localizaron las poblaciones de *S. maritima* en las Marismas del Odiel (para descripción de la zona ver el Capítulo 2), durante Julio, Agosto y Septiembre de 1999.

Las siguientes variables ambientales físico – químicas y bióticas fueron medidas en las poblaciones de *S. maritima*: (1) altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) de las zonas más bajas (límite inferior) y más altas (límite superior) de cada población, (2) la localización fisiográfica (P = planicie intermareal; L = laguna litoral; Po = poza de marisma alta), (3) el potencial rédox del sedimento (0-10 cm) en el límite superior e inferior de 34 poblaciones, (4) la conductividad eléctrica (una estima de la salinidad) del agua intersticial del sedimento (0-10 cm) en los límites inferior y

superior en 25 poblaciones, y (5) las especies vegetales presentes junto con *S. maritima*.

Además, la extensión ocupada por las poblaciones se midió directamente en el campo. También se registraron la existencia de procesos de regresión aparente de las poblaciones de *S. maritima*, denominándose: “erosión”, cuando había evidencias claras de erosión sobre las poblaciones, como rizomas desenterrados, formación de taludes de erosión o bloques de sustrato desprendidos con *S. maritima* creciendo sobre ellos; “competencia interespecífica”, cuando se registraron evidencias claras de procesos de competencia de *S. maritima* con otras especies, como tallos de estas especies creciendo sobre *S. maritima* o una sustitución gradual de *S. maritima* por otras especies.

La altura sobre el C.H.E. fue determinada utilizando un teodolito (Leica NA 820) y tomando como referencia el nivel de bajamar. El potencial rédox del sedimento ($n = 10$) se registró en el campo mediante un sistema portátil de medidor y electrodo (Crison pH/mV p-506). La conductividad eléctrica del agua intersticial del sedimento ($n = 5$) se midió en el laboratorio sobre muestras recogidas en el campo con un sistema conductivímetro - electrodo (Crison 522), en una mezcla homogénea 1:1 de sedimento y agua destilada. Las medidas se registraron en agitación continua. El periodo diario medio de inundación se calculó mediante tablas de régimen de marea en función de la altura sobre el C.H.E. Para la determinación de las especies vegetales se siguió a Valdés *et al.* (1987).

TALUDES EROSIVOS

La altura sobre el C.H.E. y el potencial rédox del sedimento (0-10 cm) se midieron en la base y el borde superior de los taludes erosivos verticales en ocho de los principales canales del estuario de los ríos Tinto y Odiel, con seis puntos de muestreo en cada canal (tres en cada orilla) (Fig. 4.1). Además, las especies vegetales presentes en cada elevación fueron registradas. La pérdida de hábitat realizado de *S. maritima* se calculó como la proporción del rango de distribución vertical de *S. maritima* (medido en sus poblaciones naturales) ocupada por taludes erosivos en cada canal.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Para comparar las intensidades de pérdida de hábitat de *S. maritima* entre canales se utilizó el test de Kruskal-Wallis (análisis de varianza no paramétrico). Los datos fueron testados para homogeneidad de varianza con el test de Levene ($P < 0.05$).

Resultados

DIAGNÓSTICO DE LAS POBLACIONES DE *S. maritima*

Se localizaron 41 poblaciones de *S. maritima* en las Marismas del Odiel, las cuales ocuparon extensiones muy variables, desde 1 a 500.000 m². Dieciséis de estas poblaciones tenían un área menor a 100 m² (Tabla 4.1).

Las poblaciones de *S. maritima* aparecieron principalmente en planicies intermareales (36 poblaciones; un 88 %), agrupando cerca del 98 % del área total ocupada por esta especie. Además, *S. maritima* apareció marginalmente en pozas de marisma alta (2 poblaciones) y lagunas litorales (3 poblaciones) (Tabla 4.1).

El rango medio de distribución vertical de *S. maritima* fue de 0.48 ± 0.06 m, comprendido entre un límite inferior medio de +2.19 m C.H.E. y un límite superior medio de +2.68 m C.H.E.. El periodo de inundación media diaria osciló entre 15h 18' y 17h 35' en el límite inferior, y entre 14h 13' y 16h 58' en el límite superior (Tabla 4.2).

El potencial rédox del sedimento fue mayor en el límite superior que en el inferior en la mayoría de las poblaciones. En las elevaciones más bajas, osciló entre -343 ± 6 mV y -24 ± 40 mV, y en las más altas entre -240 ± 28 mV y $+147 \pm 12$ mV (Tabla 4.3).

La conductividad no varió significativamente con la elevación en la mayoría de las poblaciones, oscilando entre 0.96 ± 0.04 mS cm⁻¹, registrado en la población situada más al norte del estuario con mayor influencia fluvial (población nº 41), y 6.24 ± 0.34 mS cm⁻¹ (Tabla 4.3).

En 39 poblaciones (99 %) se registró algún indicio de regresión. La competencia interespecífica fue identificada como el proceso de regresión aparente más abundante, apareciendo en 30 poblaciones (73 %), acompañada de erosión en 15 localidades. Se registraron síntomas de erosión en 24 poblaciones (58 %).

Sarcocornia perennis fue la especie más común en las poblaciones de *S. maritima*, apareciendo siempre en el límite superior del 71 % de las localidades. Además, se identificó a *Spartina densiflora* (19 % de las poblaciones), *Halimione portulacoides* (15 %) y *Sarcocornia fruticosa* (1 %) creciendo en los límites superiores de las poblaciones. Todas estas especies aparecieron entre +1.70 m y +3.72 m C.H.E., donde el potencial rédox del sustrato solía alcanzar valores positivos. La fanerógama marina *Zostera noltii* creció junto a *S. maritima* en el límite inferior de menos de un 1 % de sus poblaciones, sobre sedimentos muy reducidos (Tablas 4.1 y 4.3).

Populación	Área (m ²)	Localización	Causas de regresión	Especies
1	180	P	Competencia	Sp
2	200	P	Competencia	Sp, Sd, Zn
3	10000	P	Competencia	Sp
4	1500	P	Competencia	Sp, Sd
5	268	P	Competencia	Sp
6	168	L	Competencia	Sp
7	2686	P	Competencia	Sp
8	500	P	-	-
9	500000	P	Competencia	Sp, Hp
10	60000	P	Erosión y Competencia	Sp, Hp
11	547	P	Competencia	Sp
12	15	P	Erosión	Zn
13	83	P	Erosión	Zn
14	800	P	Erosión y Competencia	Sp
15	800	P	Erosión	-
16	400	P	Erosión	-
17	232	P	Erosión	-
18	25	P	Erosión y Competencia	Sp, Sd
19	20	P	Erosión y Competencia	Sp
20	1875	P	Erosión y Competencia	Sp
21	25000	P	Erosión y Competencia	Sp
22	2000	L	Competencia	Sp, Sf, Hp
23	2000	L	Competencia	Sp
24	30	Po	Erosión	-
25	90	P	Competencia	Sp
26	5	Po	Erosión	-
27	549	P	Competencia	Sp
28	30	P	Erosión y Competencia	Sp
29	13	P	Erosión y Competencia	Sp
30	1	P	Erosión	-
31	0.5	P	-	-
32	200	P	Erosión y Competencia	Sp, Hp, Sd
33	181	P	Competencia	Sp
34	56	P	Erosión y Competencia	Sp, Hp, Sd
35	18	P	Erosión y Competencia	Sp, Sd
36	4	P	Erosión y Competencia	Sp
37	310	P	Erosión y Competencia	Sp, Hp, Sd
38	75	P	Competencia	Sp
39	500	P	Erosión y Competencia	Sp
40	10	P	Erosión	-
41	600	P	Erosión y Competencia	Sd

Tabla 4.1 Área (m²), localización fisiográfica (P = planicie intermareal; L = laguna litoral; Po = poza de marisma alta), posibles causas de regresión y especies vegetales presentes (Sf = *Sarcocornia fruticosa*; Sp = *Sarcocornia perennis*; Hp = *Halimione portulacoides*; Sd = *Spartina densiflora*; Zn = *Zostera noltii*) en poblaciones de *Spartina marítima* en el Odiel.

Poblaciones	Periodo medio de inundación diaria (horas día ⁻¹)		Altura sobre el C.H.E. (m)	
	L. inferior	L. superior	L. inferior	L. superior
1	17h 35'	16h 47'	+0.96	+1.69
2	-	-	-	-
3	16h 08'	15h 54'	+2.54	+2.61
4	16h 21'	15h 53'	+2.05	+2.50
5	18h 9'	16h 47'	+1.32	+1.72
6	17h 32'	17h 32'	+1.50	+1.70
7	15h 26'	14h 58'	+2.85	+3.30
8	16h 30'	16h 20'	+2.43	+2.48
9	15h 51'	15h 51'	+2.67	+2.67
10	15h 45'	15h 18'	+2.62	+3.04
11	15h 30'	15h 05'	+2.83	+3.23
12 *	-	-	-	-
13	16h 45'	15h 56'	+2.11	+2.46
14	-	-	-	-
15	-	-	-	-
16	-	-	-	-
17	-	-	-	-
18	-	-	-	-
19	16h 06'	15h 16'	+2.31	+2.77
20	16h 14'	15h 26'	+2.19	+2.89
21	16h 31'	15h 15'	+1.93	+3.08
22	-	-	-	-
23	-	-	-	-
24 *	-	-	-	-
25	-	-	-	-
26 *	-	-	-	-
27	16h 10'	15h 38'	+2.25	+2.73
28 *	15h 42'		+2.59	
29	15h 40'	15h 43'	+2.65	+2.19
30	15h 28'	15h 59'	+2.84	+2.16
31 *	16h 10'		+2.25	
32 *	15h 59'		+2.16	
33	16h 43'	15h 40'	+2.21	+2.70
34	15h 20'	14h 34'	+3.01	+3.54
35	15h 50'	15h 18'	+2.63	+3.04
36	15h 18'	14h 13'	+3.04	+3.72
37	15h 45'	17h 36'	+1.58	+2.39
38	16h 26'	17h 31'	+2.00	+1.61
39	16h 33'	15h 38'	+2.14	+2.73
40 *	-	-	-	-
41	16h 47'	14h 53'	+1.72	+2.94

Tabla 4.2 Periodo medio de inundación diaria (h día⁻¹) y altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) (m) en los límites inferior y superior de poblaciones de *S. maritima* en las Marismas del Odiel. Los valores son medias \pm E.S.M. * Poblaciones en las que no existían diferencias topográficas apreciables y no se diferenciaron límites superior e inferior.

Poblaciones	Potencial rédox (mV)		Conductividad eléctrica (mS cm ⁻¹)	
	L. superior	L. inferior	L. superior	L. inferior
1	+85 ± 10	-217 ± 14	3.49 ± 0.10	3.77 ± 0.16
2	-	-	-	-
3	+123 ± 12	-343 ± 6	-	-
4	+88 ± 8	-213 ± 17	3.36 ± 0.12	3.67 ± 0.12
5	+147 ± 12	-85 ± 24	-	-
6	-92 ± 43	-316 ± 16	-	-
7	-83 ± 20	-326 ± 11	-	-
8	-154 ± 10	-137 ± 8	3.82 ± 0.12	3.59 ± 0.15
9	+35 ± 15	-211 ± 21	1.97 ± 0.05	-
10	-20 ± 29	-146 ± 7	1.66 ± 0.07	1.63 ± 0.02
11	-80 ± 23	-262 ± 17	-	-
12 *	-	-	2.01 ± 0.05	
13	-151 ± 22	-226 ± 12	1.84 ± 0.02	1.82 ± 0.03
14	-	-	-	-
15	-	-	-	-
16	-	-	-	-
17	-	-	-	-
18	-	-	-	-
19	-240 ± 28	-149 ± 23	1.75 ± 0.06	1.72 ± 0.05
20	-180 ± 42	-236 ± 19	1.93 ± 0.06	2.00 ± 0.06
21	+31 ± 15	-203 ± 23	1.90 ± 0.04	2.01 ± 0.04
22	+166 ± 3	-315 ± 10	1.92 ± 0.03	2.02 ± 0.08
23	+6 ± 2	-247 ± 21	1.79 ± 0.04	1.83 ± 0.06
24 *	-	-245 ± 23	5.84 ± 0.19	
25	+20 ± 19	-249 ± 19	4.65 ± 0.23	-
26 *	-	-267 ± 9	5.11 ± 0.22	
27	+81 ± 18	-123 ± 25	3.63 ± 0.20	4.10 ± 0.11
28 *	-	+12 ± 23	1.58 ± 0.14	
29	+44 ± 49	-24 ± 40	-	-
30	-57 ± 24	-93 ± 10	-	-
31 *	-	-166 ± 37	-	
32 *	-	+102 ± 8	2.33 ± 0.04	
33	-71 ± 24	-62 ± 27	6.24 ± 0.34	4.95 ± 0.10
34	+21 ± 10	-190 ± 9	4.27 ± 0.14	3.99 ± 0.07
35	+38 ± 24	-174 ± 18	3.56 ± 0.19	3.58 ± 0.09
36	-74 ± 43	-35 ± 53	4.58 ± 0.50	4.62 ± 0.20
37	+63 ± 10	-219 ± 14	-	-
38	-120 ± 36	-144 ± 18	-	-
39	-178 ± 29	-160 ± 28	4.62 ± 0.41	3.33 ± 0.13
40 *	-	-32 ± 41	1.25 ± 0.02	
41	-112 ± 33	-219 ± 33	0.96 ± 0.04	1.10 ± 0.03

Tabla 4.3 Potencial rédox (mV) ($n = 10$) y conductividad eléctrica (mS cm^{-1}) ($n = 5$), entre 1 y 10 cm de profundidad en el sedimento, en los límites superior e inferior de las poblaciones de *S. maritima* en las Marismas del Odiel. Los valores son medias \pm E.S.M. * Poblaciones en las que no existían diferencias topográficas apreciables y no diferenciaron los límites superior e inferior.

PÉRDIDA DE HÁBITAT DE *S. maritima*

En los ocho canales analizados se registró la presencia de taludes erosivos, los cuales se extendían verticalmente sobre una media de 0.9 ± 0.1 m. El desarrollo de dichos taludes supuso una pérdida de hábitat de *S. maritima* cercana al 50 %, reduciendo el rango vertical medio de distribución de esta especie a tan solo 0.24 m. La intensidad de pérdida del hábitat varió marcadamente entre los diferentes canales ($X^2 = 18.7$, d.f. = 7, $P < 0.01$), alcanzando su máximo en el canal 6 (Canal de la Mojarrera) con una pérdida cercana al 98 %, mientras que la mínima pérdida de hábitat se registró en el canal 8 (Ría de Punta Umbría) con alrededor del 3 % de pérdida. La gran mayoría del hábitat remanente (no perdido) estaba situado en las planicies intermareales situadas en la base de los taludes erosivos (Tabla 4.4).

Canal	Talud erosivo (m C.H.E.)		Pérdida de hábitat por talud erosivo (%)	Hábitat remanente bajo talud (%)
	Base	B. superior		
1	+2.5 \pm 0.3	+3.4 \pm 0.1	50 \pm 22	100 \pm 0
2	+2.6 \pm 0.1	+3.4 \pm 0.1	30 \pm 17	100 \pm 0
3	+2.2 \pm 0.2	+3.4 \pm 0.1	67 \pm 17	100 \pm 0
4	+2.2 \pm 0.2	+2.8 \pm 0.2	60 \pm 17	33 \pm 21
5	+2.3 \pm 0.1	+3.0 \pm 0.1	73 \pm 11	100 \pm 0
6	+1.7 \pm 0.2	+3.5 \pm 0.1	98 \pm 2	100 \pm 0
7	+2.5 \pm 0.1	+3.2 \pm 0.1	30 \pm 13	100 \pm 0
8	+3.1 \pm 0.2	+3.5 \pm 0.3	3 \pm 3	100 \pm 0
Media (n= 48)	+2.4 \pm 0.1	+3.3 \pm 0.1	51 \pm 6	91 \pm 5

Tabla 4.4 Altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en la base y el borde superior de los taludes erosivos, pérdida de hábitat realizado de *S. maritima* por la formación de taludes erosivos (%) y hábitat remanente bajo el talud erosivo en ocho canales de las Marismas del Odiel. Los valores son medias \pm E.S.M. ($n = 6$).

El potencial rédox fue mayor en el borde superior de las poblaciones, donde alcanzó siempre valores positivos, que en la base de los taludes. Se identificaron 11 especies creciendo en el borde superior de los taludes, mientras que en la base solo lo hicieron cinco, de las cuales *S. maritima* fue la más abundante. *Sarcocornia perennis*,

Halimione portulacoides y *Spartina densiflora* estuvieron presentes en el borde superior de los taludes en todos los canales (Tabla 4.5).

Canal	Potencial rédox (mV)		Especies vegetales	
	Base	B. superior	Base de talud	Borde superior de talud
1	-40 ± 32	+165 ± 8	Sp, Hp, Sd, Sm	Am, Sp, Hp, Sd, Sm, Sr, Sum
2	+10 ± 22	+146 ± 17	-	Sf, Am, Sp, Hp, Sd, Sr
3	-110 ± 11	+170 ± 3	Sm	Sf, Am, Sp, Hp, L, Sd, Sr, Sum, Sv
4	-57 ± 25	+135 ± 15	-	Sf, Am, Sp, Hp, L, Sd, Sum
5	-153 ± 17	+167 ± 7	Sm, Zn	Sf, Am, Sp, Hp, L, Sd, Sr, Sum
6	-100 ± 11	+163 ± 6	-	Sf, Am, Sp, Hp, Sd, Sum, Sv
7	-192 ± 11	+153 ± 8	Zn	Sf, Sp, Hp, L, Lm, Sd
8	-159 ± 13	+97 ± 13	Sm	Sf, Sp, Hp, Sd, Sm
Media (n=240)	-100 ± 8	+149 ± 4		

Tabla 4.5 Potencial rédox (mV) y especies vegetales presentes en la base y el borde superior de taludes erosivos situados en la interfase marismas – canales en ocho de los principales canales de las Marismas del Odiel. Los valores son medias ± E.S.M. (n = 30). (Sf = *Sarcocornia fruticosa*; Am = *Arthrocnemum macrostachium*; Ap = *Sarcocornia perennis*; Hp = *Halimione portulacoides*; L = *Limonium angustifolium*; Lm = *Limoniastrum monopetalum*; Sd = *Spartina densiflora*; Sm = *Spartina maritima*; Sr = *Salicornia ramosissima*; Sum = *Suaeda maritima*; Sv = *Suaeda vera*; Zn = *Zostera noltii*).

Discusión

Una de las causas principales de la regresión y extinción local de especies es la degradación y la pérdida de sus hábitats (Ferguson, Wood & Graham 1993; Pearson 1994; Short & Burdick 1996; Thompson & Hodgson 1996; Fahrig 1997; Lehtinen, Galatowitsch & Tester 1999; Carlson 2000). Este estudio pone de manifiesto cómo la formación de taludes erosivos en las planicies intermareales localizadas en las interfases entre marismas y canales, en las Marismas del Odiel, ha reducido el hábitat de *S. maritima* cerca de un 50 %.

El hábitat más abundante de *S. maritima* en las Marismas del Odiel fueron planicies intermareales situadas entre +2.19 m y +2.68 m sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), caracterizadas por potenciales rédox negativos en sus elevaciones más bajas, conductividades eléctricas próximas a 3.0 mS cm⁻¹ durante verano, y un periodo de inundación medio próximo a 16 h día⁻¹.

El límite inferior de distribución de *S. maritima* puesto de manifiesto en este estudio (+2.19 m SHZ) está en el rango de los descritos por otros autores para esta misma especie: cerca de +2.35 m C.H.E. en marismas del norte de la Península Ibérica

(Sánchez *et al.* 1996) y próximo a +2.00 m C.H.E. en las Marismas del Odiel (Castellanos *et al.* 1994; Castellanos *et al.* 1998). Sin embargo, en algunas poblaciones se registró un límite inferior cercano a +1.50 m C.H.E.. A este respecto, miembros de nuestro grupo de investigación en trabajos anteriores (Castellanos *et al.* 1998) encontraron como algunos clones situados en enclaves no sucesionales llegaban a alcanzar una altura de +1.67 m C.H.E.. Las poblaciones de *S. maritima* situadas a estas elevaciones tan bajas disfrutaban de una emersión media de solo 7 h día⁻¹, creciendo sobre sedimentos anóxicos (cerca de -100 mV) en la mayoría de las poblaciones, en comunidades monoespecíficas de *S. maritima* o acompañada por la fanerógama marina *Zostera noltii*. En estos niveles bajos de la marisma *S. maritima* no podría ser excluida por competencia por ninguna especie ya que es ella la única, junto a *Zostera noltii* que posee un porte pequeño, capaz de crecer en sedimentos muy reducidos y largos periodos de inundación (Castellanos *et al.* 1994, Capítulo 6 de esta Tesis Doctoral).

Se registraron procesos de competencia interespecífica, principalmente con la quenopodiácea *Sarcocornia perennis*, en los límites superiores de la mayoría de las poblaciones de *S. maritima* (73 %), donde el sedimento solía alcanzar altos niveles de oxigenación. Estos procesos de competencia interespecífica no tienen porque ser, necesariamente, un signo de regresión de las poblaciones de *S. maritima*. En marismas de *S. maritima* con una sedimentación activa, han sido descritos como procesos naturales de sucesión, mediante la sustitución de unas especies por otras (Castellanos *et al.* 1994), al igual que ocurre en marismas de otras especies de *Spartina* (Bertness 1991, Thompson *et al.* 1991). En estos enclaves la competencia interespecífica resultado de la elevación de la marisma por sedimentación provocaría la desaparición de *S. maritima* y su sustitución por otras especies de marisma media. Sin embargo, en marismas no sucesionales con una dinámica sedimentológica poco activa, las poblaciones de *S. maritima* ocupan los lugares más bajos durante décadas, aunque sus límites superiores estén delimitados por la competencia con otras especies (Castellanos *et al.* 1998).

La erosión de planicies intermareales de suave pendiente (hábitat principal de *S. maritima*) provoca su sustitución por taludes verticales en los cuales esta especie no puede crecer. En las Marismas del Odiel este fenómeno ha provocado una reducción del hábitat realizado de *S. maritima* en aproximadamente la mitad (51 ± 6 %) en los ocho canales analizados. *S. maritima* posee un crecimiento clonal mediante un sistema de rizomas largos y horizontales (Figuroa y Castellanos 1988), los cuales no le permiten crecer sobre áreas muy inclinadas. Sobre los taludes erosivos, como hemos

señalado en el Capítulo 2, son abundantes las especies vegetales con tallos decumbentes o rastreros.

La intensidad en la pérdida del hábitat fue mayor en el canal 6 (Canal de la Mojarrera), donde se perdió prácticamente todas las zonas susceptibles de ser colonizadas por *S. maritima*, coincidiendo con las mayores tasas de erosión de todo el estuario (Capítulos 2 y 3). Sin embargo en otros canales con altas tasas de erosión, como el Canal del Padre Santo, la pérdida de hábitat no fue tan importante, debido a una menor altura del talud erosivo, a pesar de sufrir este un rápido retroceso (Capítulo 1).

La mayor parte del hábitat remanente tras la formación de los taludes erosivos estaba situado en las planicies intermareales, en la base de dichos taludes. Así, el borde alto de los taludes estaba ocupado por especies de marisma media y alta con mayor capacidad competitiva que *S. maritima*, creciendo sobre suelos no anóxicos. Sin embargo, en la base de los taludes aún se conservaban, en la mayoría de los canales, las condiciones ambientales necesarias para el establecimiento y el crecimiento de *S. maritima*, sin que esta sufriera problemas de exclusión competitiva.

Es de destacar que a pesar de la fuerte regresión que *S. maritima* está sufriendo en las Marismas del Odiel, aún esta presente en grandes extensiones de marismas y en numerosos enclaves puntuales, lo cual hace de estas marismas uno de los lugares más importantes para la conservación de esta especie a nivel europeo. Así, en el sur del estuario se localizaron alrededor de 10 poblaciones, creciendo sobre planicies intermareales de nueva formación, en las que se observaron síntomas de clara expansión, con clones colonizando activamente el sustrato circundante. A pesar de esto, muchas de las poblaciones mostraron una extensión pequeña, con muestras de haber sufrido una fuerte reducción de la extensión debido a procesos erosivos. Las causas de esta regresión son comunes con las que provocan la erosión y la formación de taludes, ya discutidas en los Capítulos 2 y 3. Entre ellas se encuentran causas naturales y antrópicas, como el aumento generalizado y acelerado del nivel del mar, el cual ha sido identificado como una de las causas de pérdida de hábitat en ecosistemas costeros (Daniels, White & Chapman 1993; Hallam & Wignall 1999).

Las consecuencias de la pérdida del hábitat del *S. maritima* a nivel de comunidades y ecosistema son complejas y difíciles de predecir, ya que se podrían ver alterados de manera importante los procesos sucesionales, en los que *S. maritima* juega un papel clave como colonizadora primaria (Figuroa & Castellanos 1988). Además, en las poblaciones de *S. maritima* encuentran refugio, alimento y zonas de cría numerosas especies animales, entre las que se encuentran el crustáceo decápodo *Uca Pugnax* y algunas especies de cefalópodos (observaciones personales), las cuales

podrían ver afectadas también su distribución al desaparecer *S. maritima* de numerosas marismas. Muchas de estas especies son utilizadas como fuente de alimento por las comunidades humanas asentadas en los márgenes de las marismas y su explotación representa tanto una riqueza económica como socio-cultural que debería ser conservada. Así, la conservación de *S. maritima* a largo plazo implica la conservación de valores socio-económicos y culturales (Sherman & Duda 1999) de numerosas poblaciones costeras andaluzas.

Por otro lado, las zonas que se vieron más afectadas por la formación de taludes erosivos y en las que se produjo una mayor pérdida de hábitat de *S. maritima* son los bordes de canales. Estas zonas tienen especial importancia para *S. maritima*, ya que en ellas crece durante largos periodos sin ser desplazada por otras especies (Castellanos *et al.* 1998), pudiendo actuar de fuentes de propágulos (rizomas) para la colonización de nuevas zonas.

Las medidas de conservación de *S. maritima*, en vista de los resultados de este estudio y de la ecología y biología de esta especie, deben centrarse en tres puntos principales: (1) La conservación de todas las poblaciones por pequeñas que sean, ya que es posible que esta especie posea una variabilidad genética baja y cada uno de sus genotipos sea importante a la hora de enfrentar cambios ambientales futuros y conservar esta especie a medio y largo plazo (Fisher *et al.* 2000; Warburton *et al.* 2000). Esta baja variabilidad genética estaría condicionada por las restricciones en la reproducción y posterior dispersión, ya que *S. maritima* solo se reproduce asexualmente mediante fragmentos de rizomas (Marchant & Goodman 1969; Castellanos 1992; Cooper 1993). Aún así, estudios sobre la variabilidad genética de esta especie son importantes en pro de optimizar las estrategias de conservación; (2) una vez asegurada la conservación de las poblaciones existentes, trasplantes desde estas “poblaciones madres” a otras zonas, directamente o mediante propagación artificial en viveros, aumentarían la superficie ocupada por *S. maritima* a la vez que lucharía contra la erosión (Capítulos 2 y 3). Estos lugares de restauración y creación de nuevas poblaciones deberían estar situados en las proximidades de las poblaciones existentes, para disminuir los efectos de la fragmentación del hábitat (Huxel & Hastings 1999); (3) regeneración de su hábitat mediante medidas de prevención de la erosión y aceleración de la sedimentación, comentadas en los Capítulos 2 y 3.

Límites inferiores de distribución de *Spartina densiflora* y *Spartina maritima* en una marisma mesomareal mediterránea determinados por sus tolerancias ecofisiológicas

Resumen

1. Las marismas mareales en el suroeste español están siendo invadidas por *Spartina densiflora*, una especie introducida desde Sudamérica. *S. maritima*, especie nativa de las marismas europeas, todavía domina en numerosas localidades de marisma baja. En este capítulo, se exponen los resultados de un experimento de trasplantes en una planicie intermareal, en ausencia de competencia interespecífica, en el que se investigan los límites inferiores de distribución de ambas especies en un gradiente mareal, determinado por factores ambientales físicos y químicos, así como los mecanismos por los que se producen dichas limitaciones.

2. Se monitorizó la supervivencia y el crecimiento de los clones trasplantados de ambas especies y sus tallos en un gradiente altitudinal. Además, se midió el funcionamiento del aparato fotosintético de los trasplantes, mediante medidas de intercambio gaseoso y de dinámica rápida de fluorescencia de la clorofila, y se examinó la existencia de aerénquima radicular. Paralelamente, se registraron las siguientes variables ambientales en los puntos de trasplante: el periodo medio de inundación, la conductividad eléctrica, el potencial rédox y las concentraciones de sulfuros en el sedimento.

3. Ninguna de las dos especies sobrevivió durante el primer año en el punto de trasplante más bajo, +1.04 m respecto al Cero Hidrográfico Español (C.H.E.). A +1.41 m C.H.E., *S. maritima* sobrevivió, mientras que todos los clones de *S. densiflora* murieron. En elevaciones superiores (desde +1.46 a 1.67 m), ambas especies mostraron altas tasas de supervivencia durante un año, con aerénquima bien desarrollado. Las tasas de crecimiento de los clones supervivientes de ambas especies aumentaron con la altura a la que se encontraban, siendo *S. densiflora* más sensibles a bajas elevaciones que *S. maritima*. Esta especie no mostró desajuste alguno en el funcionamiento de su aparato fotosintético, incluso en las elevaciones más bajas; así,

tanto sus tasas de intercambio gaseoso, como los parámetros de la fluorescencia de la clorofila fueron independientes de la altura a la que se encontraban sus trasplantes. Sin embargo, en *S. densiflora*, la tasa de fotosíntesis neta disminuyó con la altura, mientras que aumentó el estrés del fotosistema II (Fv / Fp); estas dos medidas de la funcionalidad del aparato fotosintético se relacionaron lineal y positivamente con el potencial rédox del sedimento, lo que no ocurrió con la tasa de conductancia estomática.

4. *S. maritima* tolera, sin desajustes fisiológicos importantes, un amplio rango altitudinal en zonas de marisma baja. Su límite de distribución inferior se encuentra a alturas substancialmente más bajas que el de *S. densiflora*. La reducción gradual del crecimiento y la supervivencia de *S. densiflora* en los niveles inferiores de la marisma parece ser el resultado, principalmente, de desajustes fotosintéticos producidos cuando sus raíces sufren condiciones de anoxia. Estos desajustes son debidos a efectos en el aparato fotosintético, más que a una limitación estomática en la captación de CO₂. Por otro lado, la fluorescencia de la clorofila se mostró como un buen indicador de la supervivencia de *S. densiflora*, a corto y medio plazo.

5. Este estudio define los límites inferiores del nicho fundamental de estas dos especies de *Spartina* en marismas mareales mediterráneas, aportando las bases para futuras investigaciones sobre las interacciones entre ambas.

Introducción

Una de las características principales de las marismas mareales es la zonación de la vegetación con la altura (Adam 1990; Costa & Davy 1992). Esta zonación ha sido interpretada, frecuentemente, como una expresión de procesos sucesionales pasados y presentes asociados a la elevación de la marisma provocada por la sedimentación (Davy 2000), y está determinada por dos tipos de procesos: por un lado, las diferentes especies difieren en sus tolerancias fisiológicas a factores físicos y químicos del medio ambiente mareal, y por otro, interacciones interespecíficas entre ellas, ya sean negativas o positivas, ejercen una gran influencia en la distribución de las especies (Ej. Bertness 1991a; Pennings & Callaway 1992; Castellanos, Figueroa & Davy 1994; Ungar 1998). Además, el resultado de estas interacciones puede estar modulado por variaciones en las condiciones ambientales (Levine, Brewer & Bertness 1998). Las interacciones bióticas suelen ser más importantes a la hora de determinar los límites superiores de distribución, tierra adentro. Sin embargo, en algunas casos específicos, como la bioturbación provocada por anfípodos (Gerdol & Hughes 1993) o la

competencia interespecífica (Bockelmann & Neuhaus 1999), las interacciones bióticas han sido descritas como factores limitantes de la distribución inferior, mar adentro, de ciertas especies. Aún así, la tolerancia fisiológica a los efectos de la inundación mareal debe jugar un papel fundamental a la hora de definir los límites inferiores de distribución.

La invasión de una marisma mareal por una especie exótica con un alto potencial competitivo plantea interesantes cuestiones respecto a los mecanismos que determinan su eventual distribución, así como sus efectos sobre la zonación vegetal. *Spartina densiflora* Brongn. pertenece a ese tipo de especie (Figueroa & Castellanos 1988; Kittelson & Boyd 1997). Esta especie sudamericana fue introducida en el Golfo de Cádiz (S.O. España) accidentalmente, probablemente en el siglo XVI; en Sudamérica, *S. densiflora* es la especie dominante en numerosas marismas y posee un amplio rango latitudinal (Nieva 1996). En Europa, *S. densiflora* se ha extendido por marismas de carácter mediterráneo, tanto en España como en Portugal, donde se presenta como un formidable competidor gracias al desarrollo de tallos de gran altura con elevadas densidades y la producción de numerosas semillas (Figueroa & Castellanos 1988; Nieva 1996; Kittelson & Boyd 1997), particularmente en marismas medias y altas. En las Marismas del Odiel, *S. densiflora* ha colonizado un amplio rango de hábitats, entre los que se incluyen dunas, marismas altas y medias, bordes de canal, cubetas hipersalinas y planicies intermareales, donde se ha puesto en contacto con la especie nativa que domina las localidades de marisma baja, *S. maritima* (Curtis) Fernald (Capítulo 4). La expansión continua de esta especie exótica está provocando una fuerte disminución de la biodiversidad en las marismas mareales del suroeste europeo, aunque no se conocen las implicaciones a largo plazo de esta invasión sobre dichas marismas.

Las manipulaciones experimentales, ya sean mediante experimentos de eliminación (Bertness 1991b; Bockelmann & Neuhaus 1999) o de trasplante de especies en el campo (Snow & Vince 1984; Davy & Smith 1988; Mendelsohn & McKee 1988; Pennings & Callaway 1992) han sido utilizadas como métodos útiles a la hora de elucidar las respuestas de dichas especies a los mosaicos ambientales presentes a diferentes elevaciones en las marismas mareales. Por otro lado, en las especies de crecimiento clonal, como *S. maritima* y *S. densiflora*, la supervivencia y el crecimiento son indicadores del rendimiento a largo plazo, el cual puede estar relacionado con presiones selectivas presentes en el medio ambiente. Sin embargo, los avances recientes desarrollados en la instrumentación de campo permiten realizar rápidas medidas del funcionamiento del aparato fotosintético, las cuales pueden aportar pruebas sobre los mecanismos fisiológicos que provocan esas diferencias en el

rendimiento. Concretamente, el grado de estrés experimentado por las plantas, medido como fluorescencia de la clorofila, puede funcionar como un método fiable y no destructivo a la hora de examinar el estado fisiológico en estudios de campo (Bolhár-Nordenkamp & Öquist 1993).

La hipótesis que se somete a verificación en este capítulo es que dos especies del mismo género, como las dos especies citadas de *Spartina*, poseen diferentes tolerancias a las condiciones ambientales en localidades de marisma baja. En este capítulo se comparan sus respuestas, en ausencia de competencia, a lo largo de un gradiente altitudinal en una planicie intermareal. Los objetivos específicos fueron: examinar la supervivencia, el crecimiento, el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila en trasplantes de ambas especies a lo largo de un gradiente altitudinal, y establecer si estas medidas de rendimiento se correlacionan con las condiciones medioambientales. Además, también se explora si el estrés fisiológico provocado por las condiciones ambientales en las marismas mareales es un buen predictor del rendimiento a medio o largo plazo y se analiza la existencia de aerénquima radicular en los trasplantes de ambas especies, mediante un estudio anatómico. Los resultados de este estudio podrían indicar si estas especies son o no idóneas para el control de la erosión en las planicies intermareales.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO Y VARIABLES AMBIENTALES

Este estudio se llevó a cabo en las Marismas del Odiel (ver Capítulo 2 para su descripción), en una planicie intermareal orientada al sudeste, localizada en el canal principal de estuario. En esta planicie intermareal se estableció un transecto, a lo largo de 40 m, perpendicular a la línea de marea, el 24 de Octubre de 1997. Cinco puntos de trasplantes y muestreo fueron establecidos a lo largo del transecto cada 10 m y se realizó un perfil topográfico, relativo al Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), mediante un teodolito (Leica NA 820) y tomando como referencia el nivel de bajamar.

La conductividad eléctrica del agua intersticial del sedimento fue medida en el campo con conductivímetro (Crison 522); el potencial rédox y el pH del sedimento también fueron medidos en el campo con un medidor portátil y sus electrodos (Crison pH / mV p-506). Se registraron cinco medidas a dos profundidades (0-2 y 2-10 cm) en cada punto de muestreo a lo largo del transecto en Febrero de 1998. Además, se determinaron las concentraciones de sulfuros en el sedimento en el campo en

Diciembre de 1998. Se realizaron cuatro medidas en cada punto del transecto utilizando un medidor portátil pH/ISE (Orion modelo 290A), un electrodo de referencia (Orion modelo 90-02) y un electrodo ion-específico plata / sulfuro (Orion modelo 9616). A un volumen de 50 ml de sedimento se le añadieron 50 ml de solución tamponadora antioxidante (NaOH / ácido ascórbico / Na₂EDTA), tomándose las medidas bajo agitación continua.

ESTABLECIMIENTO DE LOS TRASPLANTES

Clones de *Spartina densiflora* y *S. maritima* fueron trasplantados en cada uno de los cinco puntos localizados en el transecto. Todos los clones tenían una cantidad similar de raíces y rizomas, oscilando el número de tallos entre 20 y 70, y fueron extraídos de una marisma baja (a +2.5 m. sobre el C.H.E.) situada alrededor de 6 km al norte del transecto de trasplante. En esta marisma ambas especies coexistían, de manera que estaban aclimatadas a las mismas condiciones ambientales; el potencial redox, el pH, y la conductividad eléctrica del sedimento fueron medidos también en el sitio de origen de los trasplantes. Los clones de *S. densiflora* eran individuos genéticamente diferentes, todos pertenecientes a la misma población, establecidos mediante semillas. Sin embargo, todos los clones de *S. maritima* fueron extraídos de lo que probablemente era un mismo clon, ya que la colonización por semillas en esta especie es muy extraña y su expansión se realiza normalmente o exclusivamente mediante fragmentos de rizomas (Castellanos *et al.* 1994, 1998). Esta diferencia en la metodología se debe a las estrategias de dispersión tan diferentes de ambas especies de *Spartina*. Cinco clones de cada especie fueron trasplantados en cada punto del transecto en filas paralelas a la línea de marea, a 10-15 cm de profundidad y sin eliminar el sedimento adherido a los rizomas y raíces. Los trasplantes fueron colocados, dejando 1 m entre ellos, en macetas de plástico agujereadas de 30 cm de diámetro con alrededor de 5 cm fuera del sedimento, las cuales permitían la expansión de los clones mediante rizomas y los protegían de la acción erosiva de las avenidas fluviales.

Tasa de mortalidad de tallos

El número de tallos vivos y muertos de cada clon fue contado cuando se realizaron los trasplantes y 45, 66, 96, 123 y 137 días después del trasplante. La tasa relativa de mortalidad (R_d) fue calculada para cada uno de los cinco intervalos como:

$$R_d = (1/M_i)(dM_d/dT)$$

Siendo M_d el número de tallos muertos y M_i el número de tallos vivos.

Supervivencia de clones y tasa de crecimiento relativa del número de tallos

La mortalidad de los clones y la tasa relativa de crecimiento del número de tallos vivos fueron calculadas para ambas especies en cada punto del transecto un año después del trasplante. Los clones se consideraron como muertos cuando no tenían ningún tallo verde. La tasa de crecimiento relativo del número de tallos vivos se calculó como el incremento neto del número de tallos por clon superviviente tras 12 meses, dividido entre el número inicial de tallos vivos.

Medidas de intercambio gaseoso

La tasa de fotosíntesis neta (A) y la tasa de conductancia estomática (G_s) fueron medidas 140 días después del trasplante en la segunda hoja más joven de tres tallos diferentes (cada uno de un clon diferente, elegido al azar) en las dos especies en cada punto de trasplante. Las medidas se realizaron mediante un analizador portátil de CO_2 por infrarrojos (ADC LCA-3, Analytical Development Co. Ltd, Hoddesdon, UK) en modo diferencial, con circuito abierto; a este sistema se incorporó una cámara para hojas Parkinson (ADC PLC-3N). Todas las medidas se realizaron al medio día, a una densidad de flujo de radiación de $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Long & Hällgren 1993), con marea baja.

Fluorescencia de la clorofila

La dinámica rápida de la fluorescencia de la clorofila en hojas jóvenes de ambas especies se registró, en el campo y a temperatura ambiente, a la vez que las medidas de intercambio gaseoso. Estas medidas se realizaron sobre la segunda hoja más joven en dos tallos de cada uno de los cinco clones de cada especie en cada punto de trasplante. Para ello se utilizó un fluorímetro portátil no modulado (Plant Stress Meter, PSM Mark II, Biomonitor S.C.I. AB, Umea, Suecia) junto con cubetas (Biomonitor 1020) que permitían someter a oscuridad a las hojas antes de realizar las medidas. Algunos detalles más precisos sobre este aparato pueden consultarse en Öquist & Wass (1988). Las hojas fueron aclimatadas a oscuridad durante 30 minutos antes de

realizar las medidas, estimulándolas con una luz actínica de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 2 segundos.

La fluorescencia basal (F_0), la cual depende del tamaño del complejo antena y la funcionalidad de los centros de reacción del fotosistema II (PSII) (Krause & Weis 1991), se determinó mediante con apertura obturada, la cual fue lo suficientemente rápida para dar una resolución adecuada. A continuación, un pulso de luz actínica provocó un aumento de la emisión de fluorescencia, hasta un pico o valor máximo (F_p) para esa densidad de flujo lumínica. La mitad del tiempo de transición desde F_0 a F_p ($T_{1/2}$) fue también calculado, estando relacionado con la tasa de reducción de los aceptores de electrones del PSII, quinona A (Q_A), quinona B (Q_B) y plastoquinona (PQ); este parámetro ha sido utilizado para determinar la capacidad de los centros de reacción del PSII funcionales y el tamaño del conjunto de Q_A , Q_B y PQ (Bolh r-Nordenkampf *et al.* 1991; Bolh r-Nordenkampf &  quist 1993). Finalmente, el cociente entre la fluorescencia variable ($F_p - F_0$) y la fluorescencia pico, F_v / F_p , se utiliz  como una medida de la eficiencia fotoqu mica potencial de los PSII; este par metro aumenta con el n mero de centros de reacci n del PSII funcionales ( quist, Chow & Anderson 1992) y ha sido utilizado como una cuantificaci n de fotoinhibici n (Long *et al.* 1994; Krivosheeva *et al.* 1996).

Estudio anatómico del aer nquima radicular

Se tomaron muestras de ra ces de ambas especies 140 d as tras el trasplante a lo largo de todo el transecto. En estas ra ces se realizaron cortes transversales finos a 5 cm del  pice radicular. Estos cortes se observaron al microscopio  ptico, tras deshidrataci n con alcohol  tilico al 70 %, tinci n con safranina (soluci n seg n Gram-Hucker) y fijaci n con glicerina.

AN LISIS ESTAD STICO DE LOS DATOS

Para analizar las relaciones entre las variables ambientales y fisiol gicas se utiliz  el coeficiente de correlaci n de Pearson. Las diferencias en las variables fisiol gicas entre y dentro de la misma especie fueron analizadas mediante an lisis de varianza de una sola v a (Anova). Las diferencias m nimas significativas (LSD) fueron calculadas solo si el test de Fisher (F-test) fue significativo a un nivel de probabilidad del 95 %. Los homogeneidad de varianza en los datos fue analizada con el test de Levene ($P > 0.05$). Los an lisis estad sticos fueron realizados mediante el programa 'Statistica' versi n 5.1 (Statsoft Inc.).

Resultados

AMBIENTE FÍSICO-QUÍMICO

El transecto tenía una inclinación media cercana al 0.2 %, salvando un desnivel total de 59 cm. El periodo de inundación medio diario osciló entre 21 h 10 min día⁻¹ en el punto más bajo y 14 h 18 min día⁻¹ en el más alto (Fig. 5.1). El potencial rédox del sustrato en superficie (0-2 cm) estuvo claramente determinado por el periodo de inundación mareal y mostró a una clara relación lineal con el nivel topográfico, oscilando entre -300 mV en la zona más baja y -36 mV en la más alta ($r^2 = 0.978$, $P < 0.001$). El potencial rédox en profundidad (2-10 cm) no se correlacionó linealmente con la elevación, mostrando valores cercanos a -150 mV en la zona más elevada del transecto (Fig. 5.1).

La conductividad eléctrica, una medida de la salinidad, también aumentó con la altura (Tabla 5.1), seguramente debido a que la evaporación neta aumentó en las zonas más altas donde el periodo de emersión fue mayor. Osciló entre 2.2 y 3.6 mS cm⁻¹ en superficie y 2.2 y 6.0 mS cm⁻¹ en profundidad. En ambas profundidades se registraron correlaciones significativas con la elevación ($r^2 = 0.82$, $P < 0.05$; $r^2 = 0.99$, $P < 0.001$, respectivamente). El pH osciló entre 6.69 y 7.10, sin diferencias significativas entre los puntos de trasplante o entre profundidades (Tabla 5.1).

Las concentraciones de sulfuros en el sedimento en Diciembre de 1998 fueron significativamente mayores en el punto de trasplante más bajo que en el resto ($P < 0.001$; LSD), entre los que no se registraron diferencias significativas (Fig. 5.2).

Elevación sobre el C.H.E. (m)	Profundidad en el sedimento			
	0-2 cm		2-10 cm	
	pH	Conductividad	pH	Conductividad
1.04	7.01 ± 0.04	2.23 ± 0.05	7.10 ± 0.03	2.17 ± 0.15
1.41	6.95 ± 0.01	2.77 ± 0.15	6.80 ± 0.04	4.54 ± 0.08
1.46	6.89 ± 0.05	3.29 ± 0.08	6.73 ± 0.03	5.00 ± 0.10
1.57	6.73 ± 0.03	3.57 ± 0.06	6.69 ± 0.04	5.44 ± 0.10
1.67	6.95 ± 0.03	3.29 ± 0.21	6.74 ± 0.07	6.01 ± 0.16

Tabla 5.1. pH y conductividad eléctrica (mS cm⁻¹) en superficie (0-2 cm) y profundidad (2-10 cm) en el sedimento a diferentes elevaciones a lo largo del transecto de trasplantes en las Marismas del Odiel en Octubre de 1997. Los valores son medias ± E.S.M. ($n = 5$).

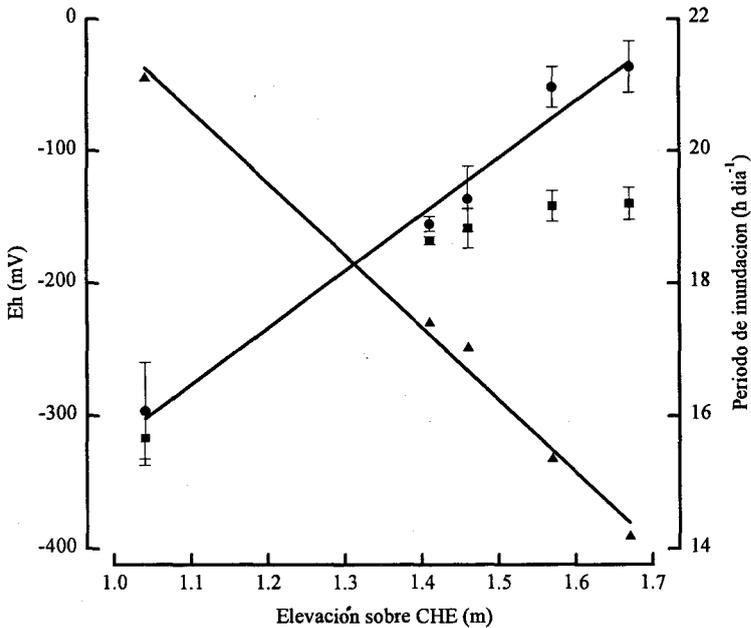


Fig. 5.1 Potencial redox del sedimento (Eh) en superficie (0 - 2 cm) (●) y profundidad (2 - 10 cm) (■), y periodo de inundación media diaria (▲) en relación con la elevación sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en el transecto de trasplantes realizado en las Marismas del Odiel, en Octubre de 1997. Los valores son medias \pm E.S.M. ($n = 5$). Ecuaciones de regresión ($n = 5$): Eh en superficie, $y = -747.3 + 428.01 x$; Periodo de inundación, $y = 32.61 - 10.91 x$.

Las variables ambientales en la marisma de donde se extrajeron los clones de *Spartina* usados en los trasplantes fueron: el potencial redox fue de -68 ± 18 mV en superficie y -206 ± 19 mV en profundidad; la conductividad eléctrica de 11.2 ± 0.3 mS cm^{-1} en superficie y 9.5 ± 0.4 mS cm^{-1} en profundidad y el pH estuvo en valores próximos a 6.75.

EXPERIMENTO DE TRASPLANTES

Supervivencia y crecimiento

En el punto de trasplante más bajo (+1.04 m C.H.E.), todos los clones de ambas especies murieron tras un año de haber realizado los trasplantes. *Spartina densiflora*

también murió en el punto de trasplante 2 (+1.41 m), sobreviviendo cuatro de sus cinco clones en la siguiente elevación (+1.46 m). La supervivencia de *S. densiflora* en los dos puntos más altos fue del 100%, mientras que *S. maritima* mostró una supervivencia del 100% en todos los puntos de trasplante, excepto en el más bajo (Fig. 5.3). Por otro lado, la tasa relativa de mortalidad (R_d) de *S. maritima* no varió significativamente con la elevación, siendo mayor al inicio del experimento, presumiblemente durante un periodo de aclimatación y establecimiento tras el trasplante. En *S. densiflora*, R_d fue mayor en los trasplantes situados en los puntos más bajos, aumentando significativamente ($F = 3.56$, $P < 0.05$, $n = 5$) 66 días después del trasplante en el punto más bajo. Además, R_d fue mayor en *S. densiflora* que en *S. maritima*, en todas las elevaciones (Tabla 5.2).

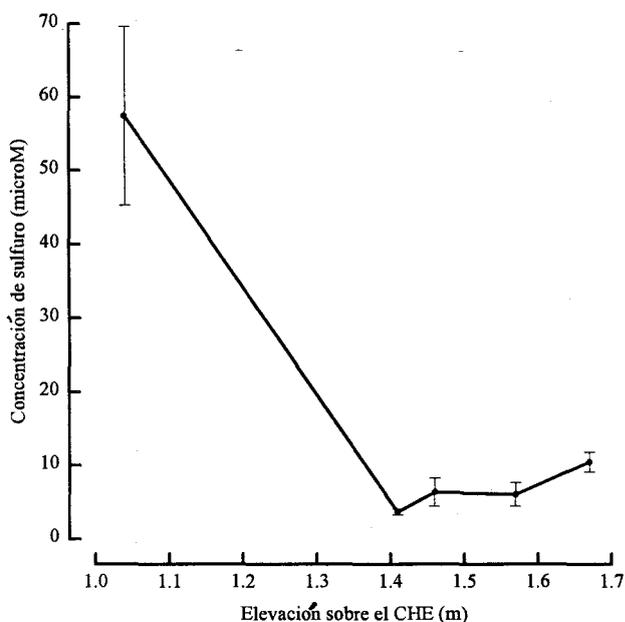


Fig. 5.2 Concentraciones de sulfuros (S^{2-}) en la solución intersticial del sedimento con la altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en el transecto de trasplantes realizado en las Marismas del Odiel, en Diciembre de 1998.

La tasa de crecimiento en el número de tallos vivos en los clones que sobrevivieron aumentó en ambas especies con la altura (*S. maritima*, $r^2 = 0.90$, $P = 0.012$, $n = 5$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.94$, $P = 0.032$, $n = 4$) (Fig. 5.3), siendo mayores en *S. maritima* que en *S. densiflora*.

Alt. (m)	Sp.	Tiempo desde el trasplante (días)					Media ± E.S.M.
		1-45	46-66	67-96	97-123	124-137	
+1.04	<i>S. m.</i>	.008±.0001	.006±.000	-	.003±.000	.003±.000	.002±.001 ²
	<i>S. d.</i> ¹	.080±.056	.087±.076	-	.199±.150	.024±.024	.098±.042 ²
+1.41	<i>S. m.</i>	.011±.002	.009±.003 ²	.008±.002	.007±.002	.006±.002	.005±.001 ²
	<i>S. d.</i>	.038±.013	.032±.003 ²	.053±.016	.033±.013	.044±.026	.040±.007 ²
+1.46	<i>S. m.</i>	.009±.003	.019±.006	.009±.006	.005±.003	.005±.002	.007±.001 ²
	<i>S. d.</i>	.040±.023	.021±.008	.022±.009	.018±.009	.018±.009	.024±.005 ²
+1.57	<i>S. m.</i>	.008±.004 ²	.006±.004	.006±.002 ²	.004±.002 ²	.003±.001	.004±.001 ²
	<i>S. d.</i>	.043±.011 ²	.026±.007	.032±.007 ²	.025±.007 ²	.028±.011	.031±.004 ²
+1.67	<i>S. m.</i>	.007±.000 ²	.006±.000 ²	.006±.002 ²	.004±.001 ²	.004±.001 ²	.003±.001 ²
	<i>S. d.</i>	.019±.004 ²	.020±.000 ²	.013±.001 ²	.012±.003 ²	.012±.003 ²	.015±.001 ²

Tabla 5.2. Tasas relativas de mortalidad de *S. maritima* (*S.m.*) y *S. densiflora* (*S.d.*) en diferentes alturas sobre el Cerro Hidrográfico Español a lo largo del transecto de trasplantes durante 137 días. Medias ± E.S.M. ($n = 5$). ¹Diferencias significativas para una especie entre alturas en un intervalo dado; ²Diferencias significativas entre diferentes especies en una altura dada. ($P < 0.05$).

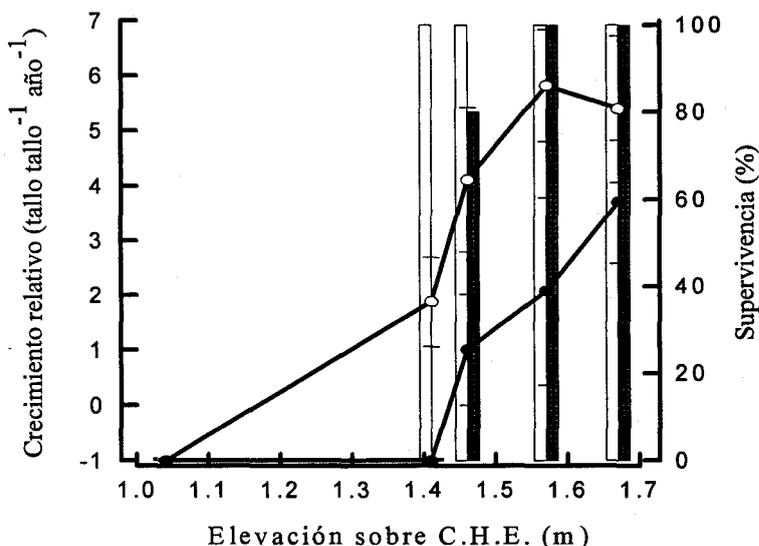


Fig. 5.3 Supervivencia de trasplantes (barras verticales) y tasa relativa de crecimiento del número de tallos vivos (o, ●) con la altura sobre el Cerro Hidrográfico Español (C.H.E.) en el transecto de trasplantes realizado en las Marismas del Odiel. *Spartina maritima* (barras sin relleno, o), *S. densiflora* (barras sombreadas, ●). Los valores son medias ± E.S.M. ($n = 5$).

Intercambio gaseoso

Los trasplantes de *S. maritima* no mostraron diferencias algunas en el intercambio gaseoso a lo largo del transecto. La tasa de fotosíntesis neta se mantuvo por encima de $20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y la conductancia estomática alrededor de $200 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Fig. 5.4). Sin embargo, en los trasplantes de *S. densiflora*, la fotosíntesis neta disminuyó con la elevación en el transecto, oscilando entre 5 y $15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($r^2 = 0.90$, $P < 0.05$); la conductancia estomática no se correlacionó con la elevación ($r^2 = 0.59$, $P = 0.23$), oscilando entre 70 y $120 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Tanto la tasa de fotosíntesis neta como la conductancia estomática fueron mayores en *S. maritima* que en *S. densiflora*, a lo largo de todo el transecto ($F = 33.2$, $P < 0.001$; $F = 56.5$, $P < 0.001$, respectivamente).

Fluorescencia de la clorofila

Ningún parámetro de la dinámica rápida de la fluorescencia de la clorofila en *S. maritima* (F_v / F_p , F_0 , F_p y $T_{1/2}$) varió significativamente con la altura en el transecto. El cociente F_v / F_p osciló alrededor de 0.7, $T_{1/2}$ estuvo cerca de 150 ms, F_0 alrededor de 0.27 y F_p mostró valores próximos a 0.90 (Fig. 5.5) en todos los puntos de trasplante. Sin embargo, en los clones de *S. densiflora* trasplantados a las posiciones más bajas del transecto se registró un cociente F_v / F_p cercano a 0.55, significativamente menor que el registrado en las posiciones más elevadas ($P = 0.036$, LSD; $F = 4.419$, $P < 0.005$); además F_v / F_p en *S. densiflora* disminuyó claramente con la elevación ($r^2 = 0.97$, $P < 0.02$). $T_{1/2}$ en el punto de trasplante más bajo también fue menor que en el resto ($F = 5.526$, $P < 0.001$). Estas variaciones en F_v / F_p se debieron a un aumento de F_p con la altura, aunque este aumento no mostró significación estadística.

F_v / F_p en *S. densiflora* fue significativamente menor que en *S. maritima* ($F = 5.751$, $P = 0.043$) en los puntos de trasplante más bajos, alcanzando valores similares en los más altos. *S. maritima* mostró una clara tendencia a tener valores de F_0 y F_p mayores *S. densiflora* (Fig. 5.5).

En *S. densiflora*, la tasa de fotosíntesis neta se correlacionó con el cociente F_v / F_p ($r^2 = 0.84$, $P = 0.028$, $n = 5$), lo que sugiere que la fluorescencia de la clorofila es un buen indicador del estado fisiológico de *S. densiflora* en las planicies intermareales (Fig. 5.6). Además, tanto A como F_v / F_p se correlacionaron positivamente con el potencial redox del sustrato en superficie ($r^2 = 0.81$, $P = 0.037$, $n = 5$; $r^2 = 0.92$, $P = 0.007$, $n = 5$, respectivamente) y en profundidad ($r^2 = 0.78$, $P = 0.048$, $n = 5$; $r^2 = 0.93$, $P = 0.007$, $n = 5$, respectivamente) (Fig. 5.6).

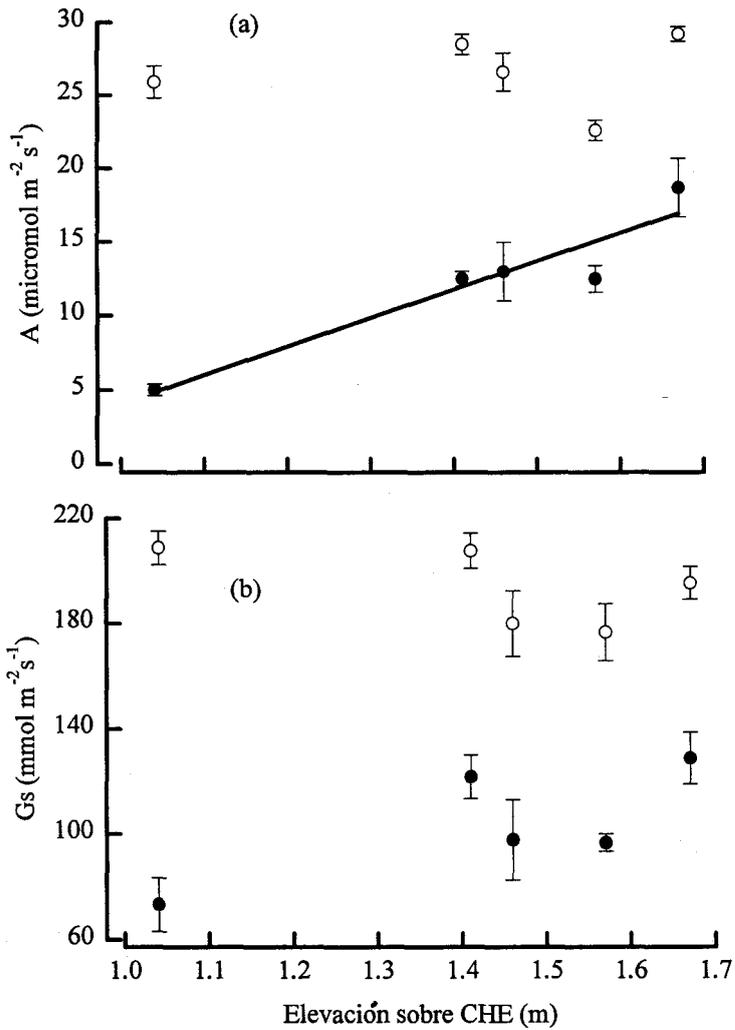


Fig. 5.4 Intercambio gaseoso en los trasplantes en relación a la altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en el transecto de trasplantes realizado en las Marismas del Odiel. (a) Tasa de fotosíntesis neta (A), (b) Conductividad estomática (Gs); *S. maritima* (o), *S. densiflora* (●). Los valores son medias \pm E.S.M. (n = 3). Ecuación de regresión de la tasa de fotosíntesis de *S. densiflora* con la elevación: $y = -15.12 + 19.20 x$.

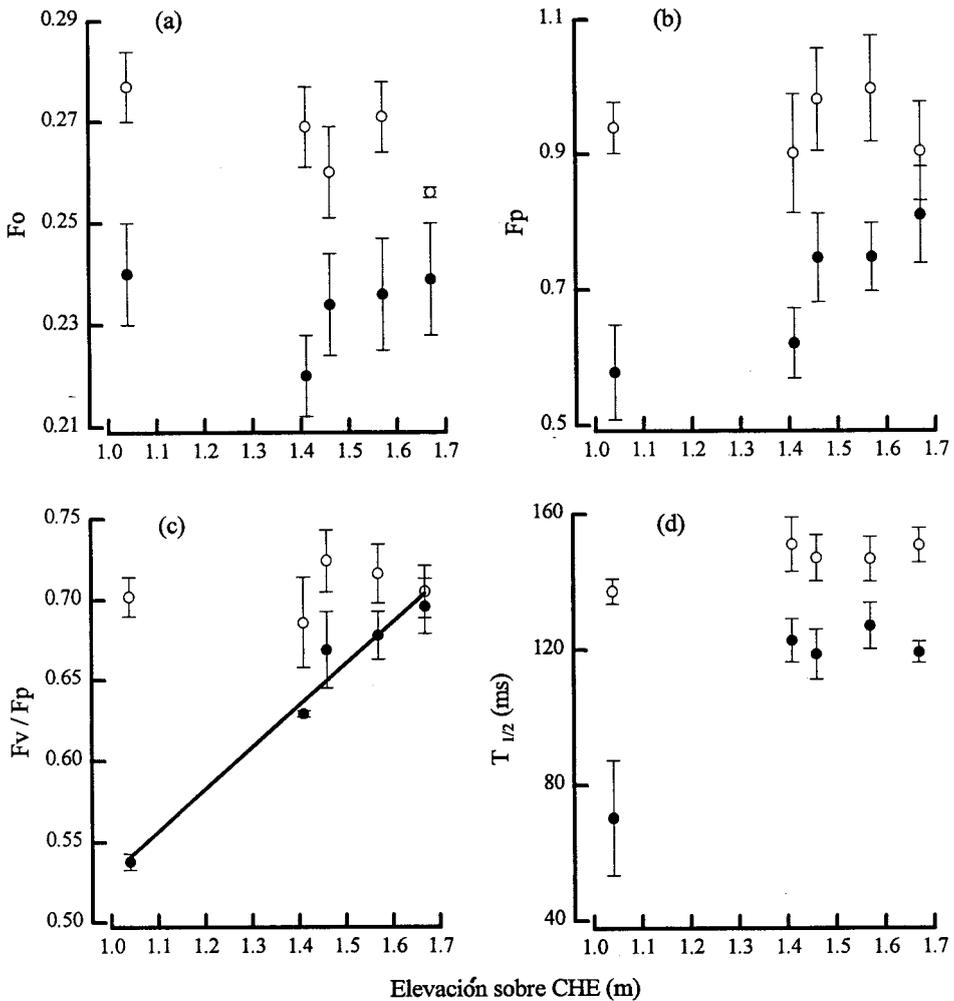


Fig. 5.5 Parámetros de la dinámica rápida de la fluorescencia de la clorofila en los trasplantes en relación a la altura Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en el transecto de trasplantes realizado en las Marismas del Odiel. (a) fluorescencia basal (F₀); (b) fluorescencia pico (F_p); (c) eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p); (d) mitad del tiempo en alcanzar F_p (T_{1/2}). *S. maritima* (o), *S. densiflora* (●). Los valores son medias ± E.S.M. (n = 5). Ecuación de regresión de F_v / F_p con la elevación en *S. densiflora*: $y = 0.27 + 0.26 x$.

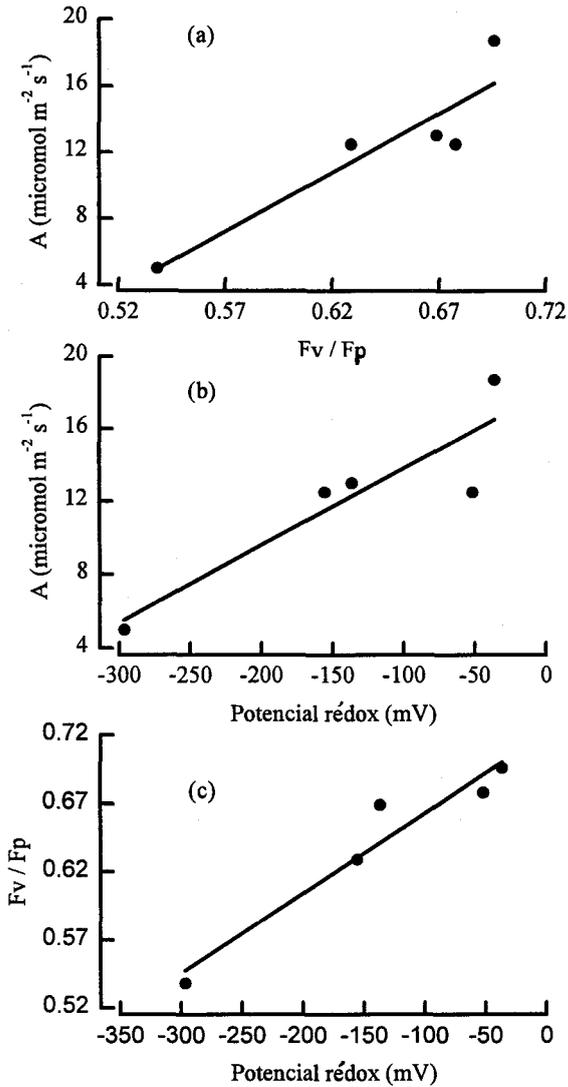


Fig. 5.6 Relaciones entre (a) la tasa de fotosíntesis neta (A) y la eficiencia fotoquímica potencial (Fv / Fp), (b) la tasa de fotosíntesis neta (A) y el potencial rédox (Eh) del sedimento en superficie (0 – 2 cm), (c) la eficiencia fotoquímica potencial (Fv / Fp) y el potencial rédox (Eh) del sedimento en superficie (0 – 2 cm), en los trasplantes de *Spartina densiflora* en cinco elevaciones diferentes en las Marismas del Odiel. Ecuaciones de regresión: (a) $y = -33.14 + 70.846 x$; (b) $y = 18.045 + 0.042 x$; (c) $y = 0.7214 + 0.0006 x$.

Aerénquima radicular

Los cortes transversales de raíces mostraron la existencia de tejido aerenquimatoso bien desarrollado en ambas especies de *Spartina* en todos los puntos de trasplante (Fig. 5.7).

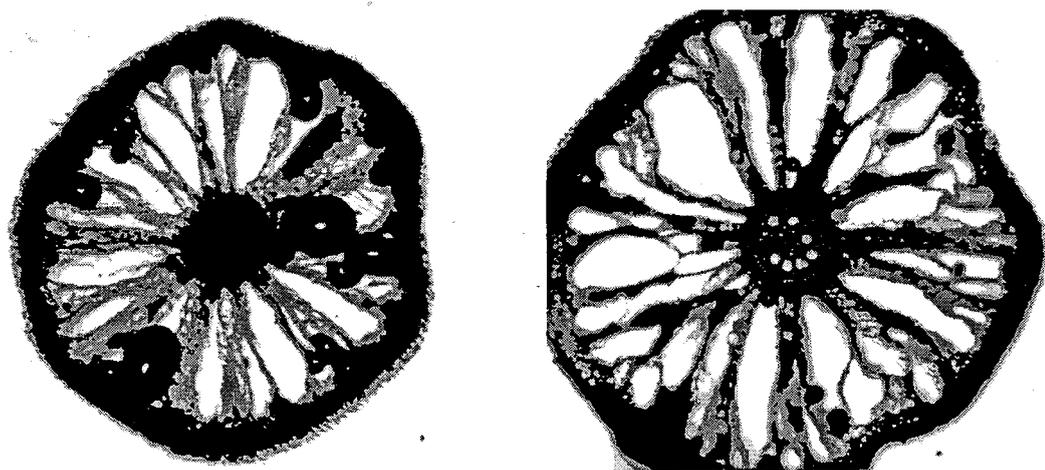


Fig. 5.7 Cortes transversales de raíces en trasplantes de *Spartina maritima* (izquierda) y *Spartina densiflora* (derecha) en las Marismas del Odiel. Las cámaras de aire del tejido aerenquimatoso aparecen en blanco.

Discusión

La inundación con agua salada es uno de los factores ambientales más fuertes que experimentan las plantas en la Naturaleza, las cuales sufren en los gradientes que genera fuertes presiones selectivas. Desde hace aproximadamente un siglo, las marismas mareales han sido identificadas como lugares ideales para la experimentación en este sentido (Davy 2000). Como se ha expuesto en la introducción de este capítulo, el papel de la elevación a la hora de determinar la distribución de las especies y la zonación de las comunidades depende de dos aspectos: las tolerancias de cada especie a los factores físico-químicos asociados con la inundación y las interacciones entre especies con distribuciones potencialmente coincidentes (Ungar 1998). Son muchas las especies halófitas que parecen tener amplios rangos de distribución vertical. La comparación que se lleva a cabo en este capítulo de la especie nativa *Spartina maritima* con la invasora *Spartina densiflora* aporta nuevas pruebas en

pro de comprender los mecanismos que determinan la distribución de las especies vegetales en los límites inferiores de su distribución en los gradientes mareales, aportando pruebas en pro y contra de su idoneidad para luchar contra la erosión en estas zonas de marisma baja.

Los trasplantes de ambas especies en planicies intermareales desnudas cerca de sus límites inferiores de distribución revelaron la potencialidad de dichas especies para la supervivencia en estos enclaves. Como se ha puesto de manifiesto en el capítulo anterior, el actual límite inferior de distribución de *S. maritima* en las Marismas del Odiel está alrededor de los +1.50 m sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.). El límite inferior de *S. densiflora* en las Marismas del Odiel está próximo a los +2.00 m C.H.E.. Por lo tanto, no es un resultado sorprendente que los trasplantes de ambas especies no sobrevivieran en el punto de trasplante más bajo (+1.04 m SHZ) durante un año. En esta elevación, los clones experimentaron un periodo de inundación medio diario cercano a 22 h, lo que a su vez provocó potenciales rédox muy bajos en el sedimento, con concentraciones de sulfuros potencialmente tóxicas (DeLaune, Pezeshki & Patrick 1993). Por otro lado, aunque la conductividad eléctrica (salinidad) aumentó con la altura, no sería de esperar que los valores registrados provocaran un estrés significativo en especies del género *Spartina* (Ewing *et al.* 1997; Kittelson & Boyd 1997). A corto plazo, ambas especies sobrevivieron por apenas unos meses, seguramente gracias a las reservas de carbohidratos de rizomas y tallos, lo que permitió registrar medidas de sus estados fisiológicos.

Los trasplantes realizados a +1.41 m C.H.E., con un periodo de inundación medio diario de cerca de 17 h, potenciales rédox más altos y una concentración de sulfuros significativamente menor, segregaron claramente a ambas especies. Todos los clones de *S. maritima* sobrevivieron, mostrando tasas positivas de producción de tallos durante al menos un año, mientras que ningún clon de *S. densiflora* sobrevivió. Aunque la tasa relativa de mortalidad de tallos durante los primeros 137 días tras el trasplante fue significativamente mayor en *S. densiflora*, quizás, la falta de producción de nuevos tallos mostrada por esta especie a esta altura fue más decisiva a la hora de determinar su supervivencia. A elevaciones solo 5 cm superiores, ambas especies fueron capaces de sobrevivir, aumentando el crecimiento de ambas con la altura.

Los resultados más interesantes de este experimento, sin embargo, están relacionados con las contrastas respuestas fisiológicas experimentadas por los trasplantes de ambas especies. La fluorescencia de la clorofila ha sido utilizada para la exploración del estrés experimentado por las plantas en respuesta a factores ambientales como la salinidad o la temperatura (Lichtenthaler & Rindele 1988; Belkhdja *et al.* 1994). Así, el cociente F_v / F_p muestra valores cercanos a 0.835 en

plantas no estresadas de numerosas especies, a bajas intensidades de radiación (Björkman & Demmig 1987). Las fluctuaciones en radiación durante el día de muestreo en este estudio (al mediodía en un clima Mediterráneo) se esperaba que provocaran una fotoinhibición dinámica, un descenso del cociente F_v / F_p , de alrededor de 15-20 % en plantas no sometidas a otra fuente de estrés (Ögren & Rosenqvist 1992, Krause & Winter 1996; Fernández-Baco *et al.* 1998). Así, los valores cercanos a 0.70 registrados en *S. maritima*, los cuales no variaron con la elevación, indican que esta especie no estuvo sometida a un estrés fotosintético añadido al aumento de la radiación durante el día. Nieva *et al.* (1999) encontraron valores similares de F_v / F_p para ambas especies de *Spartina* en plantas no sensibles a cambios en la salinidad del sustrato. Además, los otros parámetros de la dinámica rápida de la fluorescencia de la clorofila en los trasplantes de *S. maritima* no indicaron pérdida alguna de funcionalidad en los fotosistemas II (Bolhár-Nordenkamp & Öquist 1993, Figueroa *et al.* 1997). Esta conclusión se vio apoyada por los registros directos de la tasa de asimilación neta de CO_2 y la conductancia estomática, las cuales mostraron valores comparables a los registrados en otros estudios de campo con otras especies (C4) de *Spartina* (Long & Woolhouse 1979; Catarino *et al.* 1985; Pezeshki & Delaune 1991) y las cuales fueron independientes de la elevación. Todos estos resultados indican que no se produjo pérdida de funcionalidad en el aparato fotosintético de *S. maritima* a lo largo del gradiente mareal, incluso en el punto de trasplante más bajo. Su eliminación gradual en esta altura, así como la disminución de su crecimiento con la altura a lo largo del transecto, debieron estar provocadas por la falta de radiación, la cual provocaría un balance de asimilación de carbono negativo, debido a periodos muy largos de inundación mareal.

Spartina densiflora respondió de manera totalmente diferente, aumentado su estrés fotosintético al disminuir la elevación. El descenso de la fotosíntesis neta en ambientes altamente anóxicos ha sido atribuido a dos causas fundamentalmente: cierre estomático como respuesta a iones reducidos y tóxicos presentes en el sedimento, y efectos directos sobre el metabolismo fotosintético (Mendelssohn & McKee 1988; Burdick *et al.* 1989; Kludze & DeLaune 1996; Pezeshki *et al.* 1996). En el caso de *S. densiflora*, todo parece indicar que los efectos en el metabolismo fotosintético fueron aparentemente más importantes: (1) la eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p) se correlacionó positivamente con el potencial rédox del sustrato a lo largo del rango de elevaciones analizadas, y (2) la tasa de fotosíntesis neta lo hizo a su vez con el cociente F_v / F_p . Además, no se registro una disminución significativa de la conductancia estomática con la elevación o el aumento de la anoxia en el sedimento.

La naturaleza del estrés fotosintético experimentado por *S. densiflora* no puede ser clarificada con certeza utilizando otros parámetros de la fluorescencia, ya que los cambios registrados en F0, Fp y $T_{1/2}$ no se correlacionaron significativamente con la elevación o el potencial rédox. Si se registraron, en la elevación más baja, claras alteraciones en el metabolismo fotosintético, con una clara ineficiencia en los mecanismo fotoprotectores: (1) reducción en el conjunto de aceptores de electrones del fotosistema II reflejada en valores bajos de $T_{1/2}$ (Bolh r-Nordenkampf *et al.* 1991), y (2) da os estructurales asociados a los complejos antenas y los centros de reacci n del fotosistema II, reflejados en altas F0 (Krause & Weis 1991). A elevaciones mayores, la combinaci n de los par metros $T_{1/2}$ y F0 sugiere un aumento de la eficiencia de los mecanismos fotoprotectores, posiblemente relacionado con el ciclo de las xantofilas y la reposici n de centros de reacci n del fotosistema II da ados.

En las zonas m s bajas de los gradientes mareales, las plantas se ven expuestas a condiciones altamente reductoras y potencialmente t xicas a nivel de sus ra ces, as  como a un acceso muy restringido a la atm sfera. Bertness (1991), tambi n utilizando trasplantes, encontr  que *Spartina patens* era excluida de elevaciones bajas de marisma, donde *Spartina alterniflora* sobreviv a, debido a una limitaci n en la oxigenaci n de su rizosfera. Las dos especies estudiadas en este cap tulo, *S. maritima* y *S. densiflora*, poseyeron sistemas aerenquimatosos bien desarrollado en sus ra ces. Por lo tanto si existieron diferencias en el grado de oxigenaci n de la rizosfera no fueron evidentes anatomicamente; quiz s el aer nquima en el caso de *S. densiflora* no sea suficiente para satisfacer las necesidades de ox geno demandadas para desarrollar una respiraci n aer bica, como ocurre aparentemente en *S. patens* (Burdick & Mendelssohn 1987). Este estudio pone de manifiesto como cambios en la elevaci n tan peque os como 5 cm son claramente cr ticos para la supervivencia de ambas especies de *Spartina*. Miembros de nuestro grupo de investigaci n (Castellanos *et al.* 1994), trabajando tambi n en las Marismas del Odiel, encontraron como un aumento de tan solo 15 cm permit a a *Sarcocornia perennis* invadir los clones de *Spartina maritima* en una laguna litoral con buen drenaje. Vince y Snow (1984) pusieron de manifiesto que variaciones en elevaci n de tan solo 8 cm provocaban marcados cambios en la composici n de especies en marismas mareales de Alaska.

Las tolerancias fisiol gicas tan diferentes de *S. maritima* y *S. densiflora* a las condiciones ambientales producto de la inundaci n mareal aportan un modelo para la determinaci n de l mites inferiores de distribuci n, el cual puede ser aplicado en otras plantas de marisma. Independientemente de los mecanismos exactos de oxigenaci n de las ra ces y su rizosfera, los resultados ponen de manifiesto que las consecuencias m s importantes de la anoxia del sustrato sobre la especie m s sensible (*S. densiflora*)

se produjeron sobre la fotosíntesis, aumentando al disminuir la elevación y el potencial rédox. Cabe señalar, que medidas instantáneas de la fluorescencia de la clorofila (cociente F_v / F_p) son un buen indicador de la supervivencia y la viabilidad de *S. densiflora* a medio plazo.

Este estudio aporta las bases para la predicción de aspectos muy importantes del nicho fundamental del neófito sudamericano, *S. densiflora*, en las marismas del suroeste de Europa. Como un siguiente paso, se hacen necesarias futuras investigaciones encaminadas a analizar las interacciones entre especies nativas, como *S. maritima*, y la invasora *S. densiflora*, las cuales permitan predecir el nicho realizado de este especie y sus efectos sobre los procesos sucesionales. *S. densiflora* todavía está expandiéndose desde que se produjo su introducción, probablemente cerca de Huelva, por dispersión de una producción de semillas copiosa (Nieva 1996). Su dominio en numerosos enclaves de marisma, situados sobre el rango de estudio de este experimento, puede ser atribuido a su capacidad competitiva. Su crecimiento en clones muy densos, tipo "falange", y la persistencia de las hojas muertas en sus tallos, provocan una fuerte atenuación de la luz, la cual en clones de alto desarrollo parece ser decisiva a la hora de competir con otras especies (Figueroa & Castellanos 1988; Nieva 1996). Aunque este trabajo fue diseñado para analizar las respuestas a los factores físico-químicos ambientales en localidades de marisma baja, sin competencia, parece claro que los efectos perjudiciales sobre el metabolismo fotosintético de *S. densiflora*, donde ambas especies son potencialmente simpátricas (ver Capítulo 6), limitarían la capacidad competitiva de esta especie frente a *S. maritima*. Por otro lado, *S. maritima*, al contrario que *S. densiflora*, se muestra como una especie idónea, desde un punto de vista fisiológico y de crecimiento, para ser utilizada en proyectos encaminados en la lucha contra la erosión mediante trasplantes en zonas de marisma baja, donde las condiciones ambientales son muy estrictas.

Niveles de estrés en *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* frente a la estacionalidad del clima Mediterráneo

Resumen

1. Bajo clima Mediterráneo, la vegetación de marismas mareales a bajas elevaciones está sometida al estrés propio de la incidencia mareal y al causado por la marcada estacionalidad climática. En este capítulo se analizan las tolerancias fisiológicas de *S. maritima*, especie nativa de Europa en latitudes templadas, y *S. densiflora*, una especie invasora originaria de latitudes subtropicales Sudamericanas, en un experimento de trasplantes en una localidad de marisma baja en las Marismas del Odiel, bajo clima Mediterráneo y durante 15 meses, al mediodía. Para ello se utilizan medidas de la cinética rápida de la fluoresecencia de la clorofila *a* e intercambio gaseoso (IRGA).

2. Ambas especies mostraron una fuerte capacidad de adaptación de sus aparatos fotosintéticos a las altas temperaturas y elevados niveles de radiación del verano, lo que se reflejó en un aumento del $T_{1/2}$ y una caída de la F_0 , alcanzando las máximas tasas fotosintéticas (A), cercanas a $30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, independientemente de la tasa de conductancia estomática.

3. Además, en ambas especies se registró una fuerte caída de la eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (F_v / F_p) al mediodía en verano comparada con los valores invernales, reflejando posiblemente procesos de fotoinhibición dinámica.

4. A temperaturas del aire cercanas a 15°C y valores de radiación superiores a $500 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ se registró una caída en F_v / F_p en las dos especies. Esta fotoinhibición fue mayor en *S. densiflora* que en *S. maritima*, registrándose mayores tasas de fotosíntesis en la última. Además, la tasa de fotosíntesis neta en *S. densiflora* se correlacionó significativa y negativamente con la temperatura, lo que no ocurrió en *S. maritima*. Estos resultados indican una mayor tolerancia, con menores niveles de estrés, de *S. maritima* frente a las bajas temperaturas acompañadas de altos niveles de radiación típicos de los inviernos mediterráneos. Esto podría limitar la producción de *S.*

densiflora en las marismas mediterráneas que invade durante los periodos más fríos, así como su expansión a latitudes mayores en Europa.

5. Según su tolerancia a la marcada estacionalidad del clima Mediterráneo, *S. maritima* es una especie idónea para trasplantes con el objetivo de frenar la erosión y favorecer la sedimentación, ya que muestra altas tasas de fotosíntesis durante todo el año y bajos niveles de estrés. Finales de primavera parece la época más adecuada para realizar dichos trasplantes, ya que es cuando *S. maritima* comienza a desarrollar mayores tasas fotosintéticas y no suelen producirse avenidas fluviales capaces de desenraizar los trasplantes.

Introducción

Las plantas que habitan en marismas mareales están expuestas a factores ambientales inductores de estrés, como son largos periodos de inundación, sedimentos anóxicos (Brix & Sorrel 1996; Kludze & DeLaune 1996; Capítulo 5) y elevadas salinidades (Broome, Mendelsohn & McKee 1995).

Cuando estas marismas están en zonas de clima Mediterráneo, a las posibles fuentes de estrés antes comentadas, debidas a su posición topográfica en relación con la oscilación mareal, hay que sumarle el estrés propio de la marcada estacionalidad característica de este clima. Entonces, la vegetación está expuesta a potenciales fuentes de estrés tanto en verano como invierno, como son altos niveles de radiación con altas y bajas temperaturas (Fernández-Baco *et al.* 1998; Figueroa *et al.* 1997).

Las marismas andaluzas se encuentran bajo la influencia del clima Mediterráneo. En estas, como ya se ha comentado en capítulos anteriores, cohabitan dos especies del genero *Spartina*: (1) *Spartina maritima* (Curtis) Fernald, una especie nativa de latitudes templadas del continente Europeo (Mobberley 1956), y (2) *Spartina densiflora* Brongn., un neófito Sudamericano proveniente de clima subtropical (Spicher 1984).

En este capítulo testamos la hipótesis de que estas dos especies de *Spartina* responderan de manera diferente a la marcada estacionalidad del clima Mediterráneo. El objetivo de este capítulo es examinar y comparar la tolerancia fisiológica de *S. maritima* y *S. densiflora* a la estacionalidad Mediterránea, en ausencia de competencia, en trasplantes localizados en una marisma baja durante 15 meses. Para ello se utilizaron las siguientes técnicas ecofisiológicas: medidas de fluorescencia de la clorofila e intercambio gaseoso. Estas técnicas, utilizadas conjuntamente, aportan una visión amplia del estado del aparato fotosintético y han sido utilizadas para

examinar los niveles de estrés (Bolhár-Nordenkamp & Öquist 1993, Capítulo 5). Además, se discute cómo las condiciones climáticas podrían afectar el desarrollo de proyectos de restauración y control de la erosión llevados a cabo con estas dos especies en marismas Mediterráneas, y cómo estarían afectando a la invasión de las marismas Europeas por parte de *S. densiflora*.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se desarrollo en las Marismas del Odiel (ver capítulo 2 para descripción). Estas marismas están bajo la influencia de clima Mediterráneo con influencia atlántica, registrándose inviernos templados y húmedos (la temperatura media de Enero es 11°C; las heladas son muy extrañas en zonas costeras), y veranos secos y calurosos (la temperatura media en Agosto es 25°C; las temperaturas máximas están próximas a 40°C). La precipitación media anual esta alrededor de 505.6 mm, con un coeficiente de variacion del 31%. Durante el verano las lluvias son muy escasas, superando claramente la evapotranspiración a las precipitaciones (Nieva & Luque 1995).

TRASPLANTES Y FACTORES AMBIENTALES

Este estudio se realizó sobre los dos puntos de trasplantes situados a mayores elevaciones, entre +1.57 y +1.67 m sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), del transecto de trasplantes descrito en el capítulo anterior. Con esta metodología de trasplantes, suficientemente espaciados (1 m), se evitaba tanto la competencia intraespecífica como la competencia interespecífica. Los trasplantes se realizaron en Octubre de 1997 y los plantones se obtuvieron de una localidad de marisma media (+2.5 m sobre C.H.E.) con potencial rédox de -164 ± 34 mV, pH cercano a 6.6 y conductividad eléctrica del agua intersticial de 10.3 ± 0.4 mS cm⁻¹. El periodo de inundación medio diario en la zona de trasplante analizada osciló entre 15 h 34' y 14 h 18', con una concentración de sulfuros próxima a 0.3 ppm, un potencial rédox comprendido entre -124 mV y -173 mV, pH de 6.8 y la conductividad eléctrica del agua intersticial del sedimento oscilando a lo largo del periodo de estudio entre 4.6 mS cm⁻¹ y 1.7 mS cm⁻¹.

La densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa (PPFD) se registró

con un fotómetro (Licor quantum modelo LI-189), y la temperatura y la humedad relativa del aire con un termohigrómetro (Elka modelo FTM10), simultáneamente a las medidas fisiológicas.

MEDIDAS DE INTERCAMBIO GASEOSO

Una vez que los trasplantes estuvieron bien establecidos, 140 días tras el trasplante, se realizaron medidas de las tasas de fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (G_s) en la segunda hoja accesible más joven de cinco tallos adultos (cada uno de un trasplante diferente elegido al azar) en cada especie durante 13 meses ($n=5$). Las medidas se llevaron a cabo con un analizador portátil de CO_2 por infrarrojos (modelo LCA-3, The Analytical development Co. Ltd.) acoplado a una cámara donde se colocó la hoja a medir (leaf chamber Parkinson-PLC-3N), ambos de la firma ADC. Se procedió según Long y Hällgren (1985), en modo diferencial y circuito abierto, con una densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa de $1600 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ (Long & Hällgren 1993). Todas las medidas se realizaron en días despejados, alrededor del mediodía solar y con nivel de marea baja.

MEDIDAS DE FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA

La cinética rápida de la fluorescencia de la clorofila a se midió en la segunda hoja accesible más joven de dos tallos adultos (elegidos al azar) por trasplante de ambas especies durante 15 meses ($n=10$). Dichas medidas se realizaron con un fluorímetro portátil no modulado (Plant Stress Meter, PSM Mark II, Biomonitor S.C.I. AB, Umea, Sweden) y cubetas apropiadas para mantener las hojas en oscuridad (Biomonitor 1020). Öquist y Wass (1988) ofrecen más detalles sobre este aparato. Las hojas muestreadas se mantuvieron en oscuridad durante 30 minutos antes de realizar las medidas de fluorescencia, sometiéndolas durante dos segundos a un haz de luz actínica de $400 \mu E m^{-2} s^{-1}$.

La fluorescencia basal (F_0), la cual depende de la cantidad y funcionalidad de los complejos antenas captadores de luz del fotosistema II (PSII) y de la integridad funcional de los centros de reacción del PSII (Krause & Weis 1991), fue determinada en primer lugar, tras una estimulación lo suficientemente rápida. A continuación un rayo de luz actínica provocó un pico de fluorescencia (F_p) para la intensidad de radiación utilizada. Entonces, se determinó la mitad del tiempo de transición desde F_0 a F_p ($T_{1/2}$), el cual da información sobre la funcionalidad de los centros de reacción activos del PSII y la cantidad y el estado del conjunto de aceptores de electrones tras

el PSII (Bolh ar-Nordenkampff &  quist 1993). El cociente fluorescencia variable / pico de fluorescencia ($F_v / F_p = (F_p - F_0) / F_p$) fue utilizado como una medida de la eficiencia fotoqu mica potencial del PSII; este par metro est  directamente relacionado con el n mero de centros de reacci n del PSII funcionales ( quist & Chow 1992) y ha sido utilizado para cuantificar fotoinhibici n frecuentemente (ej. Lichtenthaler 1988).

Las variaciones a lo largo del primer a o de muestreo en los par metros de la fluorescencia de la clorofila (F_v / F_p , F_0 , F_p y F_v) se modelaron utilizando la ecuaci n:

$$Y = X_{\max} - (X_{\max} - X_{\min} / 2) * (1 - \cos(2\pi d / 365))$$

donde d es el n mero de d a del a o (comenzando con el 1 de Enero como el d a n mero 1).

AN LISIS ESTAD STICO DE LOS DATOS

Para analizar las relaciones entre las variables ambientales y fisiol gicas se utiliz  el coeficiente de correlaci n de Pearson. La comparaci n de medias de los par metros fisiol gicos se realizaron utilizando el test de Student (t-test) para muestras independientes y el an lisis de varianza de una sola v a (Anova). La homogeneidad de varianza de las series de datos se test  mediante el test de Levene, a un nivel de significaci n del 95%. Cuando la homogeneidad de varianza no se cumpli , incluso despu s de realizar transformaciones de la serie ($1/x$, \sqrt{x}), las medias se compararon mediante el test no param trico de Kruskal-Wallis. Las desviaciones sobre la media se expresaron como error estandar medio (E.S.M.). Los an lisis estad sticos se realizaron utilizando el programa inform tico "SPSS" versi n 9.0 SPSS Inc. (1998).

Resultados

VARIABLES AMBIENTALES

La PPF, la temperatura y la humedad relativa del aire mostraron patrones estacionales claros. Los menores valores de PPF (cerca de $200 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de temperatura del aire (14°C), se registraron en invierno, mientras que los m ximos de PPF ($1800 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y temperatura del aire (33°C), y la humedad relativa m nima

(cerca de 30%) fueron medidos en verano (Fig. 6.1). La temperatura del aire aumentó significativamente con la PPFD ($r^2 = 0.51$, $P < 0.001$, $n = 18$) y disminuyó junto con la humedad relativa ($r^2 = -0.50$, $P < 0.001$, $n = 18$).

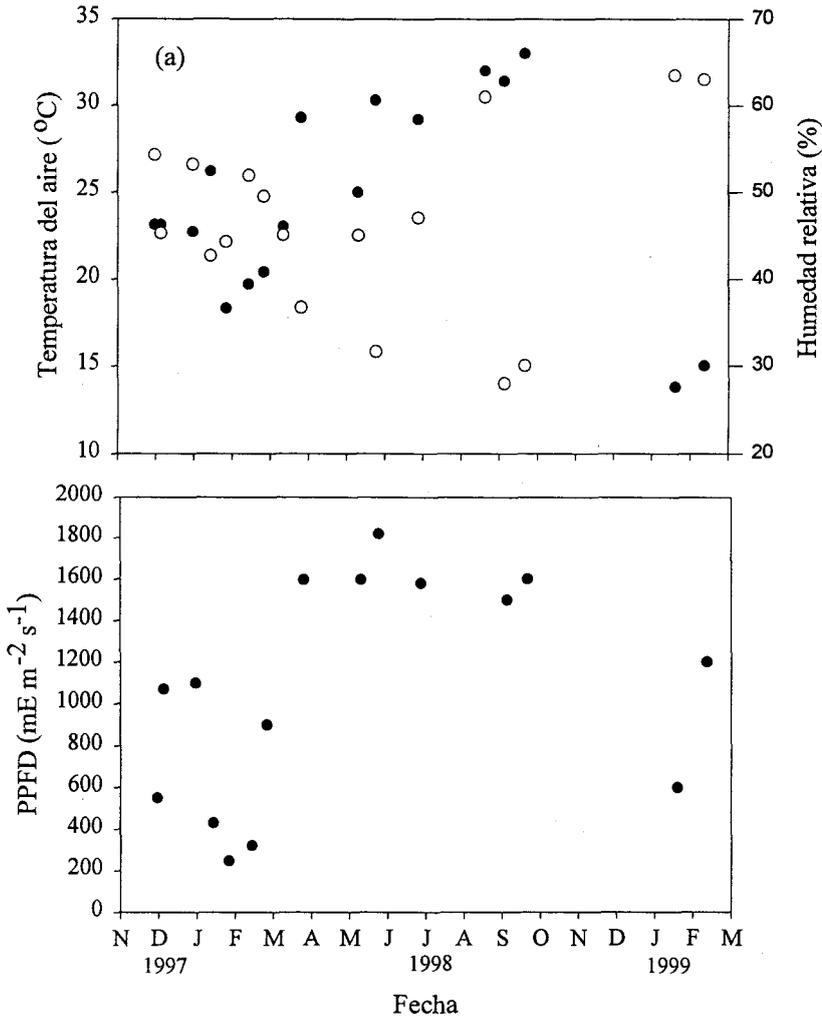


Fig. 6.1. (a) Temperatura (●) y humedad relativa del aire (○), y (b) densidad de flujo de radiación (PPFD) desde Noviembre de 1997 a Febrero de 1999 en las Marismas del Odiel.

INTERCAMBIO GASEOSO

La tasa de fotosíntesis neta de *S. densiflora* estuvo directamente relacionada con la temperatura del aire ($r^2 = -0.75$, $P < 0.012$, $n = 7$), lo que no ocurrió en *S. maritima* ($r^2 = 0.37$, $P < 0.15$, $n = 7$) (Fig. 6.2a). Por otro lado, en ambas especies la tasa de fotosíntesis neta varió significativamente durante el periodo de estudio, alcanzando los máximos durante verano (*S. maritima*, $F = 3.14$, $P < 0.01$; *S. densiflora*, $F = 3.49$, $P < 0.01$).

Este aumento en la tasa fotosintética conforme se acercaba el verano estuvo acompañado por un descenso gradual de la conductancia estomática en ambas especies (Kruskal-Wallis-test; *S. maritima*, $X^2 = 23.05$, d.f. = 6, $P < 0.001$; *S. densiflora*, $X^2 = 23.41$, d.f. = 6, $P < 0.001$).

Durante el primer año de estudio, Gs osciló entre cerca de 270 mmol H₂O m⁻²s⁻¹ y 150 mmol H₂O m⁻²s⁻¹ en *S. maritima*, y entre 225 mmol H₂O m⁻²s⁻¹ y 70 mmol H₂O m⁻²s⁻¹ en *S. densiflora* (Fig.6.3).

S. maritima mostró mayores tasas de fotosíntesis neta que *S. densiflora* durante el estudio ($t = -2.88$; $P < 0.01$). Esta diferencia se debió a los registros de invierno y primera, ya que no hubo diferencias significativas entre ambas especies en el muestreo estival, con tasas de $28 \pm 4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en *S. maritima* y $29 \pm 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en *S. densiflora*. La conductancia estomática fue mayor en *S. maritima* en comparación con *S. densiflora* únicamente en los muestreos de Mayo y Agosto de 1998 (t -test, $P < 0.02$) (Fig. 6.3). Durante el muestreo en el invierno de 1999, con las temperaturas más bajas de todo el estudio, próximas a 15 °C, se registró un cierre estomático en ambas especies, siendo la tasa de fotosíntesis neta en *S. maritima* mayor que en *S. densiflora* ($t = 4.47$, $df = 8$, $P < 0.02$) (Fig. 6.3).

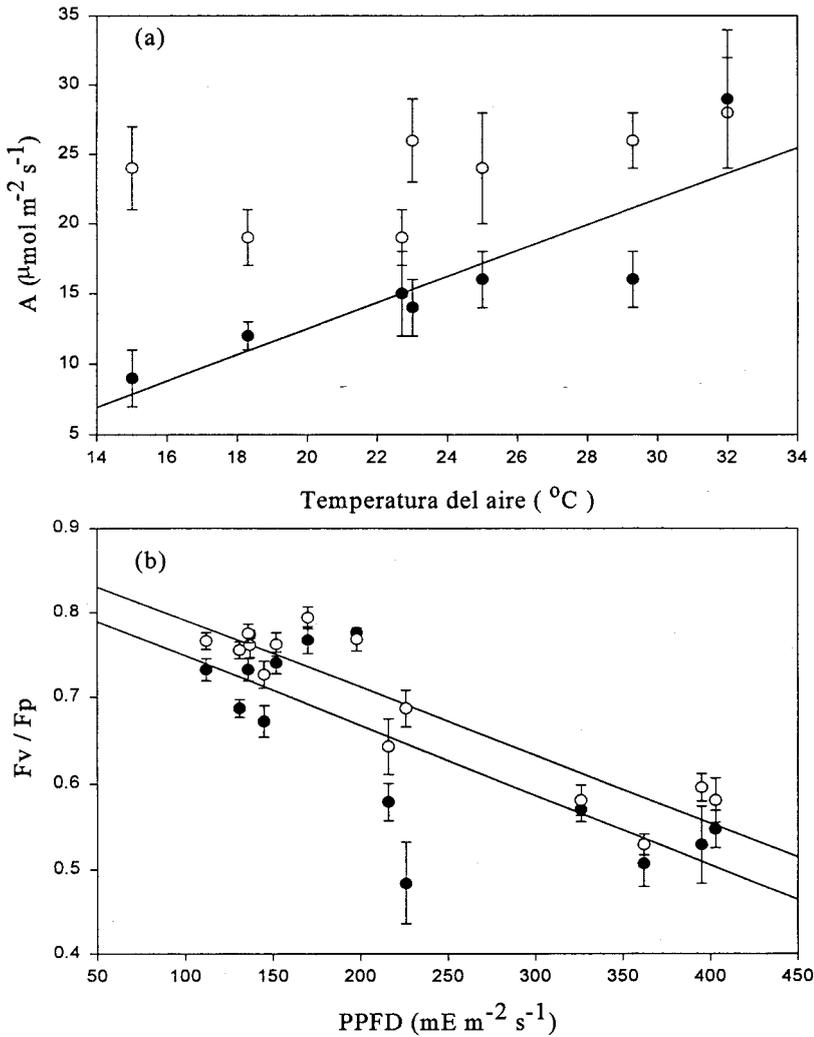


Fig. 6.2. Relaciones lineales entre (a) la temperatura del aire y la tasa de fotosíntesis neta, y (b) la radiación (PPFD) y la eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p) en trasplantes de *S. maritima* (O) y *S. densiflora* (●).

FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA

La eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p) al mediodía alcanzó sus mayores valores durante el invierno (c. 0.75) en ambas especies, cayendo paulatinamente con la llegada del verano (Fig. 5a). El cociente F_v / F_p se correlacionó negativamente con la PPFd en los trasplantes de *S. maritima* ($r^2 = -0.33$, $P < 0.03$, $n = 14$) y *S. densiflora* ($r^2 = -0.49$, $P < 0.005$, $n = 14$) (Fig. 6.2b). *S. maritima* mostró F_v / F_p mayores que *S. densiflora* solo durante los inviernos (t-test; $P < 0.04$), igualándose los registros durante el verano (Fig. 6.4a).

La mitad del tiempo de transición desde F_0 a F_p ($T_{1/2}$) varió marcadamente en ambas especies durante el periodo de estudio, con valores próximos a 150 ms en invierno y 350 ms en verano (Fig. 6.4b). $T_{1/2}$ aumentó con la PPFd en los trasplantes de ambas especies (*S. maritima*, $r^2 = 0.45$, $P < 0.01$, $n = 14$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.46$, $P < 0.01$, $n = 14$), y con la temperatura del aire en *S. maritima* ($r^2 = 0.31$, $P < 0.05$, $n = 14$), no siendo significativa esta tendencia en *S. densiflora* ($r^2 = 0.25$, $P < 0.07$, $n = 14$). Sin embargo, durante los muestreos invernales en *S. maritima* (con temperaturas del aire menores a 26°C), $T_{1/2}$ aumentó cuando la temperatura del aire disminuyó ($r^2 = -0.73$, $P < 0.005$, $n = 9$), mostrando un pico durante los meses de Enero – Febrero, para caer antes del incremento estival. En *S. densiflora*, esta relación no fue significativa ($r^2 = -0.42$, $P < 0.06$, $n = 9$), ya que en el muestreo más frío (15 °C) con alta intensidad de radiación (1200 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) no mantuvo altos valores de $T_{1/2}$ (Fig. 6.4b).

Los máximos de F_0 se registraron en invierno en ambas especies (c. 0.20), cayendo conforme se acercaba el verano hasta cerca de 0.05 (Fig. 6.4c). F_p y F_v mostraron el mismo patrón estacional que F_0 con valores máximos en invierno y mínimos en verano. F_p osciló entre 1.37 y 0.13 en *S. maritima* y 1.14 y 0.12 en *S. densiflora* (Fig. 6.4d). F_0 , F_p y F_v se correlacionaron negativamente con PPFd y $T_{1/2}$, y positivamente entre ellos en los trasplantes de ambas *Spartina* (Tabla 1).

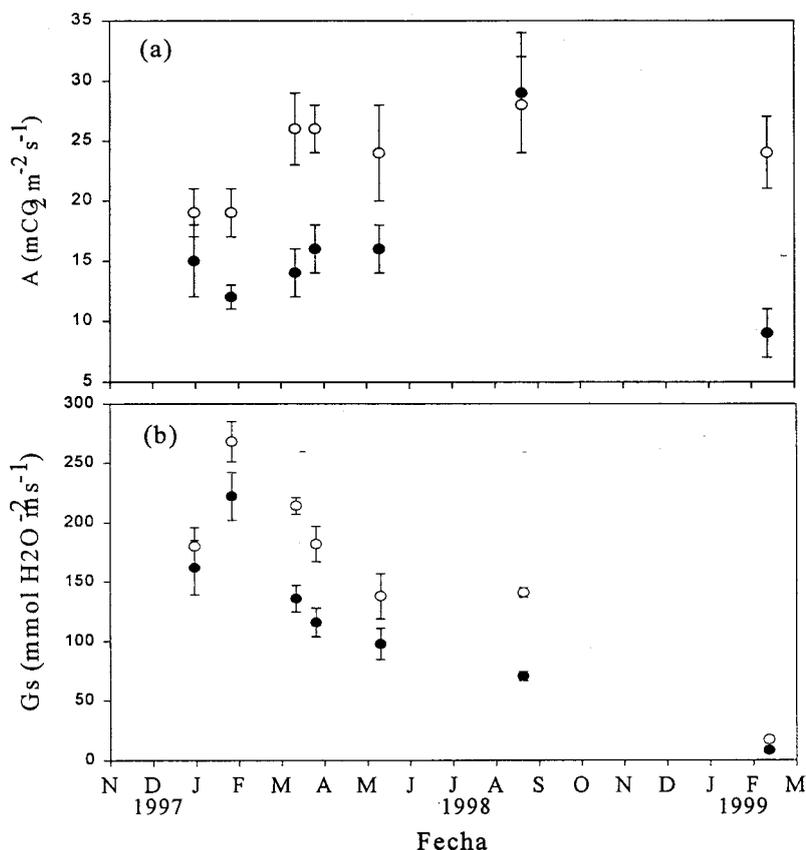


Fig. 6.3. (a) Tasa de fotosíntesis neta (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y (b) conductancia estomática (G_s) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en trasplantes de *S. maritima* (O) y *S. densiflora* (●) desde Diciembre de 1997 a Febrero de 1999 en las Marismas del Odiel.

	<i>S. maritima</i>			<i>S. densiflora</i>		
	F0	Fp	Fv	F0	Fp	Fv
PPFD	-0.368*	-0.445**	-0.475**	-0.542**	-0.634**	-0.624**
$T_{1/2}$	-0.872***	-0.841***	-0.824***	-0.773***	-0.597**	-0.543*
F0		+0.964***	+0.947***		+0.837***	+0.767***
Fp			+0.998***			+0.992***

Tabla 6.1 Coeficientes de correlación de Pearson entre PPFD, la fluorescencia basal (F0), la fluorescencia pico (Fp), la fluorescencia variable (Fv) y la mitad del tiempo de transición desde F0 a Fp ($T_{1/2}$) en trasplantes de *S. maritima* y *S. densiflora* en las Marismas del Odiel. * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$.

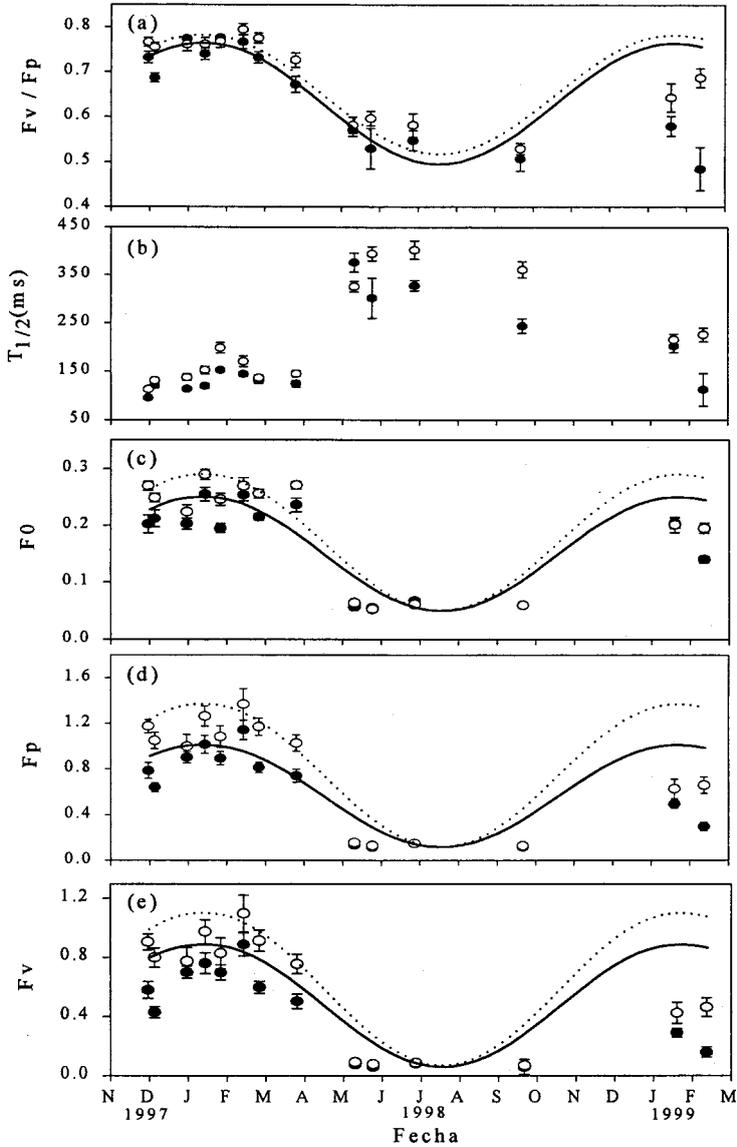


Fig. 6.4. (a) Eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p), (b) mitad del tiempo de transición de F_0 a F_p ($T_{1/2}$), (c) fluorescencia basal (F_0), (d) fluorescencia pico (F_p), y (e) fluorescencia variable (F_v) en trasplantes de *S. maritima* (O) y *S. densiflora* (●) durante el periodo de estudio. La dinámica de los parámetros de la fluorescencia de la clorofila durante el primer año se muestra según la ecuación: $Y = (X_{\max} - (X_{\max} - X_{\min}) / 2) * (1 - \cos(2\pi d / 365))$, donde: d = N° de día (*S. maritima*; *S. densiflora* —). Ajustes de las regresiones no lineales: (a) *S. maritima*, $r^2 = 0.98$, $P < 0.001$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.98$, $P < 0.001$, (c) *S. maritima*, $r^2 = 0.98$, $P < 0.002$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.98$, $P < 0.002$, (d) *S. maritima*, $r^2 = 0.45$, $P < 0.05$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.68$, $P < 0.03$, y (e) *S. maritima*, $r^2 = 0.57$, $P < 0.04$; *S. densiflora*, $r^2 = 0.56$, $P < 0.04$.

Discusión

La vegetación en las marismas mareales está expuesta a factores ambientales potencialmente estresantes derivados de la inundación mareal (Kludze & DeLaune 1996; Castillo *et al.* 2000). Cuando estas marismas se encuentran en clima Mediterráneo, a estas posibles fuentes de estrés hay que añadirle aquellas producto de la fuerte estacionalidad climática (Fernández-Baco *et al.* 1998). La estacionalidad del clima Mediterráneo ha sido evidenciada en este capítulo en las variaciones temporales de variables ambientales como la intensidad de radiación o la temperatura del aire. Los inviernos fueron templados y el verano caluroso y con altas intensidades de radiación. Esta fuerte estacionalidad conlleva limitaciones potenciales en el rendimiento de las especies de gramíneas Mediterráneas (Fernández Alés, Laffarga, & Ortega 1993).

Ambas especies de *Spartina* mostraron una alta capacidad de aclimatación de sus aparatos fotosintéticos a las altas temperaturas con altos niveles de radiación del verano. Esta aclimatación se reflejó en: (1) un aumento significativo del $T_{1/2}$ durante el verano, doblando los valores invernales y aumentando con la intensidad de la radiación en ambas especies. Esto permitiría un mejor uso de la radiación solar incidente al aumentar la transmisión de energía entre fotosistemas; (2) un descenso de F_0 conforme aumentaron los niveles de radiación; esta respuesta indica una mejora en la transmisión de la energía de excitación desde los complejos antenas receptores a los fotosistemas (Bolhár-Nordenkampf & Öquist 1993; Krause & Weis 1991). Conjuntamente, un aumento del $T_{1/2}$ y descensos de F_0 y F_v , indican un aumento en la caída de la fluorescencia debida a procesos metabólicos no relacionados directamente con la fotosíntesis (“quenching” no fotosintético) (Bolhár-Nordenkampf *et al.* 1989), a través de transmisión rápida de energía del PSII al PSI y mecanismos de disipación de energía, con rutas metabólicas alternativas como el ciclo de las xantofilas (Griffiths & Maxwell 1999). Mecanismos de aclimatación al estrés potencial del verano como los enumerados anteriormente permitieron a ambas especies mostrar las mayores tasas de fotosíntesis neta durante el estío. Estos resultados contrastan con las caídas en la tasa fotosintética descritas en otros ecosistemas Mediterráneos durante los periodos más cálidos y secos (Lange, Tenhunen & Beyschlag 1985). Estas altas tasas fotosintéticas permitirían a estas especies habitar en marismas bajas, incluso bajo una fuerte limitación del tiempo disponible para realizar fotosíntesis debida a la inundación mareal (Capítulo 5).

La eficiencia fotoquímica potencial (F_v / F_p) al mediodía disminuyó fuertemente durante el verano en ambas especies, paralelamente a un aumento en los niveles de

radiación. Las características de esta fotoinhibición respondieron a las de la fotoinhibición dinámica (Epron, Dreyer & Breda 1992; Figueroa *et al.* 1997), ya que fue un proceso gradual y reversible que no produjo daños permanentes en los fotosistemas (datos no mostrados) (Long, Humphries & Falkowski 1994), permitiendo altas tasas fotosintéticas. Esta fotoinhibición comenzaría cuando los trasplantes emergieran durante el día, para desaparecer cuando fueran inundados de nuevo.

Por otro lado, la conductancia estomática al mediodía disminuyó gradualmente en las dos especies desde invierno a verano (hasta alcanzar $70 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *S. densiflora*). Ya que la tasa de conductancia estomática no estuvo relacionada directamente con ninguna variable climática, este descenso estival no pudo ser explicado por las variaciones de ninguna de dichas variables únicamente. El descenso de la conductancia estomática durante el verano en clima Mediterráneo ha sido descrita en otros ecosistemas (Tenhunen *et al.* 1987), en *S. densiflora* en las Marismas del Odiel (Nieva 1996) y en *Spartina patens* en las marismas del Golfo de Méjico (Pezeshki, DeLaune & Patrick 1987). La causa de este descenso en la conductancia estomática al mediodía debe buscarse en el aumento de la temperatura y el descenso de la humedad relativa del aire, que provocarían el cierre de los estomas como respuesta a un posible estrés hídrico (Turner, Schulze & Gollan 1984). Este cierre estomático no conllevó una caída en la asimilación de CO_2 , indicando una escasa interdependencia entre la tasa fotosintética y la conductancia estomática propia de especies con un metabolismo de asimilación de carbono C_4 , tal y como apuntaron Pezeshki *et al.* (1987) para *S. patens*.

La alta capacidad de aclimatación al verano contrastó con la fotoinhibición sufrida por ambas especies durante los muestros del invierno de 1999, cuando se registraron las temperaturas más bajas de todo el estudio (c. 15°C) junto con altos niveles de radiación ($\text{PPFD} > 500 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$). A pesar de esta fotoinhibición (descenso del cociente F_v / F_p), la cual ha sido descrita en otras especies (Gauslaa & Solhaug 1996), no se registraron daños importantes en el PSII (Öquist & Huner 1991).

En *S. maritima*, la presencia de una coloración rojiza en sus hojas, un descenso de F_p en comparación con el invierno anterior, y altos registros de $T_{1/2}$, el cual aumentó al descender la temperatura, sugieren la activación de mecanismos fotoprotectores como la producción de carotenos, que implica una caída en la eficiencia fotoquímica potencial del PSII (Maxwell, Griffiths & Young 1994). Esta producción de carotenos podría estar relacionada con la disipación de energía mediante emisión de calor, a través del ciclo de las xantofilas, como un mecanismo de adaptación para evitar daños en los fotosistemas. La fotoinhibición invernal a bajas temperaturas fue menor en *S. maritima* que en *S. densiflora*, la cual no fue capaz de

mantener altos niveles de $T_{1/2}$ con bajas temperaturas y alta intensidad de radiación, registrando tasas fotosintéticas significativamente menores. Además, la tasa fotosintética en *S. densiflora* se correlacionó directamente con la temperatura disminuyendo significativamente a temperaturas bajas, lo que no ocurrió en *S. maritima*. Estos resultados ponen de manifiesto la menor capacidad de aclimatación de *S. densiflora* frente a bajas temperaturas con altos niveles de radiación propias del clima Mediterráneo. Esta diferencia interespecífica en la tolerancia fisiológica al invierno Mediterráneo refleja los orígenes tan contrados de las especies estudiadas: *S. maritima* es una especie nativa de latitudes templadas de Europa, mientras que *S. densiflora* es una invasora proveniente de latitudes subtropicales Sudamericanas (Nieva 1996).

Confirmando nuestra hipótesis inicial de trabajo, *S. densiflora* en clima Mediterráneo respondió frente a la estacionalidad de manera diferente que *S. maritima*, mostrando mayores niveles de estrés y menores tasas de asimilación de CO_2 durante periodos fríos y soleados. Esta falta de adaptación podría limitar la producción de *S. densiflora* durante los periodos más fríos en las marismas Europeas que invade, mientras que *S. maritima* mantendría altos niveles de productividad durante todo el año.

Además, la expansión de *S. densiflora* hacia latitudes mayores en el continente Europeo podría verse limitada por temperaturas más bajas. Por otro lado, el cambio climático global, que implica un aumento de las temperaturas en latitudes medias (Wigley & Barnett 1990), podría favorecer la expansión de *S. densiflora* en las marismas Europeas.

Según su tolerancia a la marcada estacionalidad del clima Mediterráneo, *S. maritima* es una especie idónea para utilizar en trasplantes con el objetivo de frenar la erosión y favorecer la sedimentación en zonas de marisma baja, ya que como se ha comentado anteriormente muestra altas tasas de fotosíntesis durante todo el año y bajos niveles de estrés. Sin embargo, *S. densiflora* sufre mayores niveles de estrés y muestra menores tasas fotosintéticas durante el invierno.

Finales de primavera, meses de Abril, Mayo y Junio, parece la época mas adecuada para realizar dichos trasplantes, ya que es cuando, por ejemplo, *S. maritima* parece encontrarse más cerca de su óptimo fisiológico. Realizando los trasplante en esta época se disminuiría el tiempo de estrés post-trasplante y se evitarían la mayoría de las avenidas fluviales con fuerte capacidad erosiva que pueden llegar a desenraizar los trasplantes (observación directa de campo).

Evolución de la senescencia en plantas clonales: el caso de *Spartina densiflora* y *Spartina maritima* en un gradiente altitudinal de marisma mareal

Resumen

1. Mediante el modelado del crecimiento en plantas clonales se ha inferido que altas tasas de crecimiento clonal con bajas tasas de reproducción sexual permiten a estas plantas no padecer senescencia. Las marismas mareales aparecen como lugares adecuados para experimentar en este sentido, ya que el crecimiento clonal en ellas depende de las condiciones ambientales. Por otro lado, las variaciones en el ciclo de vida en especies emparentadas aporta una oportunidad interesante a la hora de examinar cómo la selección natural actúa sobre las diferentes características vitales y modela la reproducción.

2. En este capítulo se midió el crecimiento clonal, la reproducción sexual y la supervivencia en poblaciones naturales establecidas desde semillas y en un experimento de trasplantes en dos especies clonales emparentadas (*Spartina densiflora* y *Spartina maritima*), con estrategias reproductoras y formas de crecimiento muy contrastadas, en diferentes elevaciones del gradiente mareal durante más de tres años, en las Marisma del Odiel. Además, se midieron variables ambientales, como el periodo de inundación, el potencial rédox y la conductividad eléctrica en el sedimento.

3. El crecimiento clonal aumentó con la elevación, conforme las condiciones ambientales fueron menos estresantes, y fue acompañado por un descenso en la probabilidad de mortandad de los “genets” en ambas especies, permitiendo que los clones situados a mayores elevaciones no experimentaran senescencia. Estos resultados confirman las predicciones de los modelos de crecimiento clonal. La reproducción sexual también aumentó con la elevación en las dos *Spartina*.

4. *S. densiflora* mostró una reproducción sexual mayor en las elevaciones más altas antes de morir. La reproducción sexual fue esencial para mantener poblaciones simpátricas en *S. densiflora* en zonas de marisma baja. Los individuos de esta especie con cociente reproducción sexual / asexual alto obtendrían un rendimiento mayor. Sin embargo, en *S. maritima*, una especie con semillas no viables, el rendimiento dependería totalmente de su capacidad de reproducción asexual. Así, “genets” con

altas tasas de crecimiento clonal a largas distancias, y poca inversión en reproducción sexual, tendrían un rendimiento mayor.

5. Estos resultados ponen de manifiesto que existe potencial para una especialización a través de procesos de selección evolutiva de diferentes fenotipos presentes en respuesta a la variación de las condiciones ambientales. Esta especialización podría conducir, a través de polimorfismo genéticos existentes en las poblaciones, al origen de ecotipos de ambas especies de *Spartina* a lo largo de gradientes ambientales. Además, sugieren la existencia de incompatibilidades evolutivas (“tradeoffs”) entre la reproducción sexual y la propagación asexual. Dos especies emparentadas podrían evolucionar de maneras diferentes bajo las mismas condiciones ambientales, sugiriendo que los procesos de selección natural no actúan independientemente de las características de los ciclos de vida de los individuos.

Introducción

Las plantas clonales (“genets”), las cuales producen unidades potencialmente independiente y genéticamente idénticas (“ramets”), pueden vivir durante largos periodos de tiempo (Vasek 1980; Schlapfer & Fischer 1998; Laberge, Payette & Bousquet 2000). El mantenimiento de una tasa de producción de ramets mayor que la de mortalidad de los mismos conduciría a una baja probabilidad de mortalidad del genet (Cook 1983). Gardner y Mangel (1997), usando un modelo basado en una matriz de transición de estados de desarrollo, analizaron la senescencia en los organismos clonales; altas tasas de crecimiento clonal (reproducción asexual) y bajas tasas de reproducción sexual conducirían, según este modelo, a una selección en contra del desarrollo de la senescencia. Así, aquellas plantas clonales en las que la se favorecieran en el transcurso de su evolución altas tasas de crecimiento clonal, disminuyendo la reproducción sexual, alcanzarían largos periodos de vida, sin senescer. Por otro lado, se ha propuesto que existen presiones selectivas opuestas (“trade-off”) entre la reproducción sexual y la asexual (Eriksson 1997).

Las marismas mareales aparecen como ecosistemas apropiados para investigar en esta dirección, ya que se ha demostrado, mediante experimentos de trasplantes, que el crecimiento clonal depende de las condiciones ambientales (Bertness 1991; Wilsey, Mckee & Mendelssohn 1992; Trnka & Zedler 2000; Capítulo 5).

Por otro lado, las variaciones en el ciclo de vida en especies emparentadas aportan una oportunidad interesante a la hora de examinar cómo la selección natural actúa sobre el ciclo de vida, modelando las estrategias reproductivas (Omori, Shiraishi

& Hara 1997; Yund, Marcum & Stewart Savage 1997). Este es el caso de *Spartina densiflora* y *Spartina maritima*. Como se ha comentado en capítulos anteriores, *S. densiflora* posee altas tasas de producción de semillas y de establecimiento de plántulas, creciendo en clones muy densos (Figuroa & Castellanos 1988; Kittelson & Boyd 1997), mientras que *S. maritima* se reproduce solo asexualmente por rizomas y crece en clones poco densos (Cooper 1993; Castellanos *et al.* 1994, 1998).

Este capítulo tiene como objetivo principal analizar empíricamente como el crecimiento clonal y la reproducción sexual interactúan y determinan la capacidad de estas dos especies de *Spartina* para evitar la senescencia, una cualidad muy importante a la hora de llevar a cabo trabajos de restauración y control de la erosión con dichas especies. Los objetivos específicos fueron examinar (1) el crecimiento clonal, (2) la reproducción sexual y (3) la supervivencia, en poblaciones naturales y en un experimento de trasplantes, de *S. densiflora* y *S. maritima* en diferentes elevaciones de una marisma mareal durante más de tres años. En especies clonales como estas, la supervivencia y el crecimiento son buenos indicadores del rendimiento a largo plazo, el cual puede ser relacionado con fuerzas selectivas en el medio ambiente (Pedersen & Tuomi 1995). Variables físico-químicas ambientales como el periodo de inundación, el potencial rédox y la conductividad eléctrica en el sedimento fueron analizadas paralelamente a las medidas biológicas.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevo a cabo en las Marismas del Odiel (ver Capítulo 2 para su descripción).

POBLACIONES NATURALES DE *S. densiflora*

Clones de *S. densiflora*, con 6-90 tallos, fueron individualmente marcados en dos poblaciones monoespecíficas, establecidas naturalmente desde semillas, con densidades menores a 1 clon m⁻².

La "población 1" se marcó el 20 de Febrero de 1997, y estaba compuesta de 23 clones que crecían a lo largo de una planicie intermareal localizada en el canal principal del estuario, el Canal del Padre Santo. Estos clones se agruparon, para el análisis de los datos, según la altura a la que se encontraban en la planicie intermareal.

La “población 2” se marcó el 11 de Octubre de 1996, y en ella se escogieron 10 clones situados a la misma elevación en una marisma media en la orilla opuesta del mismo canal que la población 1.

No se marcó ningún clon de *S. maritima*, ya que no se encontraron poblaciones naturales de esta especie cerca de la zona de estudio.

EXPERIMENTO DE TRASPLANTE

Se realizaron trasplantes de *S. maritima* y *S. densiflora* el 10 de Julio de 1997, en un transecto paralelo al descrito en el Capítulo 5 y a la población 1, a lo largo de 50 m, con 6 puntos de trasplante localizados cada 10 m, siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 5. Los clones de ambas especies se obtuvieron en la misma localidad que para el experimento de trasplante del Capítulo 5, siguiendo las mismas prioridades, y con un número de tallos vivos comprendido entre cinco y veinticinco. La altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), el potencial rédox y la conductividad eléctrica se midieron en dicho lugar de origen.

MEDIDAS DE LA MATRIZ AMBIENTAL

La altura sobre el C.H.E. se midió a lo largo de la planicie intermareal donde estaban situados la población natural 1 y el experimento de trasplantes, y en la marisma media donde se encontraba la población 2, mediante un teodolito (Leica NA 820) y tomando como referencia el nivel de bajamar. El periodo de inundación medio diario se calculó utilizando las tablas de mareas para cada elevación.

La conductividad eléctrica del agua intersticial del sedimento se determinó en el laboratorio con un conductímetro y su sistema de electrodo (Crison 522), en mezclas homogéneas de 1:1 (sedimento : agua destilada); el potencial rédox del sedimento se determinó en el campo mediante un medidor portátil y su electrodo (Crison pH/mV p-506). Las medidas se realizaron a una profundidad de entre 0 y 10 cm (la zona con más raíces vivas), en agitación continua, durante las primaveras de 1997 y 1999 (potencial rédox, n = 30; conductividad, n = 20).

REPRODUCCION ASEXUAL, SEXUAL Y SUPERVIVENCIA

Todas las medidas descritas a continuación se realizaron sobre cada uno de los clones de ambas especies en el transecto de trasplantes, así como en los clones de *S. densiflora* en las dos poblaciones naturales, desde que fueron marcados o

trasplantados hasta Septiembre de 2000. La reproducción asexual se cuantificó como el incremento neto del número de tallos vivos durante el periodo de estudio, el crecimiento relativo máximo del número de tallos vivos y la producción de nuevos tallos en meristemas axilares. El crecimiento relativo máximo del número de tallos se calculó como el incremento neto máximo en el número de tallos por día, dividido entre el número inicial de tallos. La reproducción sexual se cuantificó como la proporción de tallos vivos y clones que florecieron. La supervivencia de los clones se midió como la proporción de clones muertos al final del estudio (Septiembre de 2000) y la duración de la vida de los clones. Un clon se consideró “muerto” cuando no tenía ningún tallo verde.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa SPSS versión 9.0 (SPSS Inc.). El coeficiente de correlación de Pearson fue utilizado para explorar relaciones entre variables de la matriz ambiental y de los clones. Las medidas en los clones se compararon mediante Mann-Whitney U test y análisis de varianza de una sola vía (Anova). Las diferencias mínimas significativas (LSD) fueron calculadas solo cuando el test de Fisher fue significativo al 95%. La homogeneidad de varianza de las series de datos se exploró con el test de Levene ($P < 0.05$).

Resultados

MATRIZ MEDIOAMBIENTAL

En las planicie intermareal, los clones de *S. densiflora* de la población 1 se localizaron a alturas comprendidas entre +1.43 y +1.93 m sobre el C.H.E. En esta misma planicie mareal, el transecto de trasplantes se extendió en un rango vertical de 81 cm, entre +1.41 m y +1.85 m. El periodo de inundación en la planicie intermareal osciló entre 21 h 10 min día⁻¹ a +1.04 m C.H.E. y 11 h 50 min día⁻¹ a +1.93 m C.H.E.. La elevación en la marisma media donde se encontraba la población natural 2 fue +2.61 m C.H.E., con un periodo de inundación medio de 5 h 22 min día⁻¹ (Fig. 7.1).

El potencial rédox del sedimento aumentó con la altura, a la vez que disminuía el periodo de inundación medio diario, desde -240 mV en el punto más bajo de la planicie intermareal hasta -110 mV en la marisma media ($r^2 = 0.852$, $P < 0.003$) (Fig. 7.1). La conductividad eléctrica no varió significativamente con al elevación,

oscilando entre 2.8 mS cm^{-1} , registrado en la zona baja de la planicie intermareal y la marisma media y 2.2 mS cm^{-1} , en la zona más elevada de la planicie (Tabla 7.1).

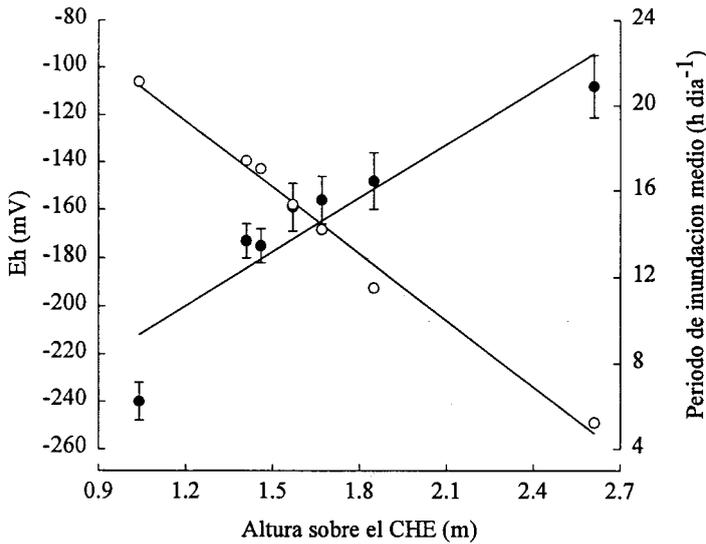


Fig. 7.1 Potencial redox (Eh) en la zona de raíces vivas (0-10 cm) (●), y periodo de inundación medio diario (□) en relación con la altura sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.). Los valores son medias \pm E.S.M. (n = 30). Ecuaciones de regresión (n = 6): Eh, $y = -289.85 + 74.93 x$; periodo de inundación, $y = 31.64 - 10.31 x$.

Altura sobre C.H.E. (m)	Conductividad (mS cm^{-1}) (0-10 cm)
+1.04	2.6 ± 0.1
+1.41	2.8 ± 0.1
+1.46	2.4 ± 0.1
+1.57	2.2 ± 0.1
+1.67	2.2 ± 0.1
+1.85	2.1 ± 0.1
+2.61	2.7 ± 0.2

Tabla 7.1 Conductividad eléctrica en la zona de raíces vivas (0-10 cm) del sedimento a diferentes alturas sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.) en las Marismas del Odiel en Mayo y Junio de 1999. Los valores son medias \pm E.S.M. (n = 20).

En la localidad donde se extrajeron los clones para el trasplante se registró una elevación de +2.5 m sobre el C.H.E., potencial rédox de -164 ± 34 mV y conductividad eléctrica de 10.3 ± 0.4 mS cm⁻¹ (0 – 10 cm) en Junio de 1997.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

En la elevación más baja del transecto de trasplantes, el número de tallos vivos disminuyó en ambas especies desde el inicio del experimento. Los clones de *S. densiflora* y *S. maritima* que murieron durante el estudio, tanto en las poblaciones naturales como en los trasplantes, alcanzaron el máximo número de tallos vivos en Julio de 1998, coincidiendo con el comienzo de la floración en *S. densiflora* (Fig. 7.2 y 7.3).

El crecimiento máximo del número de tallos aumentó con la altura, en las poblaciones naturales de *S. densiflora* ($r^2 = 0.90$, $P < 0.01$, $n = 5$), y en los trasplantes, linealmente en *S. densiflora* ($r^2 = 0.91$, $P < 0.003$, $n = 6$) y exponencialmente en *S. maritima* ($r^2 = 0.99$, $P < 0.01$, $n = 6$) (Fig. 7.4a). Además, fue significativamente mayor en *S. maritima* que en *S. densiflora* a lo largo del transecto de trasplante (Mann-Whitney U test, $U = 231.00$, $P < 0.005$), mientras que no se registraron diferencias entre los clones de *S. densiflora* trasplantados y los de las poblaciones naturales (Mann-Whitney U test, $U = 119.00$, $P < 0.485$).

En la población natural de *S. densiflora* situada a mayor elevación (+2.61 m C.H.E.) se registró la activación de meristemos axilares, en tallos adultos de siete clones, que produjeron ramilletes de tallos (4 ± 1 tallos meristemo⁻¹) en Agosto de 1998.

REPRODUCCIÓN SEXUAL

S. densiflora floreció en todas las elevaciones durante Verano - Otoño de 1998, antes de morir, excepto en los tres puntos de trasplantes más bajos (Fig. 7.2 y 7.3). El número medio de clones espigados aumentó con la altura en las poblaciones naturales, aunque la correlación no llegó a ser significativa ($r^2 = 0.84$, $P < 0.08$, $n = 4$), y en los clones vivos del transecto de trasplantes ($r^2 = 0.98$, $P < 0.03$, $n = 3$), oscilando entre 43 y 100 %. Además, se registró una mayor proporción de tallos vivos espigados en las elevaciones más altas en las poblaciones naturales ($F = 11.84$, d.f. = 25, $P < 0.0001$), y en los trasplantes situados a +1.85 m C.H.E. comparados con aquellos a +1.57 m C.H.E. ($F = 5.23$, d.f. = 13, $P < 0.02$; LSD, $P < 0.01$). En la marisma media, todos los

clones de *S. densiflora* florecieron todos los años (Tabla 7.2). Los trasplantes de *S. maritima* solo florecieron en la mayor elevación, en Varano de 2000, con el 100 % de los clones floreciendo solo con un 1 % de sus tallos vivos (Tabla 7.2).

SUPERVIVENCIA

Todos los clones de *S. densiflora* en las poblaciones naturales a alturas inferiores a +2.61 m C.H.E. murieron antes de Septiembre de 1999, alrededor de 42 meses después de su establecimiento mediante semillas, excepto un clon a +1.93 m C.H.E. que sobrevivió hasta el final del estudio con 4 tallos. En la marisma media (+2.61 m C.H.E.), todos los clones sobrevivieron hasta el final del estudio (Tabla 7.3).

Todos los clones de ambas especies murieron en el punto de trasplante más bajo (+1.04 m C.H.E.), 4 meses después del trasplante (Fig. 7.3). *Spartina densiflora* no sobrevivió en ningún punto de trasplante tras dos años, mientras que *S. maritima* lo hizo en las tres elevaciones mayores (Tabla 7.3), muriendo alrededor de 700 días tras el trasplante a +1.41 m y +1.46 m sobre el C.H.E. (Fig. 7.3).

El periodo de supervivencia aumentó con el crecimiento máximo del número de tallos vivos en los clones de *S. densiflora* de las poblaciones naturales ($r^2 = 0.94$, $P < 0.005$, $n = 5$) y los trasplantes, linealmente en *S. densiflora* ($r^2 = 0.64$, $P < 0.057$, $n = 6$) y con una respuesta hiperbólica en *S. maritima* ($r^2 = 0.97$, $P < 0.005$, $n = 6$) (Fig. 7.4 b).

Discusión

La probabilidad de mortalidad de un "genet" disminuye al aumentar su tasa de producción de ramets por encima de la tasa de mortalidad de los mismos (Cook 1983). Las dos especies estudiadas en este capítulo, *S. densiflora* y *S. maritima*, son plantas clonales, las cuales se reproducen asexualmente mediante un sistema de tallos subterráneos o rizomas, desarrollando unidades potencialmente independiente. Este estudio pone de manifiesto empíricamente como el crecimiento clonal y la reproducción sexual determinan la capacidad de los organismos clonales para evitar la senescencia. Se discuten cómo las presiones selectivas presentes en el medio ambiente podrían actuar sobre las características del ciclo de vida de dichas especies en marismas mareales.

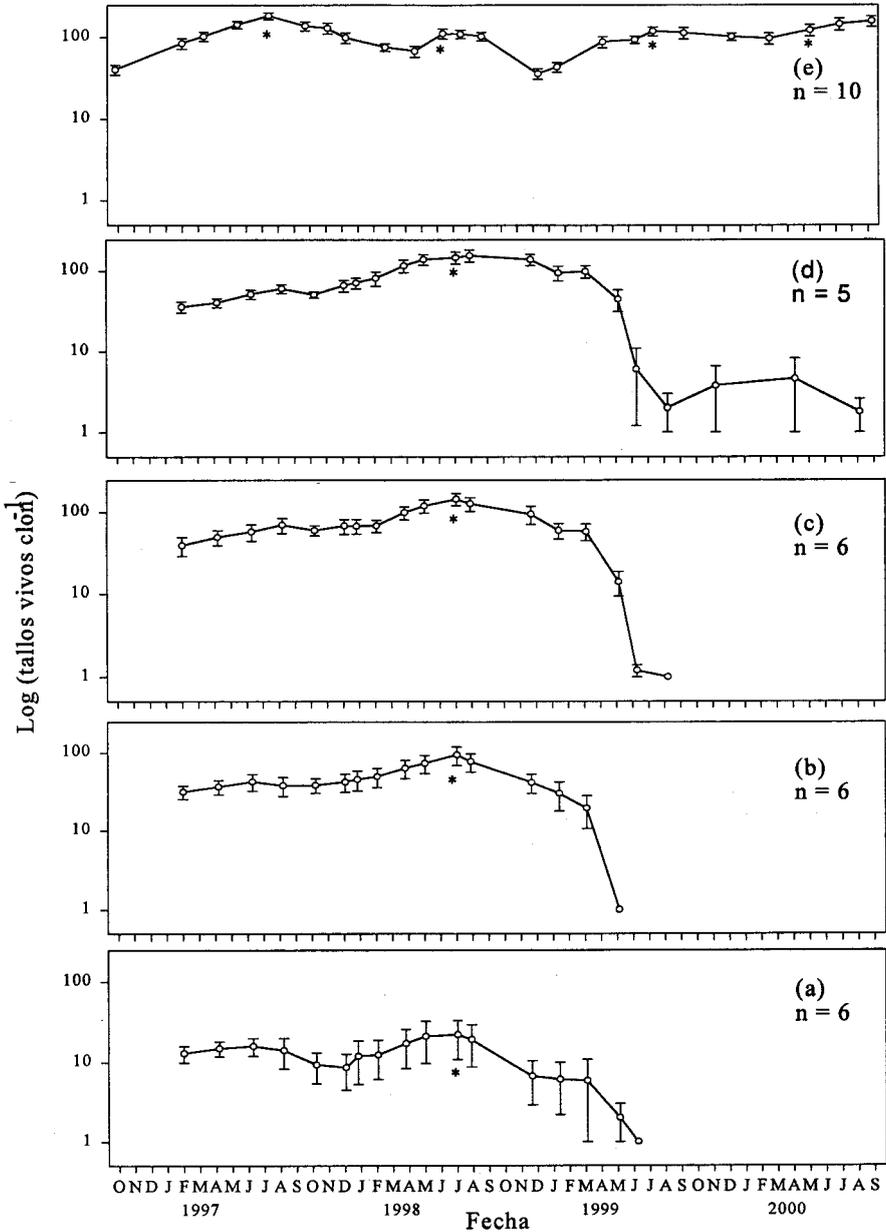


Fig. 7.2 Número de tallos vivos por clón (en escala logarítmica) en poblaciones naturales de *Spartina densiflora* establecidas mediante semillas en cinco elevaciones ((a) + 1.43 m, (b) +1.51 m, (c) +1.62 m, (d) +1.93 m, (e) +2.61 m over SHZ) en las Marismas del Odiel, desde Octubre de 1996 a Septiembre de 2000. Los valores son medias \pm E.S.M. * Comienzo de la floración.

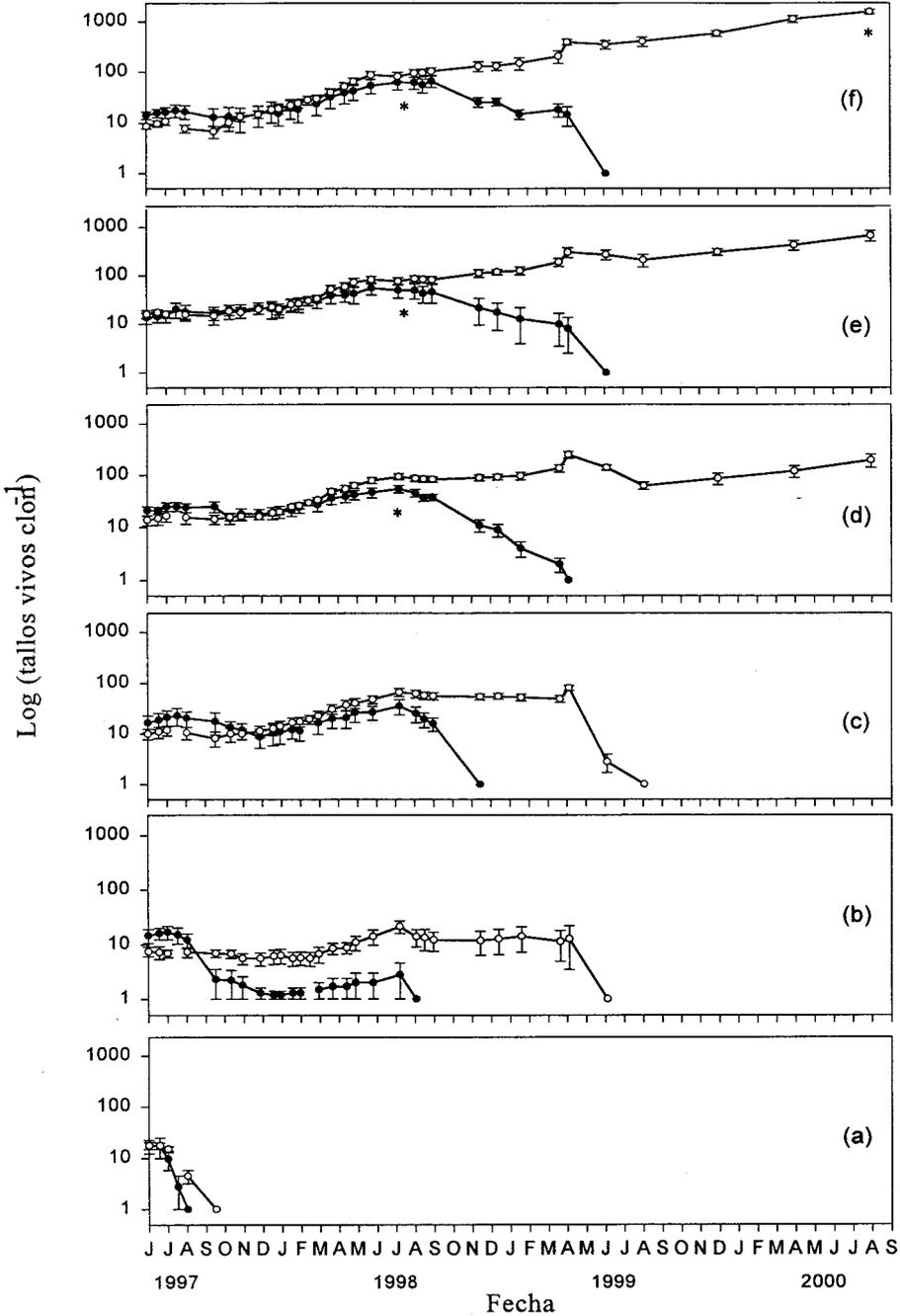


Fig. 7.3 Número de tallos vivos por clon (en escala logarítmica) en *S. maritima* (□) y *S. densiflora* (●), en seis elevaciones en el transecto de trasplantes ((a) +1.04 m, (b) +1.41 m, (c) +1.46 m, (d) +1.57 m, (e) +1.67 m, (f) +1.85 m C.H.E.), desde Junio de 1997 a Agosto de 2000. Los valores son medias ± E.S.M. * Comienzo de la floración.

Especie	Poblaciones	Altura (m)	Tallos espigados por clon (%) (Clones espigados (%))			
			1997	1998	1999	2000
<i>Spartina maritima</i>	Trasplantes	+1.04	0	-	-	-
		+1.41	0	0	0	-
		+1.46	0	0	0	-
		+1.57	0	0	0	0
		+1.67	0	0	0	0
		+1.85	0	0	0	1 ± 0 (100)
<i>Spartina densiflora</i>	Trasplantes	+1.04	0	-	-	-
		+1.41	0	0	-	-
		+1.46	0	0	-	-
		+1.57	0	8 ± 4 (50)	-	-
		+1.67	0	24 ± 9 (75)	0	-
		+1.85	0	48 ± 11 (100)	0	-
	Población natural 1	+1.43	0	2 ± 1 (43)	0	-
		+1.51	0	3 ± 2 (60)	0	-
		+1.62	0	32 ± 8 (86)	0	-
		+1.93	0	24 ± 4 (100)	0	0
Población natural 2	+2.61	52 ± 5 (100)	26 ± 4 (100)*	34 ± 5 (100)	19 ± 3 (100)	

Tabla 7.2 Tallos espigados por clon (%) y clones espigados (%) (entre paréntesis) de *S. maritima* y *S. densiflora* a lo largo del transecto de trasplantes y de *S. densiflora* en dos poblaciones naturales, en 1997/ 98/ 99 y 2000. * Activación de meristemos axilares produciendo ramilletes de tallos. Medias ± E.S.M.



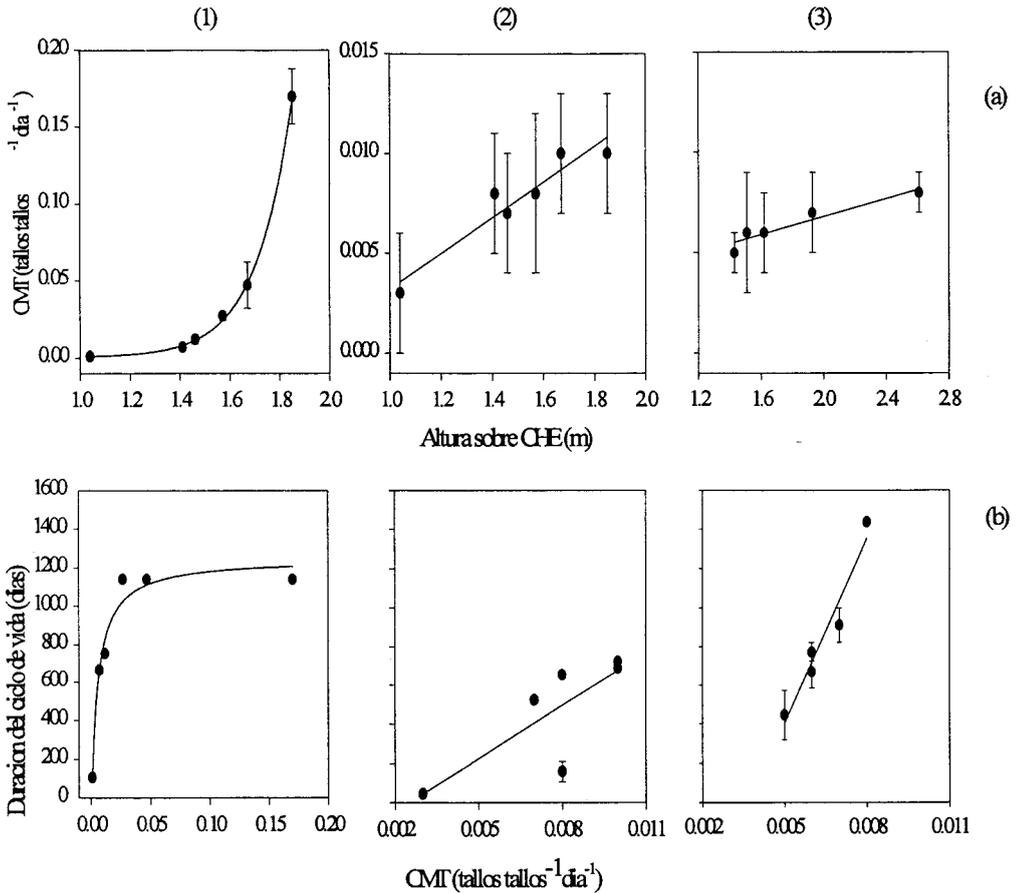


Fig. 7.4 Relación entre (a) el crecimiento máximo del número de tallos vivos (C.M.T.) y la elevación sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), y (b) la duración de la vida de los clones y el crecimiento máximo del número de tallos vivos en *S. maritima* (1) y *S. densiflora* (2) en el transecto de trasplantes y en poblaciones naturales de *S. densiflora* (3) a diferentes alturas. Los valores son medias \pm E.S.M. Ecuaciones de regresión: (a) trasplantes de *S. maritima*, $y = 5.27 e^{-4} + (4.09 e^{-7} e^{6.99x})$; trasplantes de *S. densiflora*, $y = -5.76 e^{-3} + 8.95 e^{-3} x$; poblaciones naturales de *S. densiflora*, $y = 2.30 e^{-3} + 2.25 e^{-3} x$; (b) trasplantes de *S. maritima*, $y = -119 + 1370 x / (5.21 e^{-3} + x)$; trasplantes de *S. densiflora*, $y = -225.37 + 90125.00 x$; poblaciones naturales de *S. densiflora*, $y = -1178.85 + 316538.50 x$.

Se registró un aumento del crecimiento clonal con la altura, conforme las condiciones ambientales fueron menos estresantes, el cual estuvo acompañado por un descenso en la probabilidad de mortalidad de los genets en ambas especies, muriendo más tarde y en menor proporción los clones situados a elevaciones mayores. Este fenómeno condujo a que los clones a mayores alturas evitaran la senescencia. Estos resultados confirman las predicciones de Gardner y Mangel (1997), realizadas mediante un modelo de crecimiento clonal basado en una matriz de transición de estados de desarrollo.

Además, la reproducción sexual también aumentó con la elevación (Badger & Ungar 1991), con más clones floreciendo más en elevaciones mayores. Esto sugiere que un aumento en el crecimiento clonal no tiene por qué estar relacionado con un descenso en la reproducción sexual, al menos a una escala espacial (de Steven 1989; Giroux & Bedard 1995; Stocklin 1999).

Especie	Poblaciones	Altura	n	Mortalidad de clones (%)
<i>Spartina maritima</i>	Trasplantes	+1.04	5	100
		+1.41	5	100
		+1.46	4	100
		+1.57	5	0
		+1.67	5	0
		+1.85	5	0
<i>Spartina densiflora</i>	Trasplantes	+1.04	4	100
		+1.41	6	100
		+1.46	4	100
		+1.57	6	100
		+1.67	4	100
		+1.85	4	100
	Población 1	+1.43	6	100
		+1.51	6	100
		+1.62	6	100
		+1.93	5	80
Población 2	+2.61	10	0	

Tabla 7.3 Numero y mortalidad de clones de *S. maritima* y *S. densiflora* a diferentes alturas sobre el C.H.E. en el transecto de trasplantes y las poblaciones naturales en Septiembre de 2000.

S. densiflora habitó en condiciones ambientales muy contrastadas lo que influyó en el desarrollo de su ciclo de vida, comportándose como perenne en la marisma media, bajo condiciones ambientales no muy extremas, y como una especie bienal en las zonas de marisma baja en condiciones estresantes (sedimentos anóxicos y largos periodos de inundación, principalmente). Respuestas parecidas se han registrado en la

gramínea *Hordeum jubatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en marismas mareales (Badger & Ungar 1991) y en *Asarum canadense* (Damman & Cain 1998) en un gradiente sucesional, lo que sugiere que este comportamiento podría estar bastante extendido entre las plantas clonales en gradientes de estrés ambiental.

Gardner y Mangel (1997) señalaron como la senescencia de un genet ocurre cuando la mortalidad de ramets está por encima del umbral en el cual dicha mortalidad equilibra la producción de nuevos ramets. Este estudio pone de manifiesto que en hábitats como las marismas mareales bajas, donde el crecimiento clonal está restringido por las condiciones ambientales, el umbral de supervivencia antes referido depende de los factores ambientales limitantes. Así, la elevación determinó la supervivencia de los clones, al limitar la producción de ramets en los mismos. Las dos especies de *Spartina* estudiadas poseen tasas de mortalidad de tallos adultos mayores que las de tallos jóvenes (Nieva 1996; Castellanos *et al.* 1998), al igual que *Spartina alterniflora* (Dai & Wiegert 1996). Esta característica demográfica promovería la mortalidad de sus clones en elevaciones bajas donde el crecimiento clonal está restringido, ya que los genets necesitan tasas de mortalidad más bajas en los ramets adultos que en los jóvenes para evitar la senescencia con bajas tasas de producción de ramets (Gardner & Mangel 1997). La falta de radiación por inundación mareal y el estrés derivado de ambientes anóxicos en el sedimento han sido identificados como dos de las principales causas de reducción del crecimiento en ambas especies de *Spartina* en estas zonas de marisma baja (Capítulo 5).

En *S. densiflora* se registró una mayor reproducción sexual y menor crecimiento clonal que en *S. maritima* en el experimento de trasplantes, muriendo sus clones tras florecer en las zonas más altas. En *S. densiflora*, una especie con clones muy densos, crecimiento en "falange" según Lovett Doust 1981, (Figueroa & Castellanos 1988) y altas tasas de producción de semillas y establecimiento de plántulas (Kittelson & Boyd 1997), la reproducción sexual sería esencial para el mantenimiento de poblaciones simpátricas en zonas de marisma baja. Los individuos con altos niveles de reproducción sexual, aunque a expensas de su crecimiento clonal (por ejemplo con rizomas cortos), alcanzarían un rendimiento mayor. Como en este estudio, Fahrig *et al.* (1993) señalaron las ventajas de la reproducción sexual para plantas clonales en zonas con alta probabilidad de efectos catastróficos. En la marisma situada a mayor altura, se registró reproducción asexual mediante la activación de meristemas axilares en tallos adultos (Watson, Hay & Newton 1997) en *S. densiflora* (Nieva 1996). Estos resultados están de acuerdo con estudios previos que predijeron que en ambientes fluctuantes se favorecería la semelparidad (Bell 1980; Goodman 1984). En las marismas mareales, al aumentar el estrés se produjo un descenso de la reproducción

asexual y un aumento de la sexual en dos plantas clonales, *Scirpus maritimus* (Liefvers & Shay 1981) y *Spartina anglica* (Marks & Truscott 1985).

Sin embargo, otros estudios indican que las plantas clonales bajo condiciones limitantes del crecimiento tenderían a producir, proporcionalmente, más biomasa para reproducción asexual y menos para la sexual (Verburg & Grava 1998). Este fue el caso de *S. maritima*, que mostró altas tasas de crecimiento clonal, aumentando exponencialmente con la elevación, y una reproducción sexual baja. El rendimiento en esta especie, con clones muy laxos, crecimiento en 'guerrilla', según Lovett Doust 1981, (Figueroa & Castellanos 1988) y sin semillas viables reproduciéndose únicamente por fragmentos de rizomas (Marchant & Goodman 1969; Cooper 1993; Castellanos *et al.* 1994, 1998), depende totalmente de su habilidad para la reproducción asexual. Así, los individuos con un crecimiento clonal alto a largas distancias (rizomas largos) y poca inversión en reproducción sexual, escaparían a la senescencia y favorecerían su propagación por rotura de dichos rizomas, alcanzando altos rendimientos.

Estos resultados ponen de manifiesto la existencia de un potencial en favor de la especialización mediante selección de la plasticidad fenotípica, desarrollada en respuesta a la variabilidad ambiental, lo que podría favorecer la formación de ecotipos en las dos especies de *Spartina* a lo largo de gradiente sucesionales (Houssard & Escarre 1995) en marismas mareales. Además, sugieren la existencia de tendencias evolutivas incompatibles ("trade-off") entre la reproducción sexual y el crecimiento clonal (Eriksson 1997). En este contexto, dos especies estrechamente relacionadas bajo las mismas condiciones ambientales podrían evolucionar en direcciones opuestas, sugiriendo que la selección natural no puede actuar independientemente de las características de los ciclos de vidas de los individuos (Yund, Marcum & StewartSavage 1997). Estudios de la diversidad genética y el ajuste de diferentes poblaciones en ambas especies son necesarios para examinar la posible existencia de ecotipos.

Por otro lado, en ambas especies la morfología clonal (una característica del genet) estaría condicionada por la inversión en los dos tipos de reproducción (sexual – asexual) (una característica de los ramets), y ambas características influirían en el éxito de sus individuos, lo que apunta a que la selección natural en los organismos clonales es un proceso jerarquizado (Vuorisalo *et al.* 1997).

Según estos resultados, en relación con el problema de estabilización de los sedimentos en enclaves sometidos a una marcada erosión, *S. maritima* es una especie adecuada para realizar trasplantes en zonas de marisma baja ya que sus clones alcanzan largos periodos de vida y colonizan rápidamente amplias extensiones de

terreno, lo cual favorecería el rendimiento de los trabajos de trasplante. Estos resultados favorables para la utilización de *S. maritima* en procesos de control de la erosión se suman a los encontrados, desde un punto de vista fisiológico, en los Capítulos 5 y 6. Por el contrario, *S. densiflora* no es una especie idónea en este tipo de trabajos, ya que a su baja tolerancia fisiológica de los ambientes de marisma baja hay que sumarle el desarrollo de ciclos de vida de tan solo dos o tres años. Esto restringue la utilización de *S. densiflora* para el control de la erosión a zonas de marisma media y alta con menor influencia mareal.

Discusión general

**Hacia una metodología de control de la erosión,
creación y restauración de marismas mareales
atlántico – mediterráneas generada a partir del
conocimiento de la ecofisiología y demografía de especies**

Las Marismas del Odiel (Huelva, SO España) están sufriendo erosión en las interfases entre marismas con vegetación y canales. La distribución espacial de la erosión es muy clara: las mayores tasas de erosión se concentran en la zona media del estuario, mientras que en el sur se observa la formación de nuevas marismas y al norte parece existir un equilibrio entre los procesos erosivos y sedimentarios.

Estos procesos erosivos se producen por causas naturales en la evolución fisiográfica de las marismas, pero ciertas actividades antrópicas potencian significativamente su intensidad, agravando el problema. Entre estas cabe citar: (1) el tráfico de embarcaciones, (2) la captura de cebo para pesca en la cercanía de los taludes erosivos, y (3) la construcción de infraestructuras que alteran la hidrodinámica del estuario. También influirían otras actividades humanas que afectan globalmente al planeta como la emisión de dióxido de carbono que provoca el calentamiento global de la atmósfera y como consecuencia el aumento de nivel del mar.

Entre las posibles consecuencias de la erosión destacan: (1) la colmatación de los canales navegables del estuario, (2) la removilización de sedimentos contaminados con metales pesados, (3) la desaparición de grandes extensiones de marismas medias y altas de gran valor ecológico, y (4) la pérdida del hábitat de especies de marisma baja, como *Spartina maritima*, las cuales desempeñan labores muy importantes en el funcionamiento de las marismas mareales.

Esta situación exige medidas de protección urgentes por parte de las administraciones, que conduzcan a una solución, o al menos a una disminución, del problema de la erosión. Estas medidas protectoras deben ser de control y de acción. Entre las medidas de control cabe destacar: (1) la limitación de la velocidad de navegación en los canales de la marisma, (2) la limitación de la captura de cebo a

zonas sin problemas de erosión, (3) el desarrollo de estudios de impacto ambiental interdisciplinarios a la hora de desarrollar infraestructuras en las marismas mareales y sus proximidades, y (4) el riguroso control del cumplimiento de estas medidas. Las medidas de protección activas deben provocar, si fuera el caso, un bajo impacto ambiental al desarrollarse sobre ecosistemas frágiles y con alto valor ambiental, como son las marismas mareales. Entre ellas destaca la plantación, en las interfases marismas con vegetación – canales afectadas por la erosión, de especies vegetales de marisma que evitan la erosión y favorecen la sedimentación. En algunos enclaves con un poder erosivo alto, la plantación debe ir acompañada de estructuras rompeolas y estabilizadoras de taludes.

Los estudios ecofisiológicos y de rendimiento desarrollados en esta memoria ponen de manifiesto como *Spartina maritima* es la especie idónea para la restauración de enclaves de marisma baja en los estuarios mediterráneos de Andalucía. Esta especie nativa del continente Europeo cumple una labor fundamental en la estabilización de sedimentos, favoreciendo la sedimentación y disminuyendo la erosión (Castellanos 1992; Castellanos *et al.* 1988). Además, es la única planta de porte alto capaz de colonizar las planicies intermareales más bajas, facilitando la evolución de la marisma (Castellanos *et al.* 1994). En estas planicies intermareales, *S. maritima* muestra adaptaciones fisiológicas y anatómicas idóneas para el crecimiento y la supervivencia, estando el límite inferior de su nicho fundamental determinado principalmente por la disponibilidad de horas para realizar fotosíntesis, condicionada a su vez por el periodo de inundación mareal. Además, en estos enclaves de marisma baja, *S. maritima* posee un crecimiento clonal rápido, ocupando una amplia superficie en poco tiempo, y una alta tasa de supervivencia durante largo tiempo, aclimatándose sin problemas a la fuerte estacionalidad del clima Mediterráneo. Por el contrario, *Spartina densiflora*, una especie sudamericana invasora en las marismas andaluzas, en las planicies intermareales muestra claros síntomas de estrés fisiológico, bajas tasas de supervivencia y un ciclo de vida corto, de entre dos y tres años, por lo que no es una especie adecuada para el control de la erosión en zonas de marisma baja.

Por otro lado, *S. maritima* se encuentra en clara regresión en las marismas Europeas, y aunque en las Marismas del Odiel todavía ocupa grandes extensiones de terreno y están apareciendo nuevas poblaciones, otras muchas se encuentran en peligro de desaparición. La eliminación directa de sus poblaciones y de su hábitat tiene como causa principal a la erosión, aunque una limitación en su dispersión, al no reproducirse sexualmente, y procesos naturales de competencia con otras especies también están influyendo en pro de su regresión. El desarrollo de labores de control de la erosión utilizando plantones de *S. maritima*, favorecería a la vez la conservación de esta

especie, aumentando su distribución y el número de poblaciones, proceso que ocurre muy lentamente sin intervención humana, ya que como hemos comentado anteriormente *S. maritima* solo se reproduce asexualmente mediante fragmentos de rizomas. Para la conservación de esta especie deben protegerse cada una de sus poblaciones, por pequeñas que sean, y estudiar su variabilidad genética, ya que podría ser muy baja y esencial para la supervivencia de esta especie a medio y largo plazo (Sutherland 2000).

Por otro lado, la erosión está provocando una pérdida del hábitat de *S. maritima* (cercana al 50 %), lo cual limita considerablemente su utilización en algunos de los canales más afectados, al menos en una primera fase. Para obtener un rendimiento alto en el control de la erosión, las plantaciones de *S. maritima* deben realizarse de la siguiente manera: (1) con plantones con más de veinte tallos y un abundante sistema subterráneo de raíces y rizomas, para aumentar la capacidad de respuesta al trasplante con las reservas de carbohidratos; (2) a elevaciones superiores a +1.5 m sobre el Cero Hidrográfico Español entre 10-15 cm de profundidad, donde aumentaremos la probabilidad de supervivencia; (3) durante los meses de Abril, Mayo y Junio, para favorecer el asentamiento de los plantones antes de las avenidas fluviales invernales con alto poder erosivo. Esta metodología de control de la erosión debe llevarse a cabo tras un examen detallado de la zona de actuación para optimizar el rendimiento. Tras este estudio previo y con ligeras modificaciones esta metodología podría ser aplicada en otros estuarios españoles y europeos, tanto en el control de la erosión, como en la creación y restauración de marismas mareales.

Conclusiones

1. En las Marismas del Odiel (Huelva, SO España) se están produciendo grandes pérdidas de marismas mareales por erosión de taludes.
2. Las mayores tasas de erosión afectan a los canales que soportan una alta intensidad de tráfico de embarcaciones y han aumentado durante los últimos diez años, apuntando hacia causas, al menos en parte, de origen antrópico.
3. Los sedimentos erosionados en los taludes no son depositados en las planicies intermareales adyacentes. En los principales canales de las Marismas del Odiel, debido a procesos erosivos se moviliza una media de 13000 Tm³ de sedimentos anualmente.
4. La distribución espacial de la intensidad de la erosión de taludes divide al estuario en dos zonas bien diferenciadas: una Zona Norte, con tasa de erosión anual media menor a 20 cm año⁻¹ y una Zona Sur, con tasas de erosión mayores a 30 cm año⁻¹.
5. Entre las consecuencias de la erosión se encuentran: (1) la formación de taludes con alta pendiente, (2) el descenso del nivel topográfico de las planicies intermareales, (3) la pérdida y alteración directas de extensas áreas de marisma baja, media y alta, (4) la colmatación de los canales navegables del estuario, (5) la removilización de sedimentos contaminados con metales pesados, y (6) el cambio en la composición de las comunidades vegetales en las marismas afectadas por la erosión.
6. La marcada estacionalidad mediterránea de las Marismas del Odiel se reflejó en la existencia de patrones estacionales de erosión en los ocho canales analizados. Durante los veranos la erosión fue menor que durante las épocas más lluviosas de otoño, invierno y primavera.
7. El hábitat más abundante de *S. maritima* en las Marismas del Odiel son planicies intermareales situadas entre +2.19 m y +2.68 m sobre el Cero Hidrográfico Español (C.H.E.), caracterizadas por potenciales rédox negativos en sus elevaciones más bajas (cerca de -200 mV) y un periodo de inundación medio

cercano a 16 h día⁻¹. La formación de taludes erosivos en dichas planicies ha reducido el hábitat de *S. maritima* cerca de un 50 %.

8. *S. maritima* tolera, sin desajustes fisiológicos importantes, un amplio rango altitudinal en zonas de marisma baja. Su límite de distribución inferior, de + 1.6 m sobre el C.H.E., se encuentra a alturas más bajas que el de *S. densiflora*, cercano a los + 2.0 m C.H.E. La reducción gradual del crecimiento y la supervivencia de *S. densiflora* en los niveles inferiores de la marisma parece ser el resultado, de desajustes fotosintéticos bajo condiciones de anoxia. Estos desajustes son debidos a efectos en el aparato fotosintético. Ambas especies presentan aerénquima bien desarrollado en rizomas y raíces.
9. La fluorescencia de la clorofila se mostró como un buen indicador de la supervivencia de *S. densiflora*, a corto y medio plazo en marismas mareales bajas, relacionándose directamente con la tasa fotosintética y el potencial rédox del sedimento.
10. *S. maritima* y *S. densiflora* poseen una fuerte capacidad de adaptación de sus aparatos fotosintéticos a las altas temperaturas y elevados niveles de radiación del verano mediterráneo.
11. *S. maritima* posee una mayor tolerancia que *S. densiflora* frente a las bajas temperaturas acompañadas de altos niveles de radiación típicos de los inviernos mediterráneos.
12. El crecimiento clonal de *S. maritima* y *S. densiflora* aumenta con la elevación, conforme las condiciones ambientales son menos estresantes, permitiendo que los clones situados a mayores elevaciones no experimenten senescencia. Estos resultados confirman las predicciones de los modelos de crecimiento clonal.
13. La reproducción sexual aumenta con la elevación en ambas *Spartina* y es esencial para mantener poblaciones simpátricas de *S. densiflora* en zonas de marisma baja. Los individuos de esta especie con cociente reproducción sexual / asexual alto obtendrían un rendimiento mayor. En *S. maritima*, una especie con semillas no viables, el rendimiento depende totalmente de su capacidad de reproducción asexual.

14. Existe potencial para una especialización a través de procesos de selección evolutiva de diferentes fenotipos de *S. maritima* y *S. densiflora* presentes en respuesta a la variación de las condiciones ambientales. Esta especialización conduciría, a través de polimorfismo genéticos, al origen de ecotipos de ambas especies de *Spartina* a lo largo de gradientes ambientales.

15. Según su tolerancia a las condiciones ambientales en las zonas de marisma baja y frente a la estacionalidad del clima Mediterráneo, *S. maritima* es una especie idónea para realizar trasplantes con el objetivo de frenar la erosión y favorecer la sedimentación en marismas mareales mediterráneas.

Bibliografía

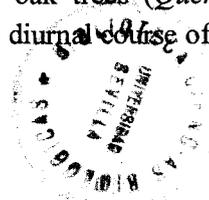
- Adam, P. (1990) *Salt marsh Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Agencia Medio Ambiente (1990) *Guía de los Espacios Naturales de Andalucía*. Junta de Andalucía (Aritio, L.B. ed.) Madrid.
- Agencia de Medio Ambiente (1994a) *Medio Ambiente, Revista de Información Ambiental*. Nº 21. Junta de Andalucía.
- Agencia de Medio Ambiente (1994b) *Informe, Medio Ambiente en Andalucía*. Junta de Andalucía.
- Allison, L.E., Brown, J.W., Hayward H.E., Richards, L.A., Bernstein, L., Fireman, M., Pearson, G.A., Wilcox, L.V. Bower, C.A., Hatcher, J.T. y Reeve, R.C. 1973 *Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*, pp. 26, (Richards, L.A. ed.). Limusa, Mexico.
- Badger, K.S. & Ungar, I.A. (1991) Life history and population dynamics of *Hordeum jubatum* along a soil salinity gradient. *Canadian Journal of Botany*, **69**, 384-393.
- Barros, A.P. (1996) An evaluation of model parameterizations of sediment pathways: a case study for the Tejo estuary. *Cont. Shelf Res*, **16**, 1725-1749.
- Belkhodja, R., Morales, F., Abadía, A., Gómez-Aparisi, J. & Abadía, J. (1994) Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiology*, **104**, 667-673.
- Bell, G. (1980) The cost of reproduction and their consequences. *American Naturalist*, **116**, 45-76.
- Bertness, M.D. (1991a) Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. *Ecology*, **72**, 125-137.
- Bertness, M.D. (1991b) Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh. *Ecology*, **72**, 138-148.
- Björkman, O. & Demmig, B. (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristic at 77K among vascular plant of divert origins. *Planta*, **170**, 489-504.
- Bloomfield, P. (1976) *Fourier analysis of time series: An introduction*. Wiley ed. New York.
- Bockelmann, A.M. & Neuhaus, R. (1999) Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh. *Journal of Ecology*, **87**, 503-513.
- Bolhár-Nordenkampf, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Öquist, G., Schreiber, U. & Lechner, E.G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic

- competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, **89**, 497- 514.
- Bolhár-Nordenkamp, H.R. Hofer, M. & Lecher, E.G. (1991) Analysis of light-induced reduction of the photochemical capacity in field-grown plants. Evidence for photoinhibition?. *Photosynthesis Research*, **27**, 31-39.
- Bolhár-Nordenkamp, H.R. & Öquist, G. (1993) Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. En: *Photosynthesis and Production in a Changing Environment: a field and laboratory manual* pp. 193-206. (Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhár-Nordenkamp, H.R., Leegoog, R.C. & Long, S.P. eds). Chapman & Hall, Londres.
- Borrego, J. (1992) *Sedimentología del estuario del río Odiel (Huelva, S.O. España)*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Broome, S.W., Seneca, E.D. & Woodhouse W.W. (1988) Tidal salt marsh restoration. *Aquatic Botany*, **32**, 1-22.
- Broome, S.W., Rogers Jr., S.M. & Seneca, E.D. (1992) *Shoreline erosion control using marsh vegetation and low-cost structures*. (Burgess, C.B. ed.).
- Broome, S.W., Mendelssohn, I.A. & McKee, K.L. (1995) Relative growth of *Spartina patens* (AIT.) Muhl and *Scirpus olneyi* Gray occurring in a mixed stand as affected by salinity and flooding depth. *Wetlands*, **15**, 20-30.
- Brivio, P.A. & Ziliolo, E. (1996) Assesing wetland changes in the Venice lagoon by means of satellite remote sensing data. *Journal of Coastal Conservation*, **2**, 23-32.
- Brix, H. & Sorrel, B.K. (1996) Oxygen stress in wetland plants: comparison of de-oxygenated and reducing root environments. *Functional Ecology*, **10**, 521-526.
- Bueno, A. (1997) *Flora y vegetación de los estuarios asturianos*. Cuadernos de Medio Ambiente. Naturaleza 3. Principado de Asturias. Consejería de Agricultura.
- Burdick, D.M. & Mendelssohn, I.A. (1987) Waterlogging responses in dune, swale and marsh populations of *Spartina patens* under field conditions. *Oecologia*, **74**, 321-329.
- Burdick, D.M., Mendelssohn, I.A. & McKee, K.L. (1989) Live standing crop and metabolism of the marsh grass *Spartina patens* as related to edaphic factors in a brackish, mixed marsh community in Louisiana. *Estuaries*, **12**, 195-204.
- Cahoon, D.R. (1994) Recent accretion in two managed marsh impoundments in coastal Louisiana. *Ecological Application*, **4**, 166-176.
- Cahoon, D.R., Reed, D.J. & Day, J.W.Jr. (1995) Estimating shallow subsidence in microtidal salt marshes of the southeastern United States: Kaye and Barghoorn revisited. *Marine Geology*, **128**, 1-9.

- Cahoon, D.R., Lynch, J.C. & Powell, A.N. (1996) Marsh vertical accretion in a Southern California Estuary, U.S.A. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, **43**, 19-32.
- Callaway, J.C., DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1996) Chernobyl ¹³⁷Cs used to determine sediment secretion rates at selected northern European coastal wetlands. *Limnology and Oceanography*, **41**, 444-450.
- Callaway, J.C., Nyman, J.A. & DeLaune, R.D. (1996b) Sediment accretion in coastal wetlands: a review and simulation model of processes. *Current Topics in Wetland Biogeochemistry*, **2**, 2-23.
- Callaway, J.C., DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1997) Sediment accretion rates from four coastal wetlands along the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research*, **13**, 181-191.
- Carlson, A. (2000) The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Forest Ecology and Management*, **131**, 215-221.
- Castellanos, E.M. (1992) Colonización, dinámica poblacional y papel en la sucesión de *Spartina maritima* (Curtis) Fernald en las Marismas del Odiel. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Castellanos, E.M., Figueroa, M.E. & Davy, A.J. (1994) Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne*. *Journal of Ecology*, **82**, 239-248.
- Castellanos, E.M., Nieva, F.J., Luque, C.J. & Figueroa, M.E. (1997) Modelo anual de la dinámica sedimentaria en una marisma mareal Mediterránea. *Cuaternario y Geomorfología*, **12**, 69-76.
- Castellanos, E.M., Heredia, C., Figueroa, M.E. & Davy, A.J. (1998a) Tiller dynamics in *Spartina maritima* in successional and non-successional mediterranean salt marsh. *Plant Ecology*, **137**, 213-225.
- Castillo, J.M., Luque, C.J. & Figueroa, M.E. (1997) Cuantificación de la pérdida por erosión en la marisma mareal del Río Odiel (Huelva). En: *Cuaternario Ibérico*, pp.147-148. (Rodríguez Vidal J. ed.). AEQUA. Huelva.
- Castillo, J.M., Luque, C.J. & Figueroa, M.E. (2000a) Cuantificación de la erosión en los canales mareales de las Marismas del Odiel (Huelva, SO España). *Cuaternario y Geomorfología*, **13**, 7-16.
- Castillo, J.M., Luque, C.J., Castellanos, E.M. & Figueroa, M.E. (2000b) Causes and consequences of salt-marsh erosion in an Atlantic estuary in SW Spain. *Journal of Coastal Conservation*, **6**, 89-96.

- Castillo, J.M., Fernández-Baco, L., Castellanos, E.M., Luque, C.J., Figueroa, M.E. & Davy, A.J. (2000c) Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology*, **88**, 801-812.
- Catarino, F., Tenhunen, J.D., Brotas, V. & Lange, O.L. (1985) Application of CO₂-porometer methods to assessment of components of photosynthetic production in estuarine ecosystems. *Marine Biology*, **89**, 37-43.
- Cerdà, A. (1997) The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environment*, **36**, 37-51.
- Chapman, V.J. (1977) Introduction. En: *Wet Coastal Ecosystems*, pp. 1-29 (Chapman, V.J. ed). Elsevier. Amsterdam.
- Chung, C. (1982) Low marshes, China. En: *Creation and Restoration of Coastal Plant Communities*, pp. 131-145 (Lewis, R.R. ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Confer, S.R. & Niering, W.A. (1992) Comparison of created and natural freshwater emergent wetlands in Connecticut (USA). *Wetlands Ecology and Management*, **2**, 143-156.
- Cook, R.E. (1983) Clonal plant populations. *American Science*, **71**, 244-253.
- Cooper, M.A. (1993a) *Population biology of Spartina maritima and Spartina anglica monocultures in estuarine salt marshes*. Ph.D. Thesis. University of East Anglia.
- Cooper, M.A. (1993b) The status of *Spartina maritima* in Suffolk. *Trans. Suffolk Nature Society*, **29**.
- Correia, O. & Diaz Barradas, M.C. (1998) Photosynthesis characteristics of leaves of a dioecious species (*Pistacia lentiscus* L.) under summer stress conditions. En: *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*, pp. 4039-4042. (Garab, B, ed). Kluwer Academic Publishers, Holanda.
- Craig, J., Mitchell, N., Walter, B., Galgrath, M. & Chalmers, G. (1995) Involving people in the restoration of a degraded island: Tiritiri Matangi Island. En: *Nature Conservation 4: the Role of Networks*, pp. 532-541 (Sauners, D.A., Craig, J.L. & Mattiske, E.M. eds.). Surrey Beatty & Sons, New Zealand.
- Cronk, J.K. (1996) Constructed wetlands to treat wastewater from dairy and swine operations: a review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **58**: 97-114.
- Cundy, A.B. & Croudace, I.W. (1996) Sediment accretion and recent sea-level rise in the Solent, Southern England: inferences from radiometric and geochemical studies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **43**, 449-467.
- Dai, T. & Wiegert, R.G. (1996) Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology*, **77**, 276-288.

- Damman, H. & Cain, M.L. (1998) Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *Journal of Ecology*, **86**, 13-26.
- Daniels, R.C., White, T.W. & Chapman, K.K. (1993) Sea-level rise – destruction of threatened and endangered species habitat in South Carolina. *Environmental Management*, **17**, 373-385.
- Davis, R.C. & Short, F.T. (1997) Restoring eelgrass, *Zostera marina* L., habitat using a new transplanting technique: the horizontal rhizome method. *Aquatic Botany*, **59**, 1-15.
- Davy, A.J. & Smith, H. (1988) Life-history variation and environment. En: *Plant Population Ecology*, pp. 1-22 (Davy, A.J., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Davy, A.J. & Costa, C.S.B. (1992) Development and organization of Saltmarsh communities. En: *Coastal Plant Communities of Latin America*, pp. 157-178 (ed U. Seeliger). Academic Press Inc., San Diego, California, USA.
- Davy, A.J. (2000) Development and structure of salt marshes: community patterns in time and space. *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology* (eds M. Weinstein & D. Kreeger). Kluwer Publishing, Dordrecht. (En prensa).
- DeLaune, R.D., Baumann, R.H. & Gosselink, J.G. (1983) Relationships among vertical accretion, coastal submergence, and erosion in a Louisiana Gulf Coast marsh. *Journal of Sedimentology and Petrology*, **53**, 147-157.
- DeLaune, R.D., Pezeshki, S.R. & Patrick Jr., W.H. (1993) Response of coastal vegetation to flooding and salinity: a case study in the rapidly subsiding Mississippi River Deltaic Plain, USA. En: *Interacting Stresses on Plants in a Changing Climate* pp. 211-229 (Jackson, M.B. & Black, C.R. eds). Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- DeLaune, R.D. & Grambrell, R.P. (1996) Role of sedimentation in isolating metal contaminants in wetland environments. *Journal of Environmental Science Health*, **31**, 2349-2362.
- Djikema, K.S., Bossinade, J.H., Bowsema, P. & de Glopper, R.J. (1990) Salt marshes in the Netherlands Wadden Sea: Rising high-tide levels and accretion enhancement. En: *Expected Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems*, pp. 173-188 (Beukema J.J. ed.). Kluwer Academic Publishers. Holanda.
- Environmental Agency (1999) Waterway bank protection guide. R&D Publication. London, England.
- Epron, D., Dreyer, E. & Breda, N. (1992) Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) during drought under field conditions: diurnal course of net



- CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant, Cell and Environment*, **15**, 809-820.
- Ewing, K., McKee, K. & Mendelssohn, I. (1997) A field comparison of indicators of sublethal salinity stress in the salt marsh grass, *Spartina patens* (Ait.) Muhl. *Estuaries* **20**, 48-65.
- Eriksson, O. (1997) Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. En: *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 211-226 (de Kroon & van Groenendael, J. eds.). Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.
- Ewing, K., McKee, K.L. & Mendelssohn, I.A. (1997) A field comparison of indicators of sublethal stress in the salt-marsh grass *Spartina patens*. *Estuaries*, **20**, 48-65.
- Fahrig, L., Hayden, B. & Dolan, R. (1993) Distribution of barrier-island plants in relation to overwash disturbance – a test of life-history theory. *Journal of Coastal Research*, **9**, 403-412.
- Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 603-610.
- Ferguson, R.L., Wood, L.L. & Graham, D.B. (1993) Monitoring spatial change in seagrass habitat with aerial-photography. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, **59**, 1033-1038.
- Fernández Alés, R. Laffarga, J.M. & Ortega, F. (1993) Strategies in Mediterranean grassland annuals in relations to stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 313-322.
- Fernández-Baco, L., Figueroa, M.E., Luque, T. & Davy, A.J. (1998) Diurnal and seasonal variations in chlorophyll a fluorescence in two mediterranean-grassland species under field conditions. *Photosynthetica*, **35**, 535-544.
- Figueroa, M.E. & Castellanos, E.M. (1988) Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in Mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure* (eds M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During & J.T.A. Verhoeven), pp. 105-108. SPB Academic Publishing, The Hague, Holanda.
- Figueroa, M.E. (1996) Marshes. En: *Management of Mediterranean wetlands*, Tomo III, 319-340 (Morillo, C. & González, J.L. eds). Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Figueroa, M.E., Fernández-Baco, L., Luque, T. & Davy, A.J. (1997) Chlorophyll fluorescence, stress and survival in populations of Mediterranean grassland species. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 881-888.
- Figueroa, M.E., Castillo, J.M. & Luque, C.J. (2000) Prevención de la erosión y biorremediación en las marismas andaluzas. *Medio Ambiente*, **33**, 54-59.

- Fisher, M., Husi, R., Prati, D., Peintinger, N., van Kleunen, M., Schmid, B. (2000) RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 1128-1137.
- Gagliano, S.M., Meyer-Arendt, K.J. & Wicker, K.M. (1981) Land loss in the Mississippi River Deltaic Plain. *Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies*, **31**, 295-300.
- Gallagher, J.L. & Wolf, P.L. (1980) Field bioassays for the role of plants as vectors in contaminant transfer from dredged material. En: *Contaminants and Sediments*, Vol. 2, pp. 445-463 (Baker, R.A. ed.). Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, USA.
- Gardner, S.N. & Mangel, M. (1997) When can a clonal organism escape senescence?. *The American naturalist*, **150**, 462-490.
- Garrido, H. (1996) *Aves de las Marismas del Odiel y su entorno*. Editorial Rueda. Madrid.
- Gauslaa, Y. & Solhaug, K.A. (1996) Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology*, **10**, 344-354.
- Géhu, J.M. (1984a) France and Northwest Iberian Peninsula. En: *Salt Marshes in Europe*, pp. 119-128 (Dijkema, K.S. ed). European Committee for the Conservation of nature and Natural Resources, Estrasburgo, Francia.
- Géhu, J.M. (1984b). Mediterranean salt marshes and salt steppes. En: *Salt Marshes in Europe*, pp. 129-142 (K.S. Dijkema ed). European Committee for the Conservation of nature and Natural Resources, Estrasburgo, Francia.
- Gerdol, V. & Hughes, R.G. (1993) Effect of the amphipod *Corophium volutator* on the colonisation of mud by the halophyte *Salicornia europaea*. *Marine Ecology Progress Series*, **97**, 61-69.
- Ghidey, F. & Alberts, E.E. (1997) Plant root effects on soil erodibility, splash detachment, soil strength, and aggregate stability. *Transactions of the ASAE*, **40**, 129-135.
- Giroux, J.F. & Bedard, J. (1995) Seed production, germination rate, and seedling establishment of *Scirpus pungens* in tidal brackish marshes. *Wetlands*, **15**, 290-297.
- Goodman, D. (1984) Risk spreading as an adaptive strategy in iteroparous life histories. *Theoretical Population Biology*, **25**, 1-20.
- Gosselink, J.G. & Baumann, R.H. (1980) Wetland inventories: wetland loss along the United States coast. *Z. Geomorphol.*, **34**, 173.

- Gray, A.J. & Benham, P.E.M. (1990) *Spartina anglica – a Research Review. Institute of Terrestrial Ecology*. Natural Environment Research Council, Londres, UK.
- Greeson, P.E., Clark, J.R. & Clark, J.E. (1979) *Wetland functions and values: the state of our understanding*. American Water Resources Assoc., Minneapolis, Minnesota.
- Griffiths, H. & Maxwell, K. (1999) In memory of C.S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads?. *Functional Ecology*, **13**, 15-23.
- Grootjans, A. P., Jones, P., van der Meulen, F. & Paskoff, R. (1997) Ecology and restoration perspectives of soft coastal ecosystems- Introduction. *Journal of Coastal Conservation*, **3**, 5-8.
- Guebuem, K., Hussain, N., Church, T.M. & Carey W.L. (1997) The fallout isotope ^{207}Bi in a delaware salt marsh: a comparison with ^{210}Pb and ^{137}Cs as a geochronological tool. *The Science of the Total Environment*, **196**, 31-41.
- Helfield, J.M. & Diamond, M.L. (1997) Use of constructed wetlands for urban stream restoration: a critical analysis. *Environmental Management*, **21**, 329-341.
- Henry, C.P. & Amoros, C. (1996) Restoration ecology of riverine wetlands. III. Vegetation survey and monitoring optimization. *Ecological Engineering*, **7**, 35-58.
- Herke, W.H. & Rogers, B.D. (1993) Maintenance of the estuarine environment. En: *Inland Fisheries Management in North America*, pp. 263-283. American Fisheries Society.
- Hernández, E. (1928) Los cinco ríos principales de España y sus terrazas. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Sección Geología*, **36**, 5-149.
- Higgs, E.S. (1996) What is good ecological restoration?. *Conservation Biology*, **11**, 338-348.
- Houssard, C. & Escarre, J. (1995) Variation and covariation among life-history traits in *Rumex acetosella* from a successional old-field gradient. *Oecologia*, **102**, 70-80.
- Hubbard, J.C.E. & Stebbings, R.E. (1968) *Spartina* marshes in Southern England. VII. Stratigraphy of Keyworth Marsh, Poole Harbour. *Journal of Ecology*, **56**, 707-722.
- Hutchinson, S.E., Sklar, F.H. & Roberts, C. (1995) Short term sediment dynamics in a southern U.S.A. *Spartina* marsh. *Journal of Coastal Conservation*, **11**, 370-380.
- Inman, D.L. (1957) Wave generated ripple in nearshore sands. *B.E.B. Tech. Memo.*, **100**, 42. Washington, USA.

- Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (1986) Lista Roja de los Vertebrados de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, España.
- Jansson, M.B. (1996) Estimating a sediment rating curve of the Reventazón river at Palomo using logged loads within discharge classes. *Journal of Hydrology*, **183**, 227-241.
- Kearney, M.S. & Steveson, J.C. (1991) Island land loss and marsh vertical accretion rate evidence for historical sea-level changes in Chesapeake Bay. *Journal of Coastal Research*, **7**, 403-415.
- Kearney, M.S., Stevenson, J.C. & Ward, L.G. (1994) Spatial and temporal changes in marsh vertical accretion rates at Monie Bay: Implications for sea-level rise. *Journal of Coastal Research*, **10**, 1010-1020.
- King, C.A.M. (1975) *Technique in Geomorphology*. Edward Arnold Publishers. Londres. UK.
- Kittelson, P.M. & Boyd, M.J. (1997) Mechanisms of expansion for an introduced species of cordgrass, *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California. *Estuaries*, **20**, 770-778.
- Kludze, H.K. & DeLaune, R.D. (1996) Soil redox intensity effects on oxygen exchange and growth of cattail and sawgrass. *Soil Science Society American Journal*, **60**, 616-621.
- Krause, G.H. & Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**, 313-349.
- Krause, G.H. & Winter, K. (1996) Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps. A chlorophyll fluorescence study. *Botanica Acta*, **109**, 456-462.
- Krivosheeva, A., Tao, D.L., Ottander, C., Wingsle, G., Dube, S.L. & Öquist, G. (1996) Cold acclimated and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta*, **200**, 296-305.
- Kludze, H.K. & DeLaune, R.D. (1996) Soil redox intensity effects on oxygen exchange and growth of cattail and sawgrass. *Soil Science Society American Journal*, **60**, 616-621.
- Laberge, M.J., Payette, S. & Bousquet, J. (2000) Life span and biomass allocation of stunted black spruce clones in the subarctic environment. *Journal of Ecology*, **88**, 584-593.

- Lange, O.L., Tenhunen, J.D. & Beyschlag, W. (1985) Effects of humidity during diurnal courses of the CO₂ and high-saturated rate of net CO₂ uptake in the sclerophyllous leaves of *Arbutus unedo*. *Oecologia*, **67**, 301-304.
- Lario, J. (1996) *Último y presente Interglacial en el área de conexión Atlántico-Mediterráneo.: Variaciones del nivel del mar, paleoclimas y paleoambientes*. Tesis doctoral, pp. 269. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- LaSalle, M.W., Landin, M.C. y Sims, J.G. (1991) Evaluation of the flora and fauna of a *Spartina alterniflora* marsh established on dredged material in Winyah Bay, South Carolina. *Wetlands*, **11**, 191-208.
- Lehtinen, R.M., Galatowitsch, S.M. & Tester, J.R. (1999) Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands*, **19**, 1-12.
- Levine, J.M., Brewer, J.S. & Bertness, M.D. (1998) Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology*, **86**, 285-292.
- Lewis III, R.R. (1992) Coastal habitat restoration as a fishery management tool. En: *Stemming the tide of coastal fish habitat loss*, pp.169-173 (Stroud, R.H. ed.). National Coalition for Marine Conservation Inc. Savannah, Georgia. USA.
- Linchtenthaler, H.K. (1988). In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. En: *Applications of chlorophyll fluorescence*, pp. 129-142 (Linchtenthaler, H.K. ed). Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Lichtenthaler, H.K. & Rindele, U. (1988) The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical Reviews in Analytical Chemistry*, **19**, 29-85.
- Lieffers, V.J. & Shay, J.M. (1981) The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. *Canadian Journal of Botany*, **59**, 118-121.
- Long, S.P. & Woolhouse, H.W. (1979) Primary production in *Spartina* marshes. En: *Ecological Processes in Coastal Environments*, pp. 333-352 (Jefferies, R.L. & Davy, A.J. eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Long, S.P. & Mason, C.F. (1983) *Saltmarsh Ecology*. Blackie & Son, Ltd. Londres, UK.
- Long, S.P. & Hallgren, J.E. (1985). Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. En: *Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual*. (Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. & Long, S.P. eds). Chapman and Hall, Londres, UK.
- Long, S.P. & Hällgren, J.E. (1993) Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. En: *Photosynthesis and Production in a Changing*

Environment. A field and Laboratory Manual, pp. 129-167 (Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. & Long, S.P. eds). Chapman and Hall, Londres, UK.

- Long, S.P., Humphries, S. & Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **45**, 633-662.
- Lovett Doust, L. (1981) Population dynamic and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **69**, 743-755.
- Luque, C.J. (1996) *Tipificación, cartografía y contenido en metales pesados de comunidades vegetales de las Marismas del Odiel. Dinámica poblacional de diferentes especies del Género Spergularia*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Luque, C.J., Castellanos, E.M., González Vilches, M.C. & Figueroa, M.E. (1997) Distribución de metales pesados en los sedimentos de las Marismas del Odiel (Huelva, SW España). En: *Cuaternario Iberico*, pp. 157-158 (Rodríguez Vidal, J. ed.). AEQUA. Huelva, España.
- Luque, C.J., Castellanos, E.M., Castillo, J.M., González, M., González-Vilches, M.C. & Figueroa, M.E. (1999) Metals in halophytes of a contaminated estuary (Odiel Saltmarshes, SW Spain). *Marine Pollution Bulletin*, **38**, 49-51.
- Marchant, C.J. & Goodman, P.J. (1969) *Spartina maritima* (Curtis) Fernald. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, **57**, 287-291.
- Marks, T.C. & Truscott, A.J. (1985) Variation in seed production and germination of *Spartina anglica* within a zoned salt-marsh. *Journal of Ecology*, **73**, 695-705.
- Martos, M.J. (1987) Ecología de *Spartina maritima* (Curtis) Fernald en las Marismas del Odiel. Tesina de Licenciatura. Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla.
- Maxwell, C., Griffiths, H. & Young, A.J. (1994) Photosynthesis acclimation to light regime and water stress by the C3-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophyll cycle. *Functional Ecology*, **8**, 746-754.
- Mendelssohn, I.A. & McKee, K.L. (1988) *Spartina alterniflora* die-back in Louisiana: time-course investigation of soil waterlogging effects. *Journal of Ecology*, **76**, 509-521.
- Meyer, D.L., Townsend, E.C. y Thayer G.W. (1997) Stabilization and erosion control value of oyster cultch for intertidal marsh. *Restoration Ecology*, **5**, 93-99.

- Mishra, S.K., Subrahmanyam, D. & Singhal, G.S. (1991) Interrelationship between salt and light stress on primary processes of Photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, **138**, 92-96.
- Mobberley, D.G. (1956) Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. *Iowa State College Journal of Science*, **30**, 471-574.
- Moeller, I., Spencer, T. & French J.R. (1996) Wind attenuation over saltmarsh surfaces: preliminary results from Norfolk, England. *Journal of Coastal Research*, **12**, 1009-1016.
- Morales, J.A., Pendón, J.G., Borrego, J., Jiménez, I. & López, M. (1997) Modelo de circulación mareal en la desembocadura del río Tinto (Huelva). *Cuaternario Ibérico*, pp. 151-153 (Rodríguez Vidal, J. ed.). AEQUA. Huelva, España.
- Netto, S.A. & Lana, P.C. (1997) Influence of *Spartina alterniflora* on superficial sediment characteristics of tidal flats in Paranaguá Bay (South-eastern Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **44**, 641-648.
- Nieva, F.J. & Luque, C.J. (1995) Odiel Marshes. En: *Management of Mediterranean Wetlands*, pp. 381-393 (Morillo, C. & González, J.L. eds). Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Nieva, F.J. (1996) *Aspectos ecológicos en Spartina densiflora Brongn.* PhD thesis. Sevilla University, Sevilla, España.
- Nieva, F.J., Castellanos, E.M., Figueroa, M.E. & Gil, F. (1999) Gas exchange and chlorophyll fluorescence of C₃ and C₄ saltmarsh species. *Photosynthetica*, **36**, 397-406.
- Nordstrom, K.F. & Jackson, N.L. (1995) Temporal scales of landscape change following storms on a human-altered coast, New Jersey, USA. *Journal of Coastal Conservation*, **1**, 51-62.
- Nyman, J.A., Carlross, M., DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1994) Erosion rather than plant dieback as the mechanism of marsh loss in an Estuarine marsh. *Earth Surface Processes and Landform*, **19**, 69-84.
- Ögren E. & Rosenqvist E. (1992) On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. *Photosynthesis Research*, **33**, 63-71.
- Ojeda, J., Sánchez, E., Fernández-Palacios, A. & Moreira, J.M. (1995) Study of the dynamics of estuarine and coastal waters using remote sensing: the Tinto-Odiel estuary, SW Spain. *Journal of Coastal Conservation*, **1**, 109-118.
- Omori, K., Shiraishi, K. & Hara, M. (1997) Life history of sympatric mud-flats crabs, *Helice japonica* and *H. tridens* (Decapoda: Grapsidae), in a Japanese estuary. *Journal of Crustacean Biology*, **17**, 279-288.

- Öquist, G. & Wass, R. (1988) A portable microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology. *Plant Physiology*, **73**, 211-217.
- Öquist, G. & Huner, N.P.A. (1991) Effects of cold acclimation on the susceptibility of photosynthesis to photoinhibition in Scots pine and in winter and spring cereals: a fluorescence analysis. *Functional Ecology*, **5**, 91-100.
- Öquist, G. & Chow, W.S. (1992) On the relationship between the quantum yield of photosystem II electron transport, as determined by chlorophyll fluorescence and the quantum yield of CO₂ dependent O₂ evolution. *Photosynthesis Research*, **33**, 51-62.
- Öquist, G., Chow, W.S. & Anderson, B. (1992) Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta*, **186**, 450-460.
- Palanques, A. & Guillén, J. (1998) Coastal changes in the Ebro delta: Natural and human factors. *Journal of Coastal Conservation*, **4**, 17-26.
- Patrick Jr., W.H. (1994) From wastelands to wetlands. *Journal of Environmental Quality*, **23**, 892-896.
- Pearson, S.M. (1994) Landscape-level processes and wetland conservation in the southern Appalachian mountains. *Water, Air and Soil Pollution*, **77**, 321-332.
- Pedersen, B. & Tuomi, J. (1995) Hierarchical selection and fitness in modular and clonal organisms. *Oikos*, **73**, 167-180.
- Pennings, S.C. & Callaway, R.M. (1992) Salt marsh zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology*, **73**, 681-690.
- Periáñez, R., Abril, J.M. & García-León, M. (1996) Modelling the suspended matter distribution in an estuarine system. Application to the Odiel river in southwest Spain. *Ecological Modelling*, **87**, 169-179.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1987) Gas exchange characteristics of Gulf of Mexico coastal marsh macrophytes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **111**, 243-253.
- Pezeshki, S.R. & DeLaune, R.D. (1991) A comparative study of above-ground productivity of dominant U.S. Gulf Coast marsh species. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 331-338.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1991) *Evaluation of environmental plant stress factors governing wetland loss in the Mississippi River Deltaic Plain*, pp. 81-90. Resource Development of the Lower Mississippi River. American Water Resources Association.

- Pezeshki, S.R., Pardue, J.H. & Delaune, R.D. (1996) Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology*, **16**, 453-458.
- Pezeshki, S.R. & DeLaune, R.D. (1996) Factors controlling coastal wetland formation and losses in the northern Gulf of Mexico, USA. *Recent Research and Development in Coastal Restoration*, **1**, 13-27.
- Phillips, J.D. (1986) Coastal submergence and marsh fringe erosion. *Journal of Coastal Research*, **2**, 427-436.
- Pulich, W.M. & White, W.A. (1991) Decline of submerged vegetation in the Galveston Bay system – chronology and relationships to physical factors. *Journal of Coastal Research*, **7**, 1125-1138.
- Ranwell, D.S., Bird, E.C.F., Hubbard, J.C.R., Stebbings, R.E. (1964) *Spartina* salt marshes in Southern England. V. Tidal submergence and chlorinity in Poole Harbour. *Journal of Ecology*, **52**, 627-641.
- Ranwell, D.S. (1964) *Spartina* salt marshes in Southern England. II. Rate and seasonal pattern of sediment accretion. *Journal of Ecology*, **52**, 79-94.
- Ranwell, D.S. (1967) World resources of *Spartina townsendii* (sensu lato) and economic use of *Spartina* marshland. *Journal of Applied Ecology*, **4**, 239-256.
- Ranwell, D.S. (1972) *Ecology of salt marshes and sand dunes*. Chapman & Hall Ed. Londres, UK.
- Raybould, A.F., Gray, A.J., Lawrence, M.J. & Marshall, D.F. (1991) The evolution of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Graminaeae): Origin and genetic variability. *Biological Journal of Linnean Society*, **43**, 111-126.
- Reyes, J.L., Benavente, J., Gracia, F.J. & López-Aguayo, F. (1996) Efectos de los temporales sobre las playas de la Bahía de Cádiz. IV Reunión de Geomorfología. La Coruña, España.
- Rubio, J.C. (1985) *Ecología de las Marismas del Odiel*. Tesis doctoral. Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla.
- Ruiz, F, González-Regalado, M.L., Borrego, J., Morales, J.A., Pendón, J.G. & Muñoz, J.M. (1998) Stratigraphic sequence, elemental concentrations and heavy metal pollution in Holocene sediments from the Tinto-Odiel Estuary, southwestern Spain. *Environmental Geology*, **34**, 270-278.
- Sajeev, R., Sankaranarayanan, V.N., Chandramohan, P. & Nampoodiripad, K.S.N. (1996) Seasonal changes of the sediment size distribution and stability along the beaches of Kerala, south west coast of India. *Indian Journal of Marine Science*, **25**, 216-220.
- Sánchez, J.M., Izco, J. & Medrano, M. (1996) Relationships between vegetation

- zonation and altitude in a salt-marsh system in Northwest Spain. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 695-702.
- Sánchez, J.M., Otero, X.L., Izco, J. & Macías F. (1997) Growth form and population density of *Spartina maritima* (Curtis) Fernald in Northwest Spain. *Wetlands*, **17**, 368-374.
- Sánchez, J.M., Otero, X.L. & Izco, J. (1998) Relationship between vegetation and environmental characteristics in a salt-marsh system on the coast of Northwest Spain. *Plant Ecology*, **136**, 1-8.
- Sharma, P.K. & Hall, D.O. (1991) Interaction of salt stress and photoinhibition on photosynthesis in barley and sorghum. *Journal of Plant Physiology*, **138**, 614-619.
- Sherman, K. & Duda, A.M. (1999) An ecosystem approach to global assessment and management of coastal waters. *Marine Ecology-Progress Series*, **190**, 271-287.
- Schlapfer, F. & Fischer, M. (1998) An isozyme study of clone diversity and relative importance of sexual and vegetative recruitment in the grass *Brachypodium pinnatum*. *Ecography*, **21**, 351-360.
- Short, F.T. & Burdick, D.M. (1996) Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*, **19**, 730-739.
- Short, F.T. & WyllieEcheverria, S. (1996) Natural and human disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, **23**, 17-27.
- Snow, A.A. & Vince, S.W. (1984) Plant zonation in an Alaska salt marsh II. An experimental study of the role of edaphic conditions. *Journal of Ecology*, **72**, 669-684.
- Spicher, D.P. (1984) *The ecology of a caespitose cordgrass (Spartina sp.) introduced to San Francisco Bay*. PhD thesis, San Francisco State University, San Francisco, California, USA.
- Steel, R.G.D. & Torrie, J.H. (1960) *Principles and procedures of statistics*, pp.481. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- Stevenson, J.C., Kearny, M.S. & Pendelton, E.C. (1985) Sedimentation and erosion in a Chesapeake Bay brackish marsh system. *Marine Geology*, **67**, 213-235.
- de Steven, D. (1989) Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, **77**, 579-596.
- Stocklin, J. (1999) Differences in life history traits of related *Epibolium* species: Clonality, seed size and seed number. *Folia Geobotanica*, **34**, 7-18.

- Sutherland, W.J. (2000) *The conservation handbook: research, management and policy*. Blackwell Science LTD, Cambridge, UK.
- Tenhunen, J.D., Beyschlag, W., Lange, O.L. & Harley, P.C. (1987) *Plant Responses to Stress Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*, pp. 305-327 (Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. & Oechel, W.C. eds). Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Thompson, J.D., McNeilly, T. & Gray, A.J. (1991) Population variation in *Spartina anglica* C.E. Hubbard. II. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytology*, **117**, 129-139.
- Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1996) More on the biogeography of scarce vascular plants. *Biological Conservation*, **75**, 299-302.
- Tiner, R.W.Jr (1984) *Wetlands of the United States: current status and recent trends*. United States Fish and Wildlife Service, Washington D.C., USA.
- Trnka, S. & Zedler, J.B. (2000) Site conditions, not parental genotype, determinate the height of *Spartina foliosa*. *Estuaries*, **23**, 572-582.
- Turner, N.C., Schulze, E.D. & Gollan, T. (1984) The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*, **63**, 338-342.
- Turner, R.E. (1990) Landscape development and coastal wetland losses in the northern Gulf of Mexico. *American Zoologist*, **30**, 89-105.
- Turner, R.E. (1997) Wetland loss in the Northern Gulf of Mexico: multiple working hypotheses. *Estuaries*, **20**, 1-13.
- Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O. et al. (1968-93) *Flora Europaea*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Ungar, I.A. (1998) Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats?. *The Botanical Review*, **64**, 176-199.
- Valdes *et al.* (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. (Valdés, B., Talavera, S. & Fernández-Galiano, E. eds.). Ketres Editora S.A. Barcelona, España.
- van Dijk, P.M., Kwaad, F.J.P.M. & Klapwijk, M. (1996) Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrological Processes*, **10**, 1069-1080.
- van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesová, J. & Hendriks, R.J.J. (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Bulletin*, **351**, 1331-1339.
- Vasek, F.C. (1980) Creosote bush: long-lived clones in the Mohave Desert. *American Journal of Botany*, **67**, 246-255.
- Verburg, R. & Grava, D. (1998) Differences in allocation patterns in clonal and sexual offspring in a woodland pseudo-annual. *Oecologia*, **115**, 472-477.

- Vince, S.W. & Snow, A.A. (1984) Plant zonation in an Alaska salt marsh I. Distribution, abundance and environmental factors. *Journal of Ecology*, **72**, 651-667.
- de Vries, I., Smaal, A.C., Nienhuis, P.H. & Joordens, J.C.A. (1996) Estuarine management strategies and the predictability of ecosystems changes. *Journal of Coastal Conservation*, **2**, 139-148.
- Vuorisalo, T., Tuomi, J., Pedersen, B. & Käär, P. (1997) Hierarchical selection in clonal plants. En: *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 243-261 (de Kroon & van Groenendael, J. eds). Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.
- Warburton, C.L., James, E.A., Fripp, Y.J., Trueman, S.J., Wallace, H.M. (2000) Clonality and sexual reproductive failure in remnant populations of *Santalum lanceolatum* (Santalaceae). *Biological Conservation*, **96**, 45-54.
- Watson, M.A., Hay, M.J.M., & Newton, P.C.D. (1997) Developmental phenology and the timing of determination of shoot bud fates: ways in which the developmental program module fitness in clonal plants. En: *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 31-53 (de Kroon & van Groenendael, J. eds). Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.
- Wigley, T.M.L. & Barnett, T.P. (1990) Detection of the greenhouse effect in the observations. En: *Climatic Change*, pp. 245-255. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wilsey, B.J., McKee, K.L. & Mendelsohn, L.A. (1992) Effects of increased elevation and macronutrient and micronutrient additions on *Spartina alterniflora* transplant success in salt-marsh dieback areas in Louisiana. *Environmental Management*, **16**, 505-511.
- Wilson, R.F. & Mitsch, W.J. (1996) Functional assessment of five wetlands constructed to mitigate wetland loss in Ohio, USA. *Wetlands*, **16**, 436-451.
- Wolman, M.G. (1959) Factors influencing erosion of cohesive river bank. *American Journal of Science*, **257**, 204-216.
- Yund, P.O., Marcum, Y. & StewartSavage, J. (1997) Life-history variation in a colonial ascidian: Broad-sense heritabilities and tradeoffs in allocation to sexual growth and male and female reproduction. *Biological Bulletin*, **192**, 290-299.
- Zedler, J.B. (1983) Freshwater impacts in normally hypersaline marshes. *Estuaries*, **6**, 346-355.
- Zedler, J.B. & Langis, R. (1990) *A manual for assessing restored and natural coastal wetlands*. California sea Grant College. San Diego, California, USA.
- Zedler, J.B. (1993) Canopy architecture of natural and planted cordgrass marshes: selecting habitat evaluation criteria. *Ecological Applications*, **3**, 123-138.

Agradecimientos

Agradezco, en primer lugar, al Dr. M. Enrique Figueroa Clemente la espléndida dedicación que me ha ofrecido durante estos años, como director de este trabajo y como amigo. También he de agradecer a la Dra. Teresa Luque Palomo su ayuda en la realización de este trabajo, su amistad, así como sus consejos vitales de los que tanto he aprendido.

Un agradecimiento especial para el Dr. Carlos J. Luque Palomo, codirector de esta tesis, por su colaboración en los muestreos y en la realización de esta memoria y sus consejos y discusiones sobre la misma, sin los cuales esta no habría sido posible.

Muchísimas gracias al Dr. Eloy M. Castellanos, codirector de esta tesis, y al Dr. F. Javier Jiménez Nieva, por sus consejos prácticos, que tanto trabajo me han ahorrado, y sus horas de discusión sobre las especies de *Spartina*.

Mi gratitud a Tony J. Davy, de la Universidad de East Anglia (Norwich, U.K.), por su colaboración en este trabajo y su amistad durante mi visita a su laboratorio. También he de agradecer la gran acogida y amistad que me ofrecieron los doctores Ulrich Seelinger, Cesar Cordazo y Cesar Costa en Río Grande do Sul (Brasil).

Gracias a Lola y Laura por sus amistades, grandes compañeras de trabajo, y a la segunda por su paciencia a la hora de introducirme en la fluorescencia clorofílica.

Agradezco a estos colaboradores, de corazón, su ayuda en los trabajos de campo y laboratorio (la unión hizo la fuerza): Alfredo, Migue, Susana y Alicia, María Castro y Juanele, Rafalito y Antoñito, Marta e Irene, Eva y Fran, M^a Carmen y Nacho, Boli y Chema, Menia y Ana, Jero y Jaime, Matu, Isa, Nela, Regina, Myriam, M^a José, David Doblas, Valme, Elena, Carlos, David Olivares, Jose Ramón, Antonio Rivas, Carmen, Susana Gómez, Paco, Jesús, Ana Belén, Ramoni, Iván, Francisco López, Susana Basilio, Antonio Castilla, la Gordo Loba, Manolo, Gloria, Esther, Pedro, Ana Alcalá, María Aguilar, Marta Roche y Leo. Muchas gracias también a Mercedes, May y Ana por su amable ayuda en el dichoso papeleo.

Agradezco a la Junta de Andalucía la concesión de una beca de Formación de Personal Investigador, así como a la Dirección del Paraje Natural "Marismas del Odiel", y en especial a Dr. Juan Carlos Rubio, por su colaboración durante estos cuatro años. También agradecer a la Autoridad Portuaria de Huelva y a C.E.P.S.A. Refinería de la Rábida por su interés en el desarrollo de los trabajos que integran esta tesis doctoral y el patrocinio de este estudio mediante proyectos e investigación.

Finalmente, un agradecimiento especial para mis padres, Jesus y Lolay, mi hermana Marta, y mis abuelo/as por estar junto a mi siempre que los he necesitado, apoyándome. Sin ellos este trabajo no habría sido posible.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

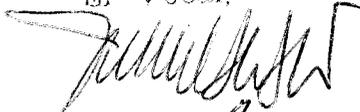
Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de

D. JESUS M. CASTILLO SEGURA
titulada Ecología y fisiología comparadas de *Spartina maritima* y *Spartina densiflora* en marismas mareales mediterráneas. Aplicaciones al control y la preservación
acordó otorgarle la calificación de

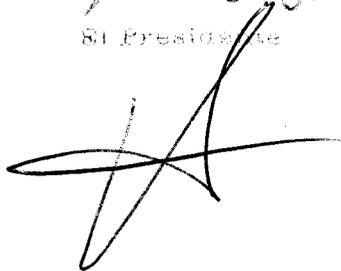
SOBRESALIENTE con Lombe POR UNANIMIDAD

Sevilla, 11 de Junio 2001

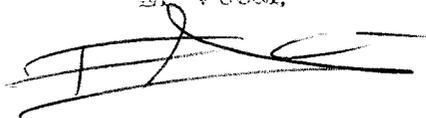
El Vocal,



El Presidente,



El Vocal,



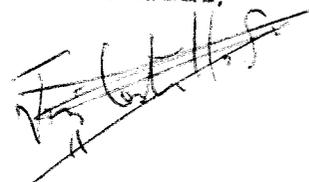
El Secretario,

Mari Guz Doz Aguilera

El Vocal,



El Doctorado,





UNIVERSIDAD
de SEVILLA



UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600303930