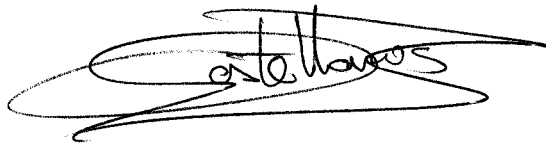


**COLONIZACION, DINAMICA POBLACIONAL Y PAPEL EN LA
SUCESION DE *SPARTINA MARITIMA* (CURTIS) FERNALD EN LAS
MARISMAS DEL ODIEL**

**Memoria para optar al grado de DOCTOR EN BIOLOGIA que presenta y
firma el Licenciado ELOY MANUEL CASTELLANOS VERDUGO**

Sevilla, 1 de Junio de 1992

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Castellanos', with several large, sweeping loops and flourishes extending from the letters.

Fdo.: Eloy Manuel Castellanos Verdugo

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL Y ECOLOGIA.
FACULTAD DE BIOLOGIA. UNIVERSIDAD DE SEVILLA.**

TD 386



UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para
que mi Tesis Doctoral Colpización, dinámica
política y papel en la evolución de
Spartina alterniflora...
sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial. (con cita)
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.

Firmado:

Castellanos

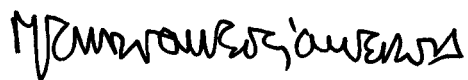
Sevilla, a 11 de Mayo de 2009

COLONIZACION, DINAMICA POBLACIONAL Y PAPEL EN LA
SUCESION DE *SPARTINA MARITIMA* (CURTIS) FERNALD EN LAS
MARISMAS DEL ODIEL

Memoria para optar al grado de DOCTOR EN BIOLOGIA que presenta el
Licenciado Eloy Manuel Castellanos Verdugo

Sevilla, 1 de Junio de 1992

DIRECTOR



Prof. Dr. Manuel Enrique Figueroa Clemente

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL Y ECOLOGIA.
FACULTAD DE BIOLOGIA. UNIVERSIDAD DE SEVILLA.

A Chiqui

INDICE

1. INTRODUCCION. <i>SPARTINA MARITIMA</i> (CURTIS) FERNALD: SU RELACION CON ESPECIES PROXIMAS DE ESTE GENERO.....	1
1.1. Objetivos del estudio.....	6
2. EL AREA DE ESTUDIO.....	8
2.1. Marismas de Cádiz.....	9
2.2. Marismas de Huelva.....	10
2.3. Apuntes climáticos.....	15
3. JUSTIFICACION DE LA METODOLOGIA EMPLEADA.....	17
4. PROCESOS FISIOGRAFICOS. EROSION Y SEDIMENTACION.....	20
4.1. La zona de estudio.....	24
4.2. Metodología.....	24
4.3. Resultados.....	26
4.3.1. Balance neto de erosión/sedimentación para el período completo de seguimiento.....	26
4.3.1.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenosos.....	26
4.3.1.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.....	27
4.3.2. Balance neto anual de erosión/sedimentación.....	34

4.3.2.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenosos.....	35
4.3.2.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.....	35
4.3.3. Dinámica anual de erosión/sedimentación.....	39
4.3.3.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenos.....	42
4.3.3.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.....	46
4.3.3.3. Modelo anual de la dinámica de sedimentos.....	50
4.4. Discusión.....	55
5. COLONIZACION, ZONACION, SUCESION.....	60
5.1. Dispersión, colonización y crecimiento clonal de <i>Spartina maritima</i>	64
5.1.1. La zona de estudio.....	67
5.1.2. Metodología.....	68
5.1.3. Resultados.....	69
5.1.3.1. Dispersión y colonización de <i>Spartina maritima</i> en planicies mareales de nueva formación de las Marismas del Odiel.....	69
5.1.3.2. Crecimiento clonal de <i>Spartina maritima</i> : estructuración de los espacios desnudos colonizados.....	74
5.1.4. Discusión.....	76
5.2. Caracterización de los sedimentos colonizados por <i>Spartina maritima</i> y <i>Sarcocornia perennis perennis</i> en el estuario del Odiel.....	82

5.2.1. La zona de estudio.....	82
5.2.2. Metodología.....	84
5.2.3. Resultados.....	84
5.2.3.1. Niveles verticales de distribución de <i>Spartina maritima</i> y <i>Sarcocornia perennis perennis</i> en el estuario.....	84
5.2.3.2. Niveles de reducción en los sustratos ocupados por ambas especies.....	86
5.2.3.3. Valores de pH en los sedimentos colonizados.....	90
5.2.3.4. Conductividad eléctrica en los sedimentos colonizados.....	91
5.2.3.5. Medidas de compactación en los sedimentos colonizados.....	91
5.2.4. Discusión.....	92
5.3. <i>Sarcocornia perennis perennis</i> vs. <i>Spartina maritima</i>	94
5.3.1. Competencia: organización e información.....	94
5.3.2. La zona de estudio.....	98
5.3.3. Metodología.....	98
5.3.4. Resultados.....	100
5.3.4.1. Disposición espacio-temporal de rodales de vegetación donde coexisten ambas especies.....	100
5.3.4.2. Evolución morfológica de los rodales de vegetación.....	103
5.3.4.3. Disposición espacio-temporal de <i>Spartina maritima</i> y <i>Sarcocornia perennis perennis</i> en los rodales de vegetación.....	105
5.3.4.4. Interferencia de la vegetación en los procesos de erosión/sedimentación.....	105

5.3.4.5. Caracterización de los sedimentos ocupados por <i>Spartina maritima</i> y <i>Sarcocornia perennis perennis</i> en rodales de vegetación donde coexisten.	106
* Niveles verticales de distribución para ambas especies.....	106
* Valores de pH en los sedimentos colonizados.....	109
* Niveles de reducción en los sedimentos colonizados.....	109
5.3.4.6. Interferencia competitiva.....	110
* Biomasa enterrada: compactación de los sedimentos.....	110
* Biomasa aérea: luz, espacio.....	112
5.3.4.7. Dominancia competitiva: densidad y biomasa.....	113
5.3.5. Discusión.....	113
6. DINAMICA POBLACIONAL DE TALLOS AEREOS DE <i>SPARTINA MARITIMA</i>	117
6.1. La zona de estudio.....	120
6.2. Metodología.....	121
6.3. Resultados.....	124
6.3.1. Densidad de tallos aéreos.....	124
6.3.1.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de <i>Spartina maritima</i> en activa colonización.....	124
6.3.1.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de <i>Spartina maritima</i> en una marisma lateral estabilizada.....	129
6.3.2. Flujo de población.....	130
6.3.2.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de <i>Spartina maritima</i> en activa colonización.....	130

6.3.2.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de <i>Spartina maritima</i> en una marisma lateral estabilizada.....	133
6.3.3. Evolución de la población original: curvas de agotamiento.....	137
6.3.3.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de <i>Spartina maritima</i> en activa colonización.....	137
6.3.3.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de <i>Spartina maritima</i> en una marisma lateral estabilizada.....	141
6.3.4. Curvas de supervivencia: cohortes mensuales y cohortes estacionales.....	147
6.3.4.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de <i>Spartina maritima</i> en activa colonización.....	147
6.3.4.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de <i>Spartina maritima</i> en una marisma lateral estabilizada.....	169
6.4. Discusión.....	174
7. DISCUSION.....	181
8. CONCLUSIONES.....	188
9. BIBLIOGRAFIA.....	196

**1. INTRODUCCION. *SPARTINA MARITIMA* (CURTIS) FERNALD:
SU RELACION CON ESPECIES PROXIMAS DE ESTE GENERO.**

1. INTRODUCCION. *SPARTINA MARITIMA* (CURTIS) FERNALD: SU RELACION CON ESPECIES PROXIMAS DE ESTE GENERO.

Las marismas dominadas por *Spartina* Schreber constituyen comunidades enormemente importantes dentro de los estuarios, con alto éxito colonizador en depósitos sedimentarios recientes. Este género de la familia *Gramineae*, que caracteriza a gran parte de las marismas del Océano Atlántico, fundamentalmente en latitudes medias de América, Europa y África, consta de dieciséis especies, perennes y rizomatosas, tolerantes a salinidad (Mobberley, 1956).

Distintos aspectos de las diversas especies de *Spartina* han sido discutidos por numerosos autores. Aunque existen notables diferencias morfológicas entre ellas, su papel ecológico es similar en los sistemas de marismas. Martos (1987) resume la atención que este género ha recibido en los abundantes estudios de que ha sido objeto, bien referentes a su distribución en relación con la incidencia mareal y su efecto estimulador en la sedimentación (Ranwell, 1961, 1964a; Ranwell *et al.*, 1964; Hubbard, 1965, 1969), a estimas de biomasa y producción primaria neta (Valiela *et al.*, 1975; Mahall y Park, 1976; Hopkinson *et al.*, 1978; Long y Woolhouse, 1979; Gallagher y Hull, 1980; Gallagher *et al.*, 1980), o a aspectos relacionados con la descomposición (White *et al.*, 1978; Hackney y De la Cruz, 1980; Ruber *et al.*, 1981; Frasco y Good, 1982; Marinucci, 1982).

En los últimos años, los trabajos sobre *Spartina* se han diversificado y algunas especies (*S. anglica*, *S. alterniflora*, *S. patens*) son objeto de continua investigación (Doody, 1984; Hill, 1987; Hemminga *et al.*, 1988; McKee y Patrick, Jr., 1988; Mendelssohn y McKee, 1988; Pezeshki y DeLaune, 1988; Burdick, 1989; Burdick *et al.*, 1989; Newell *et al.*, 1989; Pezeshki *et al.*, 1989; Burdick y Mendelssohn, 1990; Gray y Benham, 1990; Thompson, 1990; Thompson *et al.*, 1991a, b y c).

El género *Spartina* no fue considerado hasta hace algo más de un siglo, al reconocerse *Spartina townsendi* (más tarde, *townsendii*) como nueva especie por los hermanos H. y J. Groves, de material recolectado en Gran Bretaña (Lambert, 1964).

Pudo tener su origen en el Nuevo Mundo, donde existe un mayor número de especies. Sólo *Spartina maritima* existiría en Europa, pudiendo haber emigrado vía Islandia - Feroes en un clima más cálido (Chapman, 1977). Hay evidencias que indican la aparición previa de una especie de *Spartina*, ya sea *Spartina maritima* o una forma desconocida ahora extinguida (Ranwell, 1981c), en el estuario de Humber (Gran Bretaña), más al norte que el límite corriente de *Spartina maritima*, hace entre 2000 y 3000 años (McGrail, 1981). Sin embargo, Chevalier (1923) había sugerido que la especie es sólo nativa en Sudáfrica y en el

noroeste de Africa, desde Mauritania hasta Marruecos, y también probablemente más al norte, desde Gibraltar hasta la desembocadura del Loira, y que fue introducida por la navegación en localidades a mayor latitud que éstas. La amplia distribución en Africa sugiere un origen tropical para la especie, que posiblemente retroceda y avance en Gran Bretaña dependiendo de las fluctuaciones climáticas (Marchant, 1967). Pierce (1982) cuestiona no obstante la asunción previa (Marchant, 1967) de que *Spartina maritima* sea nativa en Sudáfrica. El primer registro comparativamente tardío de *Spartina* en Sudáfrica, y evidencias de su expansión reciente en algunos estuarios, sugieren que la especie podría haber sido introducida por los primeros colonizadores blancos (Pierce, 1982).

La masiva extensión de poblaciones de plantas acuáticas que ocurrió de forma violenta durante los siglos XIX y XX, dependientes de la actividad humana y su civilización, está íntimamente relacionada con la distribución actual de esta especie en la costa atlántica europea.

La especie americana *Spartina alterniflora* Loisel fue recogida por primera vez en Southampton, en las Islas Británicas, en 1829, a dónde accedió presumiblemente por la navegación. La nativa europea *Spartina maritima* (Curtis) Fernald se vería afectada seriamente por su presencia (Mobberley, 1956; Marchant, 1963, 1967, 1968, 1975a, 1977; Lambert, 1964; Ranwell, 1967, 1972, 1973, 1981a y b; Doody, 1984; Adam, 1990; Gray y Benham, 1990).

Esta introducción accidental durante el siglo pasado permitió, tras hibridaciones y mutaciones, la aparición de *Spartina x townsendii*.

En 1931, C.L. Huskins realiza estudios citológicos dando los cromosomas completos de la fértil *S. x townsendii* ($2n=126$), derivada por duplicación cromosómica de un hipotético híbrido entre *S. maritima* ($2n=56$) y *S. alterniflora* ($2n=70$). En el estudio (con técnicas primitivas) se emplearon especies polimórficas de América Central, al considerar el autor extinguida *S. alterniflora* en Gran Bretaña.

Revisiones posteriores por C.J. Marchant (1963, 1967, 1968, 1975a), examinando material británico de *Spartina alterniflora*, determinarían la existencia de dos taxones de *Spartina x townsendii*. Dando a *S. maritima* $2n=60$ (nunca 56) y a *S. alterniflora* $2n=62$ (nunca 70) encontró, por una parte, un híbrido F_1 estéril, *S. x townsendii* H. y J. Groves, y por otra uno fértil, *S. anglica* C.E. Hubbard, variable entre $2n=120, 122$ y 124 , originado por duplicación cromosómica del anterior.

La historia de *S.x townsendii* es un caso de evolución de nuevas especies en condiciones naturales por hibridación entre dos especies geográficamente aisladas que aparecen juntas por azar, restauración de la fertilidad por duplicación cromosómica y éxito en la colonización (Lambert, 1964). Pero tan plausible como es esta historia, todavía no ha sido

probado que sea posible reproducir los híbridos putativos artificialmente (Adam, 1990).

En Europa, las comunidades originales de *Spartina* estaban dominadas por *Spartina maritima*; con la introducción de *S. alterniflora* desde la costa oeste del océano Atlántico y subsecuente formación del híbrido complejo *S. x townsendii* - *S. anglica*, el patrón de distribución parece haber cambiado. El anfidiplóide *S. anglica*, $2n=124$, originado desde el taxón estéril de 62 cromosomas, tenía la posibilidad de reproducirse por semillas, y aventajó a *S. x townsendii* en la colonización (Marchant, 1975). Esto incidió en el decremento de las formas de *S. alterniflora* y *S. maritima*. Los dos parentales originales han sido virtualmente eliminados en Gran Bretaña y los dos híbridos forman ahora una asociación muy extendida (Chapman, 1977).

Pocas especies han tenido éxito en abarcar la supervivencia desde el límite absoluto inferior de la marisma, en pisos fangosos mareales, hasta el límite superior de ésta impuesto por las mareas equinocciales, y desde condiciones totalmente salinas a condiciones de aguas salobres. *Spartina anglica* lo ha conseguido. Especies de *Spartina* establecidas desde tiempos anteriores, por ejemplo las de marismas americanas (Mobberley, 1956), se han especializado para crecer en zonas específicas dentro de este rango, pero sólo *Spartina anglica* tiene la capacidad de abarcarlo completamente (Ranwell, 1972, 1981a y b; Adam, 1990). Localmente en Gran Bretaña, *Spartina anglica* ha invadido y reemplazado comunidades de *Zostera noltii* y *Zostera marina* (Bird y Ranwell, 1964; Hubbard y Stebbings, 1968; Ranwell, 1981a; Haynes y Coulson, 1982; Corkhill, 1984), y en general su expansión, con ayuda humana, a lo largo del último siglo ha alterado de forma importante la ecología de marismas en la Europa del norte y en otras partes del mundo (Ranwell, 1967; Bascand, 1970; Boston, 1981; Chung, 1990). *Spartina anglica* es ahora una de las principales especies de marisma baja en el norte de Europa (Beefink y Géhu, 1973).

El impacto de *Spartina anglica* en sus parentales putativos ha sido desafortunadamente poco estudiado (Adam, 1990).

Las especies progenitoras, *Spartina alterniflora* y *Spartina maritima*, también aparecen juntas en el suroeste de Francia, donde una planta estéril, posteriormente llamada *Spartina neyrantii*, se encontró en 1892, y se cree un híbrido del cruce recíproco, con *S. alterniflora* como parental femenino (Marchant, 1975b, 1977).

Spartina maritima, restringida a la costa este del Océano Atlántico, se distribuye por el oeste y sur de Europa (costas este y sur británicas, Países Bajos, Francia, y desde Portugal y España a Yugoslavia) y noroeste, sur y suroeste de África, hasta Sudáfrica (Mobberley, 1956). *Spartina maritima* tiene una amplia distribución entre sus límites corrientes de 53°N en Gran Bretaña y 35°S en el sur de África, aunque puede haber sido recientemente introducida en Sudáfrica (Pierce, 1982). En la actualidad es extremadamente rara en la Europa

del norte, donde manifiesta bajo vigor y esterilidad parcial de semillas (Marchant, 1967; Marchant y Goodman, 1969a; Ranwell, 1981b). Es aparentemente intolerante a altas tasas de acreción (Ranwell, 1981b) y en Holanda se vio severamente afectada por las heladas excepcionales del invierno de 1962-1963 (Adam, 1990). Las plantas sureuropeas y africanas son mucho más vigorosas que las del norte de Europa (Adam, 1990), y, como sugiere Ranwell (1981a), a primera vista puede pensarse que sean diferentes especies.

En Gran Bretaña, debido al desplazamiento por parte del híbrido más vigoroso *Spartina x townsendii* y a que se localiza próxima al límite más septentrional de su distribución, *Spartina maritima* se halla en regresión (Ranwell *et al.*, 1964), encontrándose restringida a puntos de marisma alta, en cubetas, en el sureste de Inglaterra. Es sólo en Essex donde se desarrolla de forma extensiva en zonas de marisma baja (Adam, 1978; Ranwell, 1981a y b). Hay pocas evidencias de la antigua extensión de *Spartina maritima* en las marismas británicas. Es improbable que alguna vez formara extensos pastizales puros similares a los que ahora forma *Spartina anglica*, siendo presumible que en general se presentase como clones esparcidos o dispersos (Adam, 1990).

La explicación más ampliamente sostenida del reciente declive de *Spartina maritima* es su reemplazamiento por *Spartina anglica*. En muchos sitios donde *Spartina maritima* existía, la marisma baja está ahora ocupada por *spartina anglica*, pero esto en sí no prueba el desplazamiento competitivo. Un pequeño cambio en el clima puede haber propiciado el balance competitivo entre ambas especies en favor de la última. Una vez desplazada es improbable que, incluso con una mejora climática, *Spartina maritima* fuese capaz de recolonizar antiguos espacios. En muchos sitios, *Spartina maritima* parece haber declinado antes de la expansión de *Spartina anglica*, sugiriendo de nuevo que el cambio ambiental fue factor primario en su declive (Adam, 1990).

Quizás por todo ello, los trabajos que hacen referencia a esta especie son escasos, tratando aspectos descriptivos y de distribución (Marchant, 1967; Goodman, 1969; Goodman *et al.*, 1969; Marchant y Goodman, 1969a y b; Adam, 1978; Ranwell, 1981a y b).

Castroviejo (1976) recoge diversas citas de *Spartina maritima* en Holanda (Beefink, 1966), Francia (Corillion, 1953) y España (Loriente, 1975, en Santander; Merino, 1909 y Buch, 1951, en puntos de la costa de Pontevedra), y la observa en la ría de Arosa y en la desembocadura del Miño, no constatando la existencia en las costas gallegas del *Spartinetum townsendii* Tansley 1939 a pesar de haber sido citada *S. x townsendii* H. y J. Groves en Pontevedra (Buch, 1951). Tampoco tiene referencias de *Spartina alterniflora* en Galicia.

Spartina maritima resulta común en las marismas del Golfo de Cádiz, donde alcanza la distribución más meridional de Europa, ocupando y dominando estadios jóvenes de marisma baja (Géhu, 1984a y b; Martos, 1987). Aquí, como colonizador primario, coexiste

puntualmente con otra especie de su mismo género, *Spartina densiflora*. Esta última, introducida desde América del Sur y naturalizada en nuestras latitudes, prefiere las marismas media y alta, donde constituye comunidades monoespecíficas que alcanzan unos de los más elevados valores mundiales de productividad en ecosistemas estuarinos mareales (Rubio García *et al.*, 1984 a y b; Rubio García, 1985a; Figueroa *et al.*, 1985; Figueroa, 1987; Martos, 1987; Figueroa y Castellanos, 1988).

1.1. Objetivos del estudio.

La falta de información referente a *Spartina maritima* indujo a nuestro grupo de investigación a iniciar en 1984 una línea de trabajo centrada en conocer de esta especie aspectos ecológicos fundamentales que permitiesen profundizar con posterioridad en cuestiones funcionales relevantes para este tipo de ecosistemas (colonización, competencia, sucesión, diversidad,...). *Spartina maritima*, al ocupar los niveles más bajos de distribución en aquellas marismas de nuestras latitudes en las que aparece, se convierte en uno de los primeros eslabones de los complejos diagramas sucesionales de vegetación descritos para los estuarios, confiriéndole esto singular importancia a su estudio.

Acerca de *Spartina maritima* conocemos su distribución detallada en el estuario del Odiel en relación con la dinámica geomorfológica, y aproximaciones sobre la fenología de la floración y el crecimiento (altura y densidad de tallos aéreos, biomasa aérea y enterrada) que han permitido establecer distintos modelos de desarrollo de la especie (Figueroa *et al.*, 1985, 1986, 1987b; Martos, 1987).

Frecuentemente se atribuye a *Spartina maritima* un notable papel en la formación, protección y estabilización de marismas. No existe, sin embargo, una detallada y continua serie de registros que así lo confirme, siendo por tanto éste uno de los aspectos que se abordan en el presente estudio, relacionando la presencia de la especie con las variaciones fisiográficas que ocurren en los espacios desnudos mareales sobre los que se establece (apartado 4).

También se examina la dinámica de su distribución, anclaje y colonización en áreas estuarinas de nueva formación, y la importancia de estos procesos en la estructuración y canalización de la energía y en la orientación del flujo de información, que posibilitan la entrada de otras especies vegetales (competencia, sucesión) y aceleran la consolidación de los espacios desnudos emergentes (apartado 5).

Finalmente, parecía necesario iniciar un análisis demográfico de la especie. En la actualidad son numerosos los estudios demográficos de vegetación, en los que se acentúa la

importancia de conocer los flujos de población frente a valoraciones realizadas con medidas más groseras y destructivas, con las que se escapan aspectos sobre mortalidad o se subestima la productividad.

Dado el carácter modular de *Spartina maritima*, existían diferentes niveles desde donde comenzar un estudio poblacional: individuo genético completo, clones, tallos, hojas,... Resultaba compleja la aproximación al individuo (o individuos) genético completo, bastando en primer lugar con el conocimiento detallado de la distribución de la especie en el estuario. En un segundo nivel, el análisis sobre la colonización, crecimiento vegetativo y estructuración de clones aislados de *Spartina maritima* ya se había diseñado (apartado 5). Se decidió por ello abordar desde una perspectiva demográfica el estudio de tallos aéreos, al ser de gran importancia poblacional en este tipo de organismos el nacimiento y muerte de sus módulos. Se seleccionaron dos poblaciones contrastadas en el estuario del Odiel, realizándose exhaustivas observaciones de campo en las que el destino de los individuos (tallos aéreos) podía ser seguido, obteniéndose información precisa del flujo de población y de las tasas de mortalidad en cortos intervalos de tiempo (apartado 6). Esto permitiría profundizar con posterioridad en aspectos de regulación dependiente de la densidad y fenológicos en relación con la estructura vertical, y obtener valores de exportación de detritos al estuario (demografía foliar) calibrándose las medidas conocidas de productividad, líneas en las que actualmente se trabaja.

2. EL AREA DE ESTUDIO.

2. EL AREA DE ESTUDIO

El litoral suratlántico andaluz presenta una variada tipología en morfologías costeras, siendo de especial interés los ecosistemas mareales asociados a los estuarios de los ríos. Se da un conjunto de marismas de diferente grado de desarrollo y evolución, que se extiende desde las mareales, sometidas a una intensa incidencia marina, hasta las continentales, independizadas de la influencia mareal y subordinadas a regímenes de encharcamiento por precipitación y aportes fluviales.

Se pueden distinguir dos grandes grupos, atendiendo a simples criterios espaciales: Marismas de Cádiz y Marismas de Huelva. Por extensión y relevancia ecológica, el sistema onubense es de mayor interés. Por su parte, las Marismas de Cádiz constituyen un valioso conjunto de importancia mundial imprescindible en la dinámica biogeográfica, y superan a las anteriores en cuanto a diversidad tipológica.

En cada una de estas marismas, la importancia cuantitativa de las poblaciones de *Spartina maritima* es diferente, aunque las mayores extensiones monoespecíficas se localizan en los estuarios de la costa onubense.

2.1. Marismas de Cádiz.

El litoral gaditano presenta una considerable extensión de marismas, correspondiendo la mayor superficie al conjunto de éstas que se localizan en la Bahía de Cádiz, que en el pasado superó las 25000 hectáreas (Fernández-Palacios *et al.*, 1988).

Desde el sureste al noroeste encontramos la desembocadura del río Guadiaro, las Marismas de los ríos Guadarranque y Palmones, de los arroyos Vega, Jara y Valle, las Marismas de Barbate, desembocadura del Salado de Conil, el complejo de la Bahía de Cádiz (Caño Sancti Petri, Marismas de Puerto Real y Chiclana y Río San Pedro) y la orilla izquierda del Guadalquivir.

Fernández-Palacios *et al.* (1988) clasifican estos enclaves marismeños del litoral gaditano atendiendo a criterios de evolución, morfología e incidencia de aportes de aguas dulces.

Por su evolución distinguen desde las seniles, con escasa influencia mareal, red de drenaje simplificada por colmatación de esteros y marcada estacionalidad, donde se incluyen las de Bonanza y zonas del interior de la Bahía de Cádiz y de las Marismas de Barbate, hasta las mareales, sujetas a la oscilación de las mareas, y asociadas al río San Pedro y al caño Sancti

Petri, y a las desembocaduras del Barbate, Palmones, Guadarranque y Salado de Conil.

Desde un punto de vista morfológico, separan las situadas en el interior de bahías, con las Marismas del Palmones y Guadarranque en la Bahía de Algeciras como más características, de las asociadas a orillas de estuarios parcialmente cerrados por flechas arenosas, como las marismas de la margen derecha del Guadalquivir. Las Marismas de la Bahía de Cádiz compartirían ambos aspectos morfológicos.

La disminución del rango mareal al dirigirnos desde el Atlántico al Mediterráneo, la mayor pluviosidad en áreas del Estrecho de Gibraltar y la reducida superficie de las marismas más orientales inciden en estas últimas remarcando en ellas el predominio de las condiciones fluviales sobre las mareales.

Spartina maritima se distribuye de manera discontinua sobre las marismas del litoral gaditano. La especie en cuestión no se encuentra en la orilla izquierda del Guadalquivir, desembocadura del Salado de Conil, Marismas de los arroyos Valle, Jara y Vega, ni en las marismas del Guadiaro, siendo poco abundante pero con una clara zonación en las Marismas del Palmones, escasa en la del Guadarranque, y con mayor presencia en el complejo de la Bahía de Cádiz y las Marismas de Barbate. En estas, *Spartina maritima* aparece ocupando el nivel inferior de la orilla de caños, estando sometida a oscilación mareal diaria. Sólo algunas algas, como *Ulva lactuca* y *Enteromorpha* spp., y la fanerógama marina *Zostera noltii*, en rodales sobre la superficie de fangos desnudos, anteceden a la gramínea, tras la que inmediatamente aparecen, conforme se incrementa en altura, *Sarcocornia perennis perennis* y *Sarcocornia fruticosa*.

2.2. Marismas de Huelva.

Las Marismas de Huelva son un caso típico de marisma mareal estuarina con altos valores de salinidad y un régimen de marea con elevados coeficientes, que dan lugar a inundaciones diarias que afectan a gran parte de sus sectores, e inundaciones estacionales que la cubren en casi su totalidad (Rubio García, 1985a). Su extensión, superior a la de las marismas del litoral gaditano, oscila entre las cerca de 90000 Ha del antiguo estuario del Guadalquivir y las 4000 Ha del estuario del Río Piedras (Figueroa *et al.*, 1987).

De sureste a noroeste, las Marismas de la margen derecha del Guadalquivir, Marismas del Tinto, Marismas del Odiel, Marismas del Piedras, Marismas del Carreras y Marismas del Guadiana aparecen asociadas a los respectivos estuarios de sus ríos.

Figueroa (comunicación personal) encuentra características propias que hacen singulares a cada una de estas marismas. Desde un punto de vista temporal o de grado de

madurez, las Marismas del Guadalquivir se distinguen del resto, al ser las más evolucionadas. Desde un punto de vista de ausencia de intervención humana o escasa transformación, todas se distinguen de las Marismas del Tinto.

Si las localizamos en un sistema coordinado tridimensional, en el que los ejes representen influencia mareal, madurez y grado de transformación, existirían tres volúmenes bien delimitados: el mayor, que agruparía a las marismas más occidentales, las de Gadiana, Carreras, Piedras y Odiel, otro con las Marismas del Guadalquivir, y un tercero con las Marismas del Tinto. A su vez, dentro de esta clasificación general, establecida al suponer un doble gradiente "juventud-madurez" y "alta modificación-baja modificación", en cada marisma existen zonas juveniles frente a otras más antiguas, así como zonas con diferente grado de transformación. Esto conduciría a un segundo nivel tipológico de mayor detalle en un espacio n-dimensional.

Puede emplearse esta tipología añadiendo como nuevo parámetro la riqueza de hábitats, que alcanza el valor más alto en las Marismas del Odiel (Figuroa, 1987).

En todas estas marismas, exceptuando las de la margen derecha del Guadalquivir, *Spartina maritima* ocupa monoespecíficamente áreas extensas de colonización primaria, antecedida en niveles topográficos inmediatamente inferiores por fangos mareales desnudos u ocupados por algas como *Enteromorpha* spp., *Ascophyllum nodosum*, o fanerógamas marinas como *Zostera* spp. También aparece en el borde inferior de esteros, caños y canales en condiciones similares de inundación diaria y establecida en clara zonación, en bandas paralelas a otras que las suceden de *Sarcocornia* spp., *Spartina densiflora* y *Halimione portulacoides*.

En las Marismas de Gadiana y Carreras, se encuentra en márgenes recientes de esteros con incidencia mareal; en planicies mareales en la zona suroeste, donde destaca una extensa población, la mayor superficie continua en el Golfo de Cádiz, en la Isla de San Bruno (actualmente en peligro por la posible construcción de un complejo turfstico); y en la margen izquierda del Gadiana, al norte del enclave urbano de Ayamonte. Aparece también en el sector oriental de estas marismas, ocupando franjas monoespecíficas en las zonas menos alteradas.

En el río Piedras, esta especie se extiende igualmente paralela a la línea de marea por el nivel inferior de esteros, caños y canales, en clara zonación con *Sarcocornia perennis perennis* a la que precede, así como en áreas más amplias al sur del estuario, sucedida por esta otra especie e interaccionando con ella en zonas de contacto en las que alternan su superioridad. En la actualidad, extensas zonas han sido peligrosamente devastadas para la introducción de cultivos piscícolas.

En las Marismas del Odiel, las marismas bajas de *Spartina maritima* se localizan sobre niveles inferiores en el extremo meridional del estuario (islas de La Liebre,

Enmedio, Bacuta y Saltés). Ocupando una extensión de 10 a 15 Ha, probablemente la expresión cuantitativa más importante de esta especie en las costas atlánticas europeas, *Spartina maritima* presenta un menor número de horas de inundación que los depósitos limosos que las preceden espacio-temporalmente, apareciendo característicamente en extensiones monoespecíficas continuas y en clara zonación con otras especies como *Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia perennis perennis*, *Sarcocornia perennis alpini*, *Halimione portulacoides* y *Spartina densiflora* (Rubio García *et al.*, 1984a).

La distribución de *Spartina maritima* en el estuario ha sido detalladamente descrita por Martos (1987), mediante fotografía aérea vertical (1983 color; E 1:13000) e itinerarios preestablecidos de campo, quien aprecia en un gradiente norte-sur marcadas diferencias en la frecuencia de aparición de la especie, que aumenta su abundancia en este sentido. La mayor frecuencia de aparición se observa en los sectores meridionales coincidentes con los estadios más jóvenes de marisma, bien ocupando suaves laderas en las márgenes de canales mareales o asociada a complejos de ganchos arenosos ("spits") antiguos o de nueva formación. Conforme se asciende hacia el interior del estuario, donde predomina una fase más evolucionada de éste, *Spartina maritima* disminuye su abundancia, colonizando cabeceras de esteros que degeneran por colmatación de sedimentos, y cubetas hipersalinas aisladas.

Actualmente, nuestro grupo de investigación realiza la cartografía 1:5000 del Paraje Natural, y 1:1000 de las islas de Enmedio y Saltés, donde se detallan todas las formaciones de gran entidad de *Spartina maritima*.

Martos (1987) establece además la siguiente tipología de formas monoespecíficas de aparición de esta especie en el estuario:

- En puntas de crecimiento.
- En pocetas interiores.
- En niveles inferiores de orillas de caños.
- En cabeceras de esteros en proceso de colmatación.
- En orillas de canales entre islas.
- En márgenes de canales de marea.
- En deposiciones antiguas arenosas expuestas.
- En depósitos fangosos y arenosos recientes protegidos por el complejo de barras.

Las tres formas finales de aparición son las que presentan mayor frecuencia y desarrollo, siendo la última la más dinámica en aspectos de colonización.

Se describen a continuación los lugares seleccionados en las Marismas del Odiel para realizar el seguimiento temporal intensivo sobre los aspectos ecológicos de *Spartina maritima* que se analizan en esta memoria (Figura 2.1).

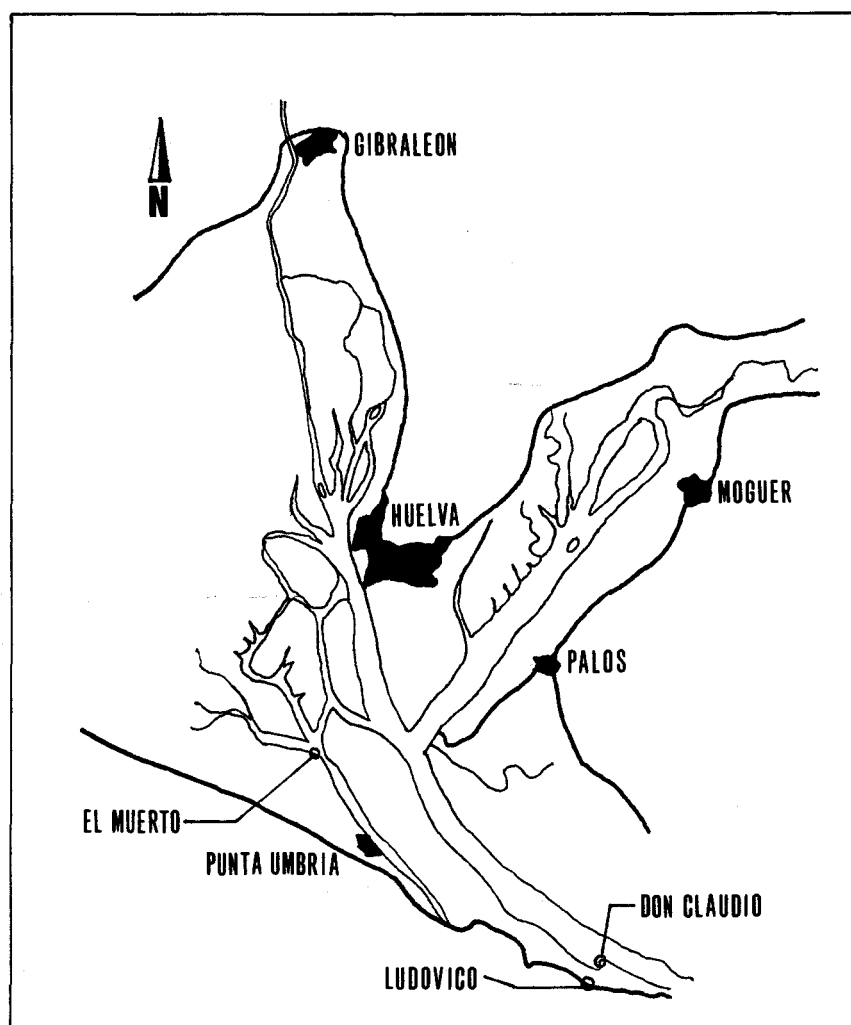
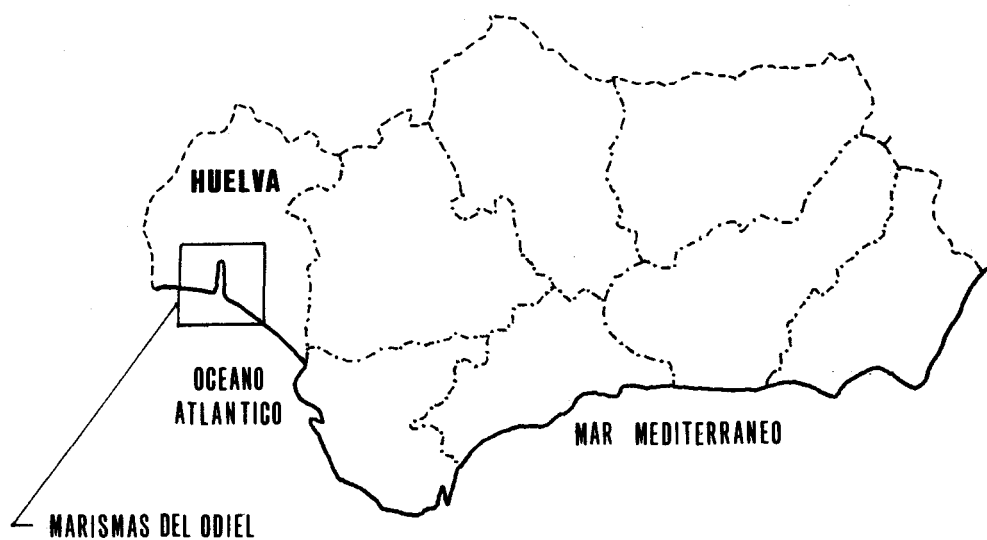


Figura 2.1. Localización del área de estudio.

Laguna de Ludovico.

Esta laguna litoral ("lagoon") se encuentra situada al oeste del espigón portuario en la prolongación terminal de la isla de Saltés, al sur del estuario. Presenta una sola bocana de entrada y salida por la que se inunda completamente durante la pleamar, no logrando un total desagüe en bajamar. Aparece así permanentemente cubierta al menos por una somera lámina de agua, lo que le confiere un marcado carácter juvenil, aun ocupando niveles topográficos superiores a los de otras zonas de la marisma.

En las áreas más profundas se encuentran algas como *Enteromorpha intestinalis* y *Ascophyllum nodosum*, y fanerógamas marinas como *Zostera noltii*, que dan paso en zonas más elevadas a *Salicornia europaea*, *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis*.

En el extremo meridional de la laguna, un primer estadio de colonización lo constituye *Spartina maritima*, sometida a una rápida dinámica por acúmulo continuado de material grueso que lleva a la desaparición de esta especie, bien por encharcamiento de aguas remansadas, bien cubierta por erráticas deposiciones de arena.

En el extremo septentrional, pequeños y medianos rodales de *Spartina maritima* dan paso en los contactos con el gancho arenoso ("spit") que la conforma a *Sarcocornia perennis perennis* y a *Salicornia ramosissima* en los puntos más bajos, y a *Arthrocnemum macrostachyum* y *Cistanche phoelipea* en los más elevados.

Laguna de Don Claudio.

Situada en la prolongación terminal de la isla de Saltés, al este del espigón portuario, se encuentra separada de la Laguna de Ludovico tan solo por esta obra de ingeniería (apartado 5.1.3.1).

Esta laguna litoral, de unos quince años de antigüedad, que conforma su perímetro con ganchos arenosos, presenta tres bocanas hacia su extremo meridional mediante las que se comunica con la Ría de Huelva. Ello le permite inundarse con cada pleamar, quedando completamente vacía tras desaguar durante la bajamar. En la actualidad podemos considerarla en un estadio evolutivo fisiográfico posterior al que encontramos en la Laguna de Ludovico.

En su interior, hacia la proximidad de las bocanas, se desarrolla una marisma baja reciente que aumenta su complejidad hacia el extremo septentrional, con rodales de *Spartina maritima* y en los puntos algo más elevados, *Salicornia ramosissima* y *Sarcocornia perennis perennis*. Todas las manchas de *Spartina maritima*, con forma de montículo, presentan rodales de *Sarcocornia perennis perennis* ocupando su parte culminante.

En el extremo meridional de la laguna se encuentran extensas formaciones de *Sarcocornia perennis perennis* en un patrón de coalescencia de manchas de vegetación que establecen una estructura espacial continua.

Hacia el contacto con los ganchos arenosos, se continúa una marisma baja-media con *Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia perennis perennis* y *Sarcocornia perennis alpini*, que cambia a media-alta en los contactos con los "spits" (*Halimione portulacoides*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Spartina densiflora*, *Limoniastrum monopetalum*, *Atriplex halimus*, *Salsola vermiculata* y *Suaeda vera*), y da paso a una vegetación psammófila típica de dunas y arenales costeros (*Diotis maritima*, *Ammophila arenaria*, ...).

Marisma de El Muerto.

Situada en la margen derecha de la Ría de Punta Umbría, es una marisma lateral estabilizada, con una clara zonación vegetacional que podríamos incluir como "estática" según la terminología empleada por Chapman (1977).

Por encima de una franja de fangos desnudos, una banda de *Spartina maritima* de aproximadamente 30 metros se extiende conformando un amplio pastizal paralelo a la línea de marea. Con unos límites claros se establece en un nivel superior *Sarcocornia perennis perennis*, que se sucede de una marisma media-alta (*Salicornia ramosissima*, *Spartina densiflora*, *Halimione portulacoides* y *Limonium ferulaceum*) seguida de una marisma alta (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Juncus maritimus*, *Limoniastrum monopetalum*, ...) hasta el contacto con un pinar sobre dunas estabilizadas.

2.3. Apuntes climáticos

Las características climáticas reinantes en el suroeste peninsular vienen determinadas por las variables influencias estacionales que se establecen entre cuatro importantes centros de acción: Anticiclón Subtropical del Atlántico Norte (de Azores), Centro Depresionario de latitudes altas del Atlántico Norte (de Islandia), Depresión Térmica Sahariana y Centro Térmico Peninsular, anticiclón o depresión según sea invierno o verano.

La persistencia casi absoluta de los vientos de Poniente y Levante, la existencia de dos vertientes marinas separadas por el Estrecho de Gibraltar y la elevación de importantes relieves montañosos en sus proximidades, determinan notablemente las condiciones climáticas de la costa gaditana, puesto que caracteriza a esta región litoral una viva interacción de las manifestaciones provenientes de dominios tan distintos como el Atlántico y el Mediterráneo,

el africano y el peninsular (Fernández-Palacios *et al.*, 1988).

Al dirigirnos hacia el oeste, la incidencia de la componente oceánica aumenta, aunque no de manera relevante, y disminuye en magnitud la orografía. En las Marismas del Odiel, donde se han centrado nuestros estudios, el clima puede definirse como "mediterráneo con estación seca en verano" según la sistemática de Köpen (Marvizón y Fernández, 1980). Básicamente se corresponde con un clima mediterráneo de marcada influencia atlántica, pudiendo también caracterizarse como "mediterráneo marítimo" (Capel Molina, 1980).

Un detallado estudio climático de las Marismas del Odiel puede encontrarse en Rubio García (1985a) y Martos (1987), y resumido en Rubio García y Figueroa (1983) y Figueroa *et al.* (1985): presenta inviernos suaves, casi sin heladas, y veranos cálidos; la media anual de temperatura es de 18°C, para la serie climática 1952-1983 (con un coeficiente de variación del 27%). La media invernal es superior a los 10°C. La precipitación media anual es de 585.6 mm, con un coeficiente de variación del 31% para la misma serie climática. La radiación es de 400 calorías/cm².día y la evapotranspiración de 1800 mm/año.

3. JUSTIFICACION DE LA METODOLOGIA EMPLEADA.

3. JUSTIFICACION DE LA METODOLOGIA EMPLEADA.

La abundancia cuantitativa y cualitativa de la especie en el litoral onubense, y en particular en las Marismas del Odiel, así como la proximidad de este estuario incidieron notablemente a la hora de seleccionar en él los puntos de seguimiento intensivo. Además, numerosos estudios realizados durante los últimos años en este enclave sobre aspectos geomorfológicos (Figuroa y Clemente, 1979; Clemente *et al.*, 1985; Rodríguez Vidal *et al.*, 1985; Rubio García, 1985b; Rubio García y otros, 1985), descripción de unidades ambientales, impactos y conservación (Figuroa y Rubio García, 1984; Rubio García *et al.*, 1984a), estudios ecológicos generales (Figuroa y Rubio García, 1981; Rubio García y Figuroa, 1983; Rubio García, 1985a; Figuroa, 1987; Figuroa *et al.*, 1987), y de vegetación (Rubio García *et al.*, 1983, 1984b; Figuroa *et al.*, 1985, 1986, 1988; Martos, 1987) entre otros, ofrecían una importante infraestructura sobre la que trabajar.

La distribución de *Spartina maritima* en la marisma baja implicaba un alto número de horas de inundación para cualquier zona de estudio seleccionada. Los ciclos de mareas, con dos pleamares y dos bajamares diarias, a los que se superponen ciclos bisemanales con alternancia de mareas vivas y muertas, y máximas amplitudes al acercarnos a los equinoccios, desplazan los intervalos de tiempo en los que la marisma (y en particular la marisma baja) permanece diariamente descubierta. El registro de los datos sólo podía realizarse durante aquellos momentos en los que la bajamar (de 6 a 8 horas en los puntos de estudio) no aparecía fragmentada durante el período diurno, es decir, algo menos de una de cada dos semanas. Esta limitación de "tiempo disponible para la toma de datos" se agravaba en invierno, con menor número de horas de luz solar. La periodicidad mareal permitía sin embargo efectuar los muestreos (de forma intensiva) al final de cada quincena o de cada mes.

Otras muchas de las dificultades inherentes a cualquier diseño experimental de campo, en particular aquéllas relacionadas con la necesidad de prevenir eventos "catastróficos" ajenos al experimento, se ven potenciadas en un medio anfíbio, la marisma, que en pocas horas, afortunadamente de marea cíclica, pasa de estar descubierta a quedar completamente inundado por el mar.

Era por lo tanto necesario considerar en cada supuesto de trabajo un número de réplicas suficiente para minimizar el efecto de las posibles pérdidas de algunas de ellas, pero que permitiese su seguimiento periódico durante la bajamar. La disparidad observada en este sentido en los diferentes estudios que comprende la presente memoria obedece en gran medida al criterio principal de establecer el máximo de réplicas consentido por la marea que hiciese verosímil un planteamiento quincenal o mensual de seguimiento.

Para contrastar variaciones espacio-temporales en cada zona de estudio o entre ellas se emplearon análisis de varianza (ANOVA) y de covarianza (ANCOVA), y puntualmente la t-Student. Se buscaron correlaciones significativas entre los parámetros indicadores seleccionados, evaluándose, cuando interesó, los modelos de regresión lineal, calculando el coeficiente de determinación (r^2) y testando a partir de él la bondad para el mejor ajuste mediante F de Snedecor (Lamotte, 1976; Rolf y Sokal, 1981; Sokal y Rohlf, 1981; Dillon y Goldstein, 1984; Cox, 1984; MICROSTAT, 1984; Steel y Torrie, 1985; BMDP, 1987).

La metodología precisa empleada se describe específicamente para cada uno de los apartados considerados en esta memoria.

4. PROCESOS FISIOGRAFICOS. EROSION Y SEDIMENTACION.

4. PROCESOS FISIOGRAFICOS. EROSION Y SEDIMENTACION.

La marisma muestra una alta dinámica geomorfológica, elevando su nivel topográfico a lo largo del tiempo (Ranwell, 1980), estando acompañado su crecimiento y evolución por distintas características fisiográficas (Long y Mason, 1983). El origen y desarrollo de las marismas mareales ha sido ampliamente discutido (Redfield, 1959; Steers, 1977). El tipo de estuario más generalizado presenta sedimentos finos acumulados en las zonas protegidas interiores, y depósitos de arena en forma de ganchos ("spit") en la desembocadura del estuario (Ranwell, 1972). El estuario común de los ríos Tinto y Odiel es un buen ejemplo (Figueroa y Clemente, 1979). Cuando los sedimentos de las planicies intermareales superan en una zona protegida el nivel medio de las mareas altas muertas (MAMM), se inicia normalmente la colonización por especies pioneras; en nuestras latitudes, *Zostera noltii*, *Spartina maritima* y *Salicornia ramosissima*. Estas especies contribuyen a la retención de sedimentos y, por tanto, a la más rápida elevación del sustrato, apareciendo otras nuevas en una secuencia sucesional (Rubio García, 1985a). En la marisma ocurre mayoritariamente un balance del sistema erosión/acreción positivo a la acreción, debido al efecto de la cubierta vegetal sobre la sedimentación y a la protección que la misma ejerce frente a la erosión (Adam, 1990; Dijkema *et al.*, 1990). La acreción continúa, pero no tan rápidamente como en los estadios iniciales (Steers, 1977), de forma que se va pasando de las marismas bajas y medias a las marismas altas, que superan el nivel de las mareas altas vivas medias (MAVM). Este proceso puede durar desde años hasta siglos, dependiendo de las particularidades de cada zona de marismas, sufriendo a veces procesos recurrentes de pérdidas y ganancias de superficie emergida (Long y Mason, 1983). Con la actividad biológica sobre y dentro de los niveles de fangos mareales, o arenas, o ambos entremezclados, comienzan los procesos de formación del suelo a partir del sedimento; el desarrollo de la vegetación acelera estos procesos. Existe escasa información cuantitativa acerca del papel que juegan los organismos de las planicies mareales, pero hay un número de vías en las que estos precursores favorecen la formación de marismas una vez que las planicies se han formado con las condiciones de protección suficientes para que en ellas crezcan las plantas de marisma (Ranwell, 1972).

Aunque todos los sedimentos estuarinos están sujetos a remoción, pueden distinguirse dos principales zonas de deposición: zonas de deposición primaria, que están normalmente protegidas del viento dominante y en las que los sedimentos se depositan durante un relativamente breve período de tiempo antes de ser removidos, y zonas de deposición secundaria, que son generalmente un creciente borde de marisma o una marisma propiamente, donde los sedimentos pueden ser depositados bien después de ser removidos desde una zona

de deposición primaria o bien directamente mientras son transportados dentro del estuario. A diferencia de las zonas de deposición primaria, los sedimentos establecidos en lugares de deposición secundaria representan tanto depósitos permanentes como depósitos que podrían no ser removidos durante varios años (Perkins, 1974).

Kestner (1961, en Ranwell, 1972) distingue tres tipos de materiales sueltos susceptibles de transporte:

1. Fangos (partículas menores de 0.1 mm de diámetro), que forman superficies de borde sueltas que son planas y no onduladas. El material, que ha llegado en suspensión, es altamente cohesivo y resistente al arrastre por su superficie, siendo más probable su erosión mediante algún tipo de erosión lateral.
2. Arenas finas (0.1 a 0.2 mm), que pueden ser altamente móviles y capaces de desplazarse con igual facilidad tanto en suspensión como a lo largo del lecho. Los cambios en la velocidad de la corriente más que la alta velocidad en sí misma pueden ser responsables de que este material empiece a moverse. Debido a que en su mayoría este material es transportado con la inundación y no con el refluo marea, es posible su afluencia rápida corriente arriba, especialmente donde el flujo de agua dulce se reduzca.
3. Arenas medianas y gruesas (mayores de 0.2 mm). Estas arenas no pueden estar en suspensión, y los bancos de arena de este tipo de material tienden a moverse a lo largo del lecho estuarino como unidades.

En cualquier caso, en un estuario la estructura de los sedimentos está influenciada por procesos de sedimentación y erosión y todo el movimiento que ello implica. Consecuentemente, muchos suelos son estratificados debido a las diferentes fuentes de material y a las variaciones en la dirección y velocidad de la corriente durante el ciclo marea (Kindle, 1930; Klein y Sanders, 1964, en Perkins, 1974).

Los diferentes estados en el proceso de formación de una marisma marea pueden ser reconstruidos siguiendo a Ranwell (1972), Redfield (1972), Chapman (1974), Pomeroy e Imberger (1981) y Adam (1990), encontrándose ampliamente discutidos los procesos geomorfológicos así como la fisiografía de las marismas del río Odiel por Figueroa y Clemente (1979), Rubio García (1985a y b) y Rubio García y otros (1985), quienes del análisis cartográfico comparado entre 1956 y 1980 deducen un sistema estuarino muy dinámico en el relleno activo.

La marisma marea, independientemente de su situación, comienza por lo general como un sustrato arenoso o limoso en el que se pueden encontrar algas como *Ascophyllum nodosum*, directamente sobre el fondo, o *Enteromorpha* spp., en zonas más móviles, utilizando como sustratos conchas de moluscos (*Crassostrea angulata*, *Cardium edule*), que pueden llegar a tener gran importancia en la geomorfología de algunas zonas de la

marisma.

En condiciones favorables se presentan fanerógamas marinas como *Cymodocea nodosa* o *Zostera noltii* que, cuando el sustrato se va elevando, son sustituidas directamente por el primer colonizador de marisma, que en general es *Spartina maritima*, aunque en determinadas zonas puede ser *Salicornia ramosissima*. Entre ambas fases suele haber otra intermedia desprovista de vegetación, en la que no son capaces de persistir las fanerógamas marinas, por demasiada exposición, ni las especies pioneras de marisma, por encharcamiento excesivo. En esta fase se marca el futuro desarrollo de las características fisiográficas de la marisma, existiendo una incipiente red de esteros, así como un microrrelieve reconocible (Rubio García, 1985a).

La colonización avanzada de una marisma sólo tiene lugar en entrantes relativamente protegidos o detrás de amplias expansiones de pisos mareales, donde gran parte de la energía de las olas ya se ha disipado. Bajo estas condiciones, las olas son más bajas en altura y no ejercen mucha fuerza en su caída al romper (Ranwell, 1972; Adam, 1990).

Los "spits" arenosos son estructuras arenosas alargadas en forma de gancho, a veces doble, que están emergidas continuamente y a cuyo abrigo se forman las marismas mareales consolidadas, constituyéndose en elementos protectores esenciales para la creación de nueva marisma, al permitir la rápida acumulación de fangos recientes y el incremento de las zonas de marisma (Figueroa y Clemente, 1979; Rubio García, 1985a).

Las márgenes de canales mareales permiten, al abrigo de los vientos dominantes, los procesos de sedimentación, convirtiéndose en zonas de deposición secundaria como bordes crecientes de marisma.

Las planicies intermareales fangosas, con sedimentos limosos a veces de escasa potencia (20 cm) y superpuestos a sedimentaciones arenosas, forman parte de las fases iniciales de biotopos marismesños. Los fangos blandos de reciente deposición, con color pardo en superficie y negro en profundidad debido al sulfuro ferroso, y característico olor sáprico producido durante la reducción de sulfatos en la descomposición de materia orgánica, constituyen en sentido estricto la fase inicial de marisma, su borde (Rubio García, 1985a).

Las plantas pioneras (*Spartina anglica* y *Salicornia dolichostachya*) crean un ambiente que promueve una tupida cubierta de plantas halófilas perennes (Kamps, 1962, en Dijkema *et al.*, 1990; Dijkema, 1983). *Spartina anglica* puede permitir la acreción de entre 5 y 10 cm/año, y en niveles más altos ha sido registrada una acreción de 15 cm de fango anuales bajo condiciones excepcionalmente favorables (Ranwell, 1964a). En zonas pioneras de marismas templadas, la acreción en *Salicornia* puede ser de hasta 3 cm/año (Oliver, 1929).

Puccinellia maritima es una importante especie en Wadden Sea durante la etapa de formación de la marisma baja. Alrededor del nivel de marea alta media (MAM) este pastizal

alcanza suficiente cobertura como para aumentar la sedimentación a la mayor tasa de todas las etapas de formación de marisma (Wohlenberg, 1933; Jakobsen, 1954; Bouwsema *et al.*, 1986; Dijkema *et al.*, 1988; todos en Dijkema *et al.*, 1990), favoreciendo el desarrollo de un sistema natural de canales y previniendo la erosión de su hábitat nuevamente creado (Wohlenberg, 1953; Kamp, 1962; Von Weihe, 1979; en Dijkema *et al.*, 1990). *Puccinellia maritima* permite la acreción de fangos arenosos a una tasa de 10 cm por año (Jakobsen *et al.*, 1955, en Ranwell, 1972).

En general, la acreción en las marismas de la Europa templada y del noreste de América en las zonas emergentes está entre 0.2 y 1 cm/año, siendo poco probable que ello sea un factor limitante para la supervivencia de las plantas de marisma (Ranwell, 1972).

Chapman y Ronaldson (1958) encontraron una acreción menor de 0.2 mm al año en una marisma de manglares tropicales, donde las raíces y rizomas están demasiado espaciados como para retener mucho fango entre ellos (Ranwell, 1972).

En las marismas del estuario del Odiel, Figueroa *et al.* (1985) encuentran, en áreas al abrigo de ganchos arenosos y de reciente colonización por *Spartina maritima*, que la tasa de sedimentación en los puntos con vegetación de esta especie (5 cm/año) es superior a la registrada en zonas desnudas adyacentes (2 cm/año).

4.1. La zona de estudio.

Las áreas de fangos blandos de reciente deposición y las planicies intermareales fangosas, en bordes crecientes de marismas laterales (Marisma de El Muerto) y en protección dentro de ganchos arenosos (Laguna de Don Claudio), han sido los elementos geomorfológicos considerados para el estudio de la dinámica de sedimentos y del efecto que la presencia de *Spartina maritima*, como colonizador primario de dichas unidades, ejerce sobre estos procesos.

4.2. Metodología.

Existen diferentes técnicas que permiten obtener con exactitud medidas sobre las variaciones en el nivel de superficie de las planicies mareales.

En marismas con tasas de acreción bajas, el método más utilizado consiste en esparcir una capa de material distintivo (arena coloreada, polvo de carbón, polvo de ladrillo,...) y registrar su profundidad de enterramiento después de varios años (Richards, 1934; Jakobsen *et al.*, 1955; Inglis y Kestner, 1958a y b, en Ranwell, 1972; Steers, 1964; King, 1975;

Harrison y Bloom, 1977; Richard, 1978).

Cuando se producen niveles altos de acreción (varios centímetros al año), cañas de bambú clavadas en profundidad, con unos 15 cm por encima de la superficie, permiten medidas repetidas sin destruir el lugar de muestreo (Ranwell, 1964a, 1972; Hubbard y Stebbings, 1968). Inman (1957) y Wolman (1959) utilizan clavos y varillas para el seguimiento de procesos de erosión en meandros y del movimiento de sedimentos en la costa, respectivamente (King, 1975).

Estos métodos suelen ofrecer resultados similares a los encontrados analizando marcadores naturales como la profundidad de las rosetas de plantas perennes de años anteriores, las sucesivas capas de semillas de especies anuales en el perfil del suelo en marismas, o capas de arenas asociadas a tormentas (Ranwell, 1964a, 1972; Adam, 1990).

En las Marismas del Odiel, en las localidades de Don Claudio y El Muerto, se colocaron 20 elementos verticales de metacrilato de 1.5 cm de grosor y 75 cm de longitud, de los que sólo sobresalían 25 cm por encima de la superficie.

En la Laguna de Don Claudio, se situaron cuatro varillas de metacrilato en el borde creciente de rodales de *Spartina maritima*, e igual número en las zonas desnudas adyacentes.

En la Marisma de El Muerto, con una población de *Spartina maritima* que ocupa una franja de unos 30 metros de anchura, doce de estas varillas se repartieron paralelas a la línea de marea entre las áreas desnudas de la planicie fangosa mareal (zona Baja, límite inferior de distribución de la población) y el pastizal homogéneo de *Spartina maritima* (zonas Media, a unos 15 m del límite inferior de distribución, y Alta, a unos 25 m de este mismo límite).

Las variaciones en altura de la parte sobresaliente de las varillas de metacrilato se registraron con precisión de milímetro una vez por quincena durante 18 meses, y bimensualmente durante otros 10 meses más.

Los datos se examinaron bien distinguiendo ciclos anuales, bien considerando el período completo de muestreo (832 días).

Se asignó siempre, de manera arbitraria, un valor inicial de referencia cero para el nivel de sedimentos. Los sucesivos registros podían analizarse condicionándolos directamente a este nivel de origen, y hablamos entonces de incrementos o decrementos absolutos del nivel de sedimentos; o a la anterior medida realizada, en cuyo caso se valoraba la tendencia a la acreción o erosión en un intervalo determinado de tiempo (se consideraron intervalos bimensuales) entre dos medidas sucesivas, y hablamos entonces de incrementos o decrementos relativos del nivel de sedimentos.

Para el análisis de los datos se consideró la media muestral (y su error estándar)

de las distintas réplicas colocadas en cada uno de los diferentes espacios seleccionados, fangos desnudos y fangos colonizados por *Spartina maritima*.

4.3. Resultados.

4.3.1. Balance neto de erosión/sedimentación para el período completo de seguimiento.

En la gráfica 4.1 se representan los incrementos y decrementos absolutos medios muestrales del nivel de sedimentos registrados durante los 28 meses de seguimiento, con valores tomados quincenalmente entre el 24 de marzo de 1988 y el 17 de septiembre de 1989, y bimensualmente a partir de esta fecha.

Se evidencian diferentes patrones en las dos zonas seleccionadas para este estudio (Laguna de Don Claudio y Marisma de El Muerto), así como en los distintos emplazamientos considerados en cada una (fangos desnudos no consolidados carentes de cualquier tipo de vegetación, y sustratos fangosos sin consolidar con vegetación de *Spartina maritima*).

En las gráficas 4.1 a 4.3, en el eje de abscisas, se sitúa el período de seguimiento muestral dividido en las cincuenta y seis quincenas que lo componen; en el eje de ordenadas, en centímetros, el registro absoluto medio de erosión/sedimentación en referencia a un nivel arbitrario inicial cero (24/3/1988) para cada zona (gráfica 4.1) y, dentro de éstas, para cada uno de los diferentes espacios considerados (Gráficas 4.2 y 4.3).

4.3.1.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenosos.

En Don Claudio (Gráficas 4.1.a y 4.2), al tratarse de un "lagoon" litoral, la tendencia fue continuada para la acreción de sedimentos, tanto en áreas desnudas como en rodales colonizados por *Spartina maritima*, lo que se comprobó al contrastar las variaciones temporales de los incrementos y decrementos relativos medios. Se analizaba bimensualmente la evolución en altura del sustrato en relación al registro anterior, examinándose en cada momento la predominancia de acreción o erosión ocurrida en el intervalo de tiempo entre dos medidas sucesivas, con independencia del balance neto existente. Esto facilitaba información referente a la predominancia de decantación de elementos en suspensión o de resuspensión de sólidos no consolidados, en fangos con vegetación de *Spartina maritima* o sin ella, en cada

período de muestreo. Un ANOVA de estos incrementos relativos medios (tabla 4.1) no dio diferencias significativas entre fangos colonizados o no.

En las zonas desnudas, después de los 832 días del período de seguimiento, la acreción fue de 2.78 (SE=1.39) cm, frente a los 5.65 (SE=0.60) cm en los mogotes con vegetación. Cabe resaltar la presencia de marcados senos erosivos para determinados períodos en las zonas desnudas, pero ausentes en áreas con *Spartina maritima*, y que serán discutidos con posterioridad.

Una aproximación mediante ajuste lineal de los registros absolutos medios muestrales en el tiempo dio valores $r^2=0.8836$ ($p<0.001$) y pendiente 3.65×10^{-3} cm/día, y $r^2=0.9773$ ($p<0.001$) y pendiente 6.69×10^{-3} cm/día, en fangos desnudos y colonizados respectivamente, para el total del período de estudio (Tabla 4.2).

Un análisis de varianza entre estos registros absolutos (Tabla 4.3) permitió contrastar comportamientos diferentes (con significación superior al 99%) en los procesos de captación de los sedimentos aportados por la dinámica mareal entre zonas desnudas y fangos con *Spartina maritima* en esta laguna litoral. Esto mismo se dedujo del análisis de covarianza (Tabla 4.4), que consideró distintas con un nivel de confianza del 99.9% las pendientes del ajuste lineal.

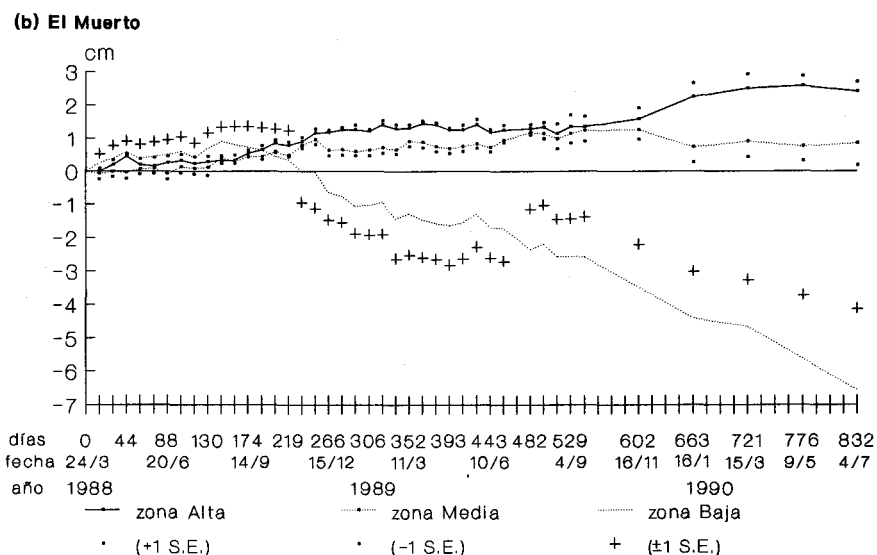
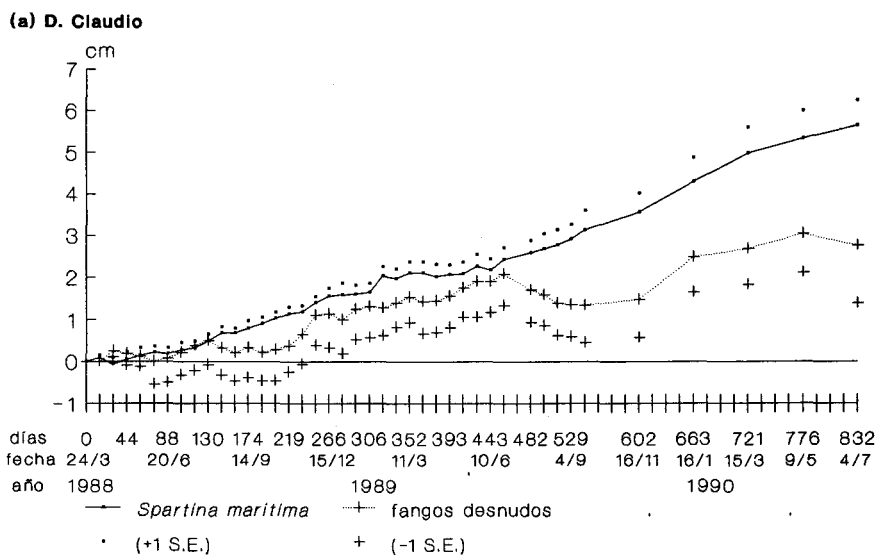
No eran sin embargo diferentes los procesos globales de erosión/sedimentación que ocurrían en la zona y que presentaban una continuada tendencia a la acreción.

El momento en el que el nivel del sustrato, en referencia a la altura inicial cero común para ambas zonas de la laguna, se hizo diferente como consecuencia de las distintas tasas de acreción que presentaban también se consideró. Un ANOVA (Tabla 4.5) entre cada conjunto de datos obtenidos en cada muestreo en fangos desnudos y con *Spartina maritima* determinó diferencias, con significación superior al 90%, al año y siete meses del comienzo del estudio, aunque un análisis t-Student a posteriori consideraba distinto (con significación superior al 90%) el nivel absoluto medio muestral de los fangos desnudos y de los colonizados por *Spartina maritima* a partir de los 16 meses.

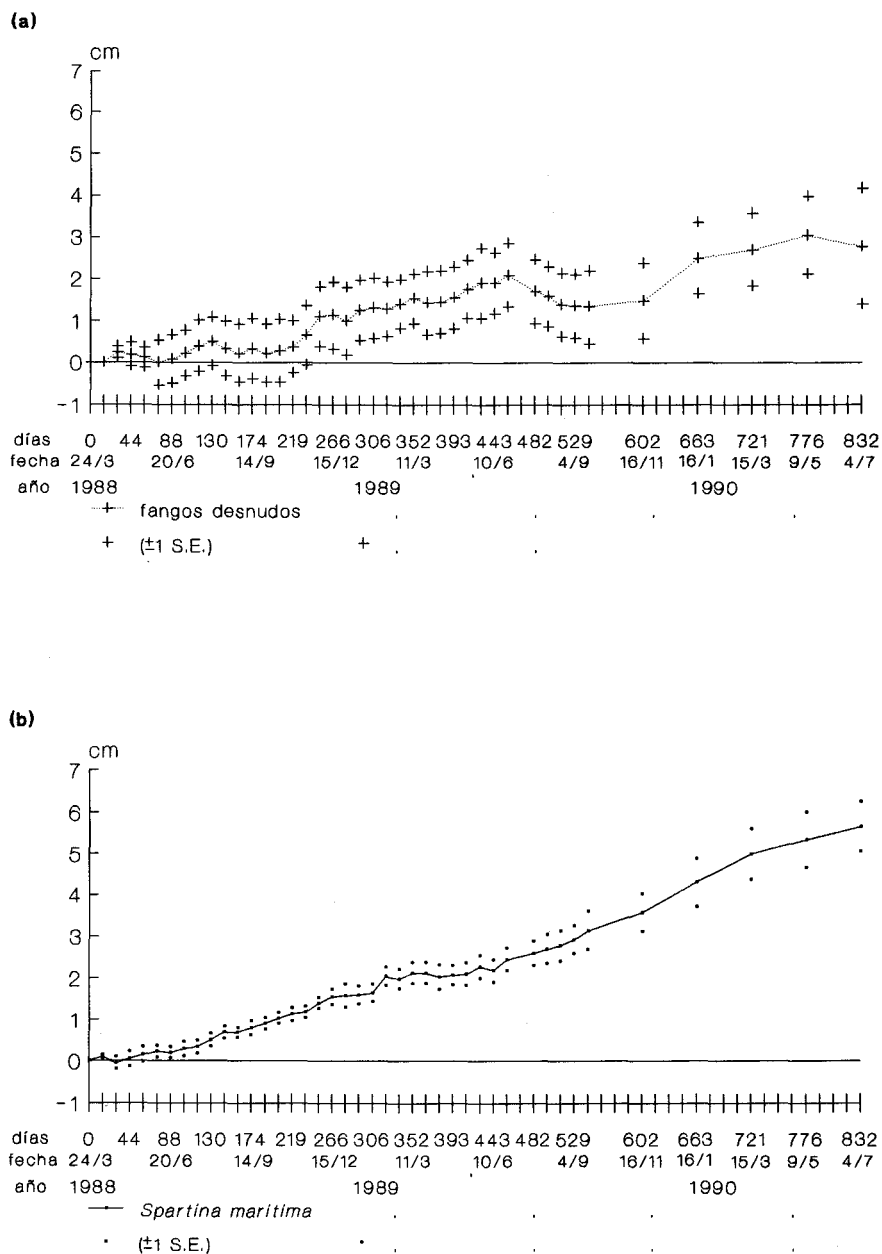
4.3.1.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.

En la Marisma de El Muerto (Gráficas 4.1.b y 4.3) el comportamiento de los procesos de captación de sedimentos fue variable para cada una de las tres zonas consideradas (Alta y Media, con pastizal homogéneo de *Spartina maritima*, y Baja, de fangos desnudos con manchas aisladas de *Spartina maritima*), con valores de acreción de 2.40 (SE=0.29) cm para

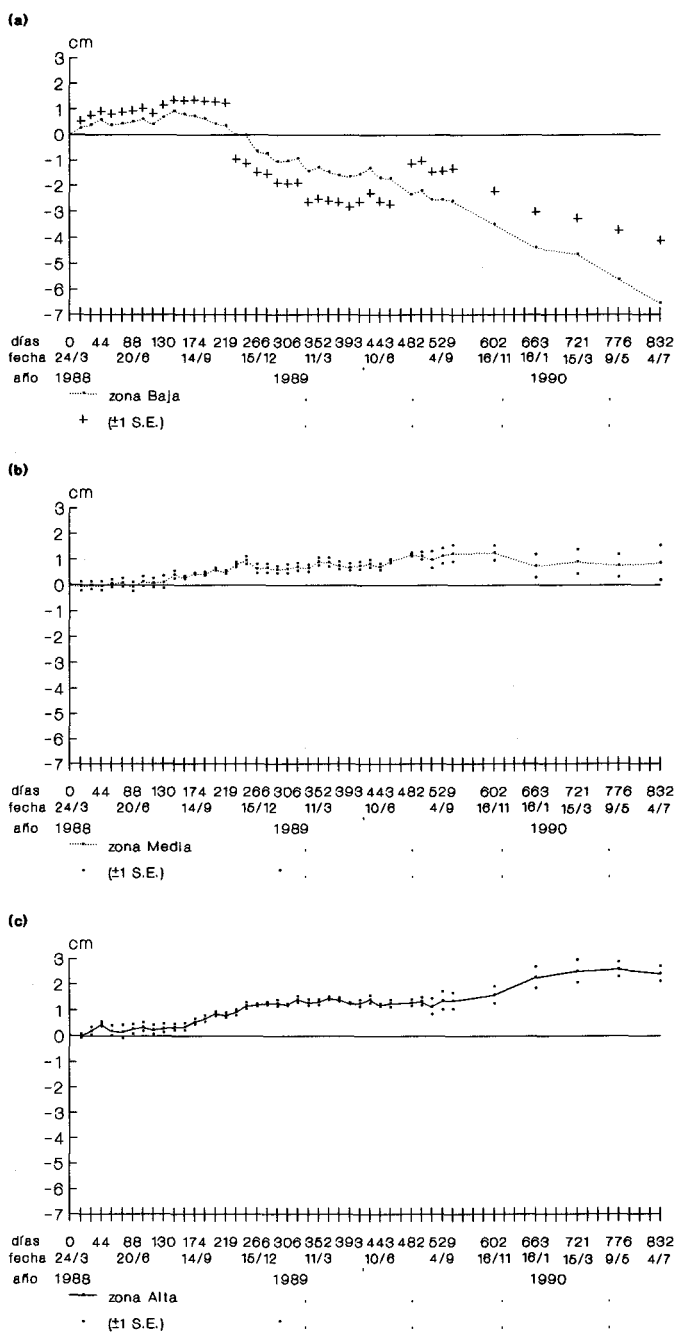




Gráfica 4.1. Variación media en altura (cm) del nivel de sustratos fangosos recientes, desnudos y colonizados por *Spartina maritima*, (a) en D. Claudio, una laguna litoral, y (b) El Muerto, marisma lateral a orillas de un canal estuarino. A tiempo cero se considera un nivel inicial arbitrario cero.



Gráfica 4.2. Variación media en altura (cm) del nivel de sustratos fangosos recientes, (a) desnudos, y (b) colonizados por rodales de *Spartina maritima*, en D. Claudio, una laguna litoral.



Gráfica 4.3. Variación media en altura (cm) del nivel de sustratos fangosos recientes, (a) en la zona Baja (desnudos), (b) zona Media, y (c) zona Alta, de una franja lateral de *Spartina maritima* sobre la orilla de un canal estuarino (El Muerto).

TABLA 4.1

ANOVA entre las variaciones bimensuales relativas medias (cm/día) del nivel de sedimentos registradas durante el período completo de muestreo, en los distintos emplazamientos considerados en cada zona de estudio. Cada n es la media de cuatro valores. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; N.S.=no significativo.

	n_1	n_2	F	p
DC Des - DC Sp	15	15	2.786	0.1062 (N.S.)
Mto B - Mto M	15	15	9.047	5.509×10^{-3}
Mto B - Mto A	15	15	13.769	9.078×10^{-4}
Mto M - Mto A	15	15	1.322	0.2599 (N.S.)

TABLA 4.2

Ajuste lineal ($y=ax+b$) en el tiempo, para el período completo de estudio, de los registros medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos. Cada n es media de cuatro valores. El nivel inicial se consideró arbitrariamente cero en todos los puntos de muestreo. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; Ye=valor esperado (cm); Yo=valor observado (cm).

	n	$a(\times 10^{-3})$	b	r^2	p<	Ye	Yo
DC Des	42	3.655	-0.069	0.884	0.001	2.97	2.78
DC Sp	42	6.697	-0.344	0.978	0.001	5.23	5.65
Mto B	42	-7.893	1.416	0.911	0.001	-5.15	-6.57
Mto M	42	1.482	0.120	0.660	0.001	1.35	0.85
Mto A	42	2.933	0.095	0.892	0.001	2.54	2.40

TABLA 4.3

ANOVA entre los valores medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos registrados, durante el período completo de muestreo, en los distintos emplazamientos considerados en cada zona de estudio. Cada n es media de cuatro valores. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta.

	n_1	n_2	F	p
DC Des - DC Sp	42	42	7.277	8.476×10^{-3}
Mto B - Mto M	42	42	36.893	3.732×10^{-8}
Mto B - Mto A	42	42	53.645	1.497×10^{-10}
Mto M - Mto A	42	42	13.547	4.152×10^{-4}

TABLA 4.4

ANCOVA entre los valores medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos registrados, durante el período completo de muestreo, en los distintos emplazamientos considerados en cada zona de estudio. Cada n es media de cuatro valores. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta.

	n ₁	n ₂	F	p<
DC Des - DC Sp	42	42	60.163	0.001
Mto B - Mto M	42	42	186.855	0.005
Mto B - Mto A	42	42	609.299	0.001
Mto M - Mto A	42	42	8.813	0.001

TABLA 4.5

ANOVA y t-Student entre los valores registrados en cada muestreo de altura del sustrato fangoso reciente desnudo y del colonizado por *Spartina maritima* en la laguna de Don Claudio. Se presentan solamente los análisis de fechas en los que los valores resultaron diferentes con un nivel de confianza superior al 90%.

Fecha	n ₁	n ₂	F	p	t	p
17/08/89	4	4			1.6600	0.0740
04/09/89	4	4			1.9010	0.0530
17/09/89	4	4			1.8628	0.0559
16/11/89	4	4	4.290	0.0837	2.0713	0.0419
16/01/90	4	4			1.7294	0.0672
15/03/90	4	4	4.466	0.0790	2.1132	0.0395
09/05/90	4	4	3.946	0.0942	1.9866	0.0471
04/07/90	4	4	3.768	0.0994	1.8999	0.0531

TABLA 4.6

ANOVA y t-Student entre los valores registrados en cada muestreo de altura del sustrato fangoso reciente de las zonas Baja (desnuda) y Alta (pastizal de *Spartina maritima*) de la marisma de El Muerto. Se presentan solamente los análisis de fechas en las que los valores resultaron diferentes con un nivel de confianza superior al 90%.

Fecha	n ₁	n ₂	F	p	t	p
15/12/88	4	4	4.771	0.0716	2.1842	0.0358
27/12/88	4	4	6.202	0.0471	2.4903	0.0236
13/01/89	4	4	7.416	0.0345	2.7232	0.0172
24/01/89	4	4	6.171	0.0475	2.4841	0.0238
10/02/89	4	4	5.767	0.0532	2.4015	0.0266
25/02/89	4	4	5.041	0.0659	2.2451	0.0329
11/03/89	4	4	4.313	0.0831	2.0768	0.0415
25/03/89	4	4	6.404	0.0446	2.5305	0.0223
12/04/89	4	4	7.726	0.0320	2.7795	0.0160
21/04/89	4	4	5.768	0.0532	2.4016	0.0266
06/05/89	4	4	6.515	0.0433	2.5525	0.0217
22/05/89	4	4	7.194	0.0364	2.6822	0.0182
10/06/89	4	4	9.341	0.0223	3.0563	0.0112
22/06/89	4	4	8.348	0.0277	2.8892	0.0139
19/07/89	4	4	8.801	0.0251	2.9666	0.0125
03/08/89	4	4	9.032	0.0238	3.0054	0.0119
17/08/89	4	4	10.526	0.0176	3.2443	8.796x10 ⁻³
04/09/89	4	4	11.198	0.0155	3.3463	7.745x10 ⁻³
17/09/89	4	4	9.940	0.0197	3.1528	9.872x10 ⁻³
16/11/89	4	4	14.740	8.566x10 ⁻³	3.8393	4.283x10 ⁻³
16/01/90	4	4	21.321	3.625x10 ⁻³	4.6174	1.813x10 ⁻³
15/03/90	4	4	24.412	2.602x10 ⁻³	4.9408	1.301x10 ⁻³
09/05/90	4	4	18.233	5.263x10 ⁻³	4.2700	2.632x10 ⁻³
04/07/90	4	4	13.368	0.0106	3.6562	5.314x10 ⁻³

la zona Alta, 0.85 (SE=0.68) cm para la zona Media, así como una erosión de 6.57 (SE=2.44) cm en la zona Baja, para el período completo de muestreo (28 meses).

Igualmente, fueron diferentes los procesos globales de erosión/sedimentación que ocurrieron en esta franja mareal, resultando significativamente distinto lo que sucedía en la zona Baja de lo de las zonas Media y Alta, que a su vez se asemejaban, como lo demuestra un ANOVA (Tabla 4.1) realizado entre zonas dos a dos, que analizaba las variaciones temporales de los incrementos relativos medios entre dos muestreos bimensuales sucesivos, y por tanto la predominancia de acreción o erosión en cada momento durante el período total de seguimiento.

El ajuste lineal en el tiempo de los valores absolutos medios muestrales fue significativo ($p < 0.001$) siendo $r^2 = 0.8919$, 0.6599 y 0.9109 , y las pendientes 2.93×10^{-3} , 1.48×10^{-3} y -7.89×10^{-3} cm/día para las zonas Alta, Media y Baja, respectivamente (Tabla 4.2).

Un ANOVA entre las medias muestrales de los registros absolutos de cada una de las zonas (Tabla 4.3), corroboraba las diferencias significativas en los procesos de captación de sedimentos.

Las pendientes de los ajustes lineales resultaron ser también distintas (para un nivel de confianza del 99.5% y 99.9%) tras realizar un análisis de covarianza (Tabla 4.4).

La comparación mediante ANOVA, en cada muestreo, entre los valores absolutos de las zonas Alta y Baja (Tabla 4.6), permitió considerar diferentes (significación superior al 90%) los niveles de sustrato, en relación a la altura inicial de referencia cero, desde la quincena 17^a. Un test de medias a posteriori (significación superior al 90%) estableció como distintos desde ese mismo momento los niveles absolutos medios muestrales de los fangos desnudos de la zona Baja y los colonizados por *Spartina maritima* en la zona Alta.

4.3.2. Balance neto anual de erosión/sedimentación.

En las gráficas 4.4 y 4.5 se representan los valores absolutos medios muestrales del nivel de sedimentos registrados durante 28 meses de muestreo en los enclaves de estudio. Se analiza por separado cada conjunto anual de medidas, a las que nos referiremos como primer ciclo (3/88 a 3/89), segundo ciclo (3/89 a 3/90) y tercer ciclo (3/90 a 7/90), incluyendo este último sólo cuatro meses de seguimiento.

En el eje de ordenadas se representan, para cada período, los incrementos absolutos medios muestrales con respecto a la primera toma de muestras (marzo de 1988, 1989 y 1990), que se consideró como nivel inicial de referencia cero. El seguimiento fue quincenal durante el primer año y medio, y bimensual a partir de ese momento.

4.3.2.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenosos.

La gráfica 4.4.a muestra la tendencia al aumento del nivel del sustrato en fangos desnudos protegidos de la Laguna de Don Claudio. Durante el primer y segundo ciclos pueden observarse, localizados en el tiempo, marcados senos erosivos, pareciendo apuntarse una dinámica similar para el tercer ciclo tras el último punto de muestreo.

Un ajuste lineal en el tiempo resultó significativo ($p < 0.001$) para el primer ciclo ($r^2 = 0.8418$), pero no así para el segundo (Tabla 4.7).

Las tasas anuales de acreción fueron 1.43 (SE=0.76) y 1.27 (SE=0.22) cm/año para ambos ciclos, respectivamente.

En la gráfica 4.4.b consideramos una idéntica aproximación para zonas con *Spartina maritima*. Resulta claro el aumento del nivel de sedimentos a lo largo del tiempo y la enorme suavización de los senos erosivos.

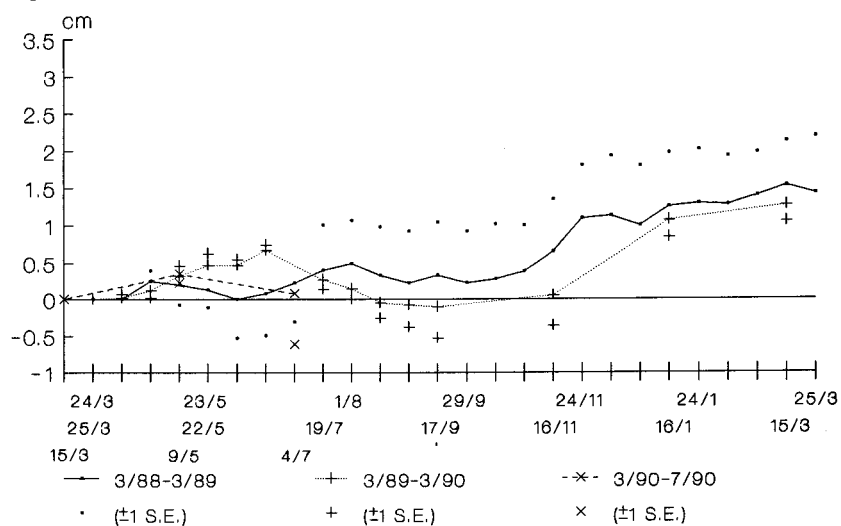
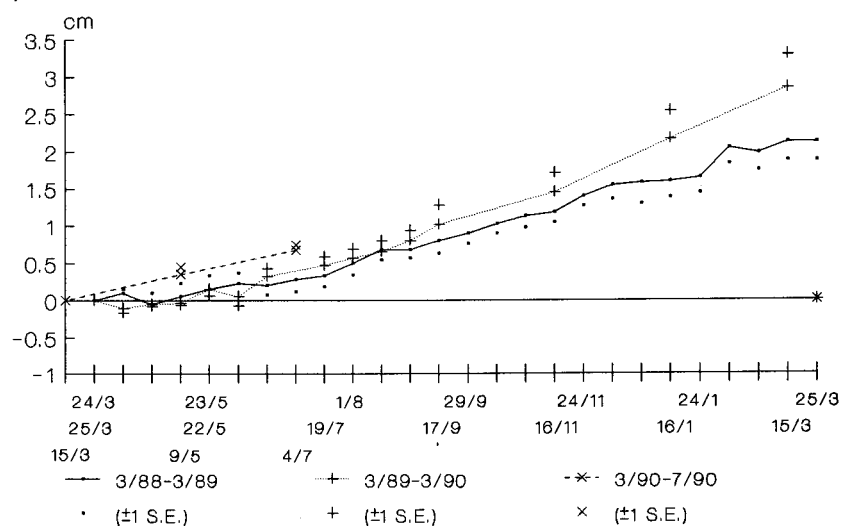
Las tasas de acreción fueron 2.13 (SE=0.25) cm/año para el primer ciclo y 2.85 (SE=0.44) cm/año para el segundo.

Un ajuste lineal en el tiempo de los valores absolutos medios muestrales de erosión/sedimentación en estos rodales de vegetación, dio valores $r^2 = 0.9773$ ($p < 0.001$) y pendiente 6.44×10^{-3} cm/día para el primer año, y $r^2 = 0.9606$ ($p < 0.001$) y pendiente 8.22×10^{-3} cm/día para el segundo. En ambos casos, los valores anuales de acreción esperados eran inferiores a los observados (Tabla 4.7). La pendiente del segundo ciclo resultó ser diferente significativamente ($p < 0.001$) a la del primero (Tabla 4.8). Su mayor valor de acreción puede ser interpretado como un efecto disparador de la deposición con el aumento de cobertura de *Spartina maritima* por coalescencia de clones en crecimiento. No era, sin embargo, significativa la diferencia entre valores absolutos medios muestrales de ambos años.

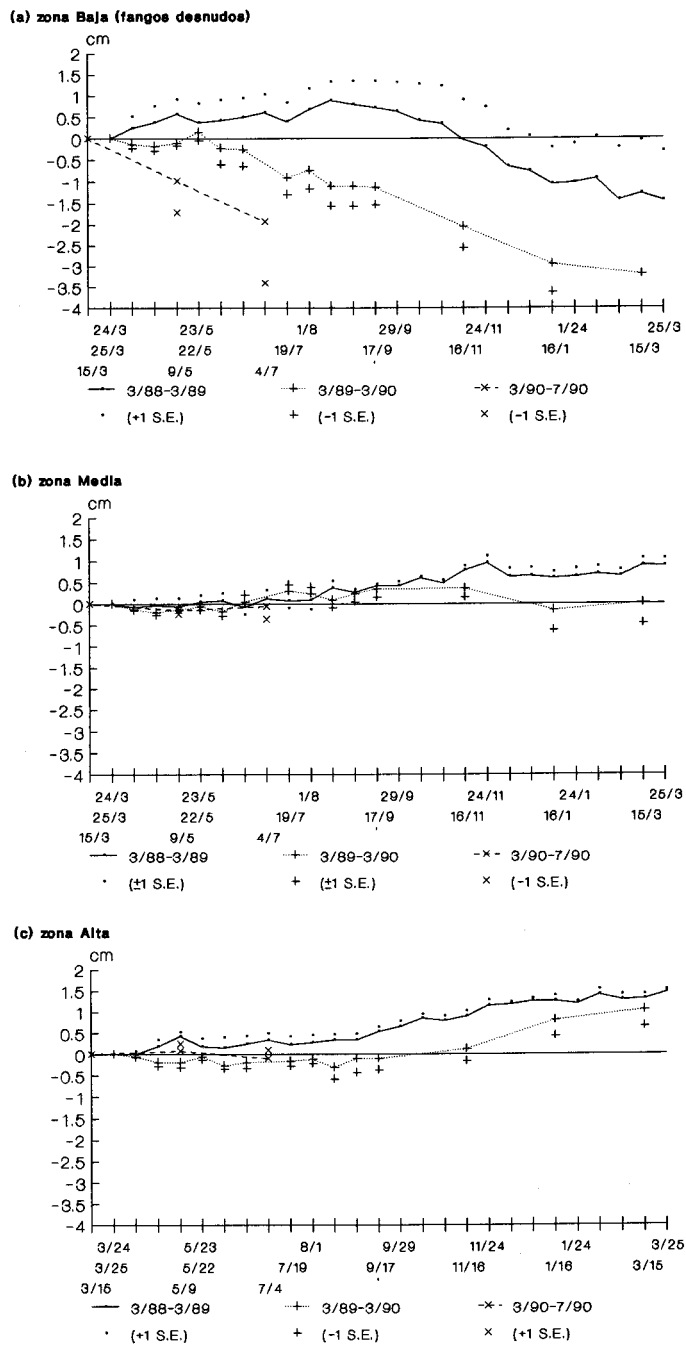
4.3.2.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.

En la gráfica 4.5.a se puede apreciar la continuada tendencia a la erosión de los sustratos no consolidados sin vegetación de la zona Baja de El Muerto, con tasas de -1.45 (SE=1.14) cm/año y -3.20 (SE=0.79) cm/año para el primer y segundo ciclos, respectivamente. Un ajuste lineal de los valores absolutos medios muestrales frente al tiempo (Tabla 4.7) resultó significativo ($p < 0.001$) para el primer período ($r^2 = 0.6176$, con pendiente -5.35×10^{-3} cm/día) y también para el segundo ($r^2 = 0.9469$, y pendiente -9.85×10^{-3} cm/día).

(a) fangos desnudos

(b) *Spartina maritima*

Gráfica 4.4. Variación media en altura (cm) del nivel de sustratos fangosos recientes, (a) desnudos y (b) colonizados por *Spartina maritima*, de la Laguna de D. Claudio durante el primer (3/88 a 3/89), segundo (3/89 a 3/90) y tercer (3/90 a 7/90) ciclos de estudio.



Gráfica 4.5. Variación media en altura (cm) del nivel de sustratos fangosos recientes, (a) en la zona Baja (fangos desnudos), (b) zona Media y (c) zona Alta, de un pastizal de *Spartina maritima* en la Marisma de El Muerto durante el primer (3/88 a 3/89), segundo (3/89 a 3/90) y tercer (3/90 a 7/90) ciclos de estudio.

TABLA 4.7

Ajuste lineal ($y=ax+b$) en el tiempo de los registros medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos durante el primer (3/88 a 3/89) y segundo (3/89 a 3/90) ciclos de estudio. Cada n es media de cuatro valores. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; 1=primer ciclo; 2=segundo ciclo; Ye=valor esperado (cm); Yo=valor observado (cm); N.S.=no significativo.

	n	a($\times 10^{-3}$)	b	r ²	p<	Ye	Yo
DC Des 1	26	4.289	-0.182	0.8418	0.001	1.39	1.43
DC Des 2	15	2.223	0.640	0.3055	N.S.	-	1.27
DC Sp 1	26	6.447	-0.245	0.9773	0.001	2.11	2.13
DC Sp 2	15	8.225	-0.370	0.9606	0.001	2.55	2.85
Mto B 1	26	-5.357	0.950	0.6176	0.001	-1.01	-1.45
Mto B 2	15	-9.858	0.342	0.9469	0.001	-3.16	-3.20
Mto M 1	26	2.788	-0.118	0.8581	0.001	0.90	0.88
Mto M 2	15	0.659	0.611	0.1148	N.S.	-	0.02
Mto A 1	26	4.210	-0.083	0.9231	0.001	1.46	1.45
Mto A 2	15	2.940	-0.365	0.6147	0.001	0.68	1.05

TABLA 4.8

ANCOVA entre los valores medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos de ciclos con ajuste lineal significativo. Cada n es media de cuatro registros. DC=Don Claudio; Mto=El Muerto; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; 1=primer ciclo; 2=segundo ciclo; N.S.=no significativo.

	n ₁	n ₂	F	p<
DC Sp 1 - 2	26	15	20.2721	0.001
DC Sp 1 - DC Des 1	26	26	7.6386	0.01
Mto B 1 - 2	26	15	0.8027	N.S.
Mto A 1 - 2	26	15	0.0723	N.S.
Mto B 1 - Mto M 1	26	26	124.2104	0.001
Mto B 1 - Mto A 1	26	26	158.9054	0.001
Mto M 1 - Mto A 1	26	26	10.5952	0.005
Mto B 2 - Mto A 2	15	15	68.2795	0.001

El primer ciclo presentaba un período inicial con acúmulo continuado de sedimentos entre marzo y septiembre, seguido de otro netamente erosivo (Tabla 4.9). Un ANCOVA para estos valores absolutos medios muestrales no detectó diferencias significativas entre las pendientes de los períodos de erosión coincidentes en estos dos ciclos (Tabla 4.10).

En la gráfica 4.5.c se observa una continuada elevación de sustrato en la zona Alta, con balance neto positivo al final de cada período completo. En ambos fue significativo (Tabla 4.7) un ajuste lineal en el tiempo, y un ANCOVA no consideró diferencias en sus pendientes (Tabla 4.8). Una etapa fuertemente acumulativa se registró entre el 17 de agosto de 1989 y el 15 de marzo de 1990 (Tabla 4.9).

Las tasas anuales de sedimentación fueron de 1.45 (SE=0.06) cm/año y 1.05 (SE=0.39) cm/año, inferior y superior respectivamente a las esperadas por el ajuste lineal realizado.

Para la zona Media (Gráfica 4.5.b) el primer ciclo tuvo un significativo ajuste lineal ($r^2=0.8581$; $p < 0.001$; pendiente= 2.78×10^{-3} cm/día), con una tasa de sedimentación de 0.88 (SE=0.17) cm/año, pero no el segundo, al sufrir un importante período erosivo entre noviembre y enero, aproximándose en su comportamiento al de la zona Baja (Tabla 4.7). Desde el 25 de marzo de 1989 al 16 de noviembre de 1989 se registró una continua etapa de acreción, siendo significativo ($p < 0.001$) su ajuste lineal en el tiempo (Tabla 4.9), con una sedimentación de 0.37 (SE=0.22) cm durante ese período.

Un ANCOVA no consideró significativamente distintos los períodos de ambos ciclos en los que se registró acreción (Tabla 4.10).

Mediante análisis de covarianza (Tabla 4.8), se compararon las pendientes de los ciclos anuales completos con ajuste lineal significativo de las distintas zonas de El Muerto, resultando diferentes las de Alta, Media y Baja para el primer ciclo y las de Alta y Baja para el segundo.

4.3.3. Dinámica anual de erosión/sedimentación.

Del análisis y comparación de las tendencias detectadas en los ciclos anuales para las zonas muestreadas en cada localidad resultó un tercer punto de aproximación, en un intento de comprender mejor la dinámica de sedimentos en este tipo de planicies intermareales (Gráficas 4.6 a 4.11).

Con objeto de analizar de forma sencilla las tendencias de acreción/erosión, se representó de nuevo cada conjunto anual de medidas por separado; el último conjunto anual, tercer ciclo, solamente incluye cuatro meses. En el eje de ordenadas se representaron, para cada

TABLA 4.9

Ajuste lineal ($y=ax+b$) en el tiempo de los registros medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos para períodos concretos del muestreo. Cada n es media de cuatro valores. Mto=El Muerto; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; Ye=valor esperado (cm); Yo=valor observado (cm); N.S.=no significativo.

	n	a($\times 10^{-3}$)	b	r ²	p<	Ye	Yo
Mto B (24/03/88 - - 14/09/88)	13	3.698	0.187	0.7367	0.001	0.83	0.73
Mto B (14/09/88 - - 25/03/89)	14	-12.297	-0.016	0.9538	0.001	-2.38	-2.18
Mto B (17/09/89 - - 15/03/90)	4	-11.930	0.126	0.9550	0.025	-2.01	-2.07
Mto M (24/03/88 - - 14/09/88)	13	2.499	-0.119	0.7035	0.001	0.32	0.43
Mto M (24/03/88 - - 13/11/88)	16	3.263	-0.170	0.8402	0.001	0.98	0.78
Mto M (25/03/89 - - 16/11/89)	13	2.528	-0.173	0.7263	0.001	0.42	0.37
Mto A (24/03/88 - - 14/09/88)	13	1.999	0.073	0.5514	0.005	0.42	0.53
Mto A (17/08/89 - - 15/03/90)	6	6.525	0.017	0.9698	0.001	1.39	1.37

TABLA 4.10

ANCOVA entre los registros medios muestrales de variación absoluta en altura del nivel de sedimentos para períodos con correlación lineal significativa. Cada n es media de cuatro valores. Mto=El Muerto; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; A=zona Alta; N.S.=no significativo.

	n ₁	n ₂	F	p<
Mto B (14/09/88 - 25/03/89) (17/09/89 - 15/03/90)	14	4	0.0550	N.S.
Mto M (24/03/88 - 13/11/88) (25/03/89 - 16/11/89)	17	13	0.2706	N.S.
Mto B - Mto M (24/03/88 - 14/09/88)	13	13	1.5965	N.S.
Mto B - Mto A (24/03/88 - 14/09/88)	13	13	0.9437	N.S.
Mto M - Mto A (24/03/88 - 14/09/88)	13	13	0.0038	N.S.

ciclo, los incrementos relativos medios muestrales considerando la primera toma de muestras (marzo de 1988, 1989 y 1990) como nivel inicial cero.

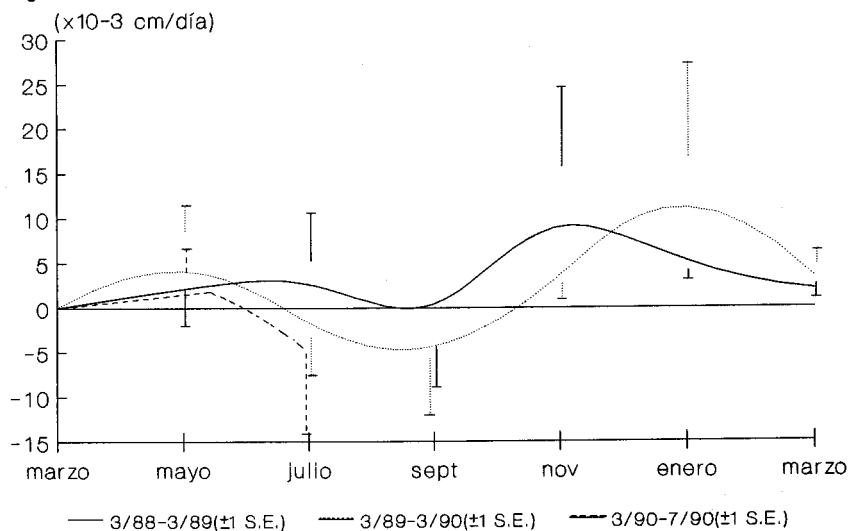
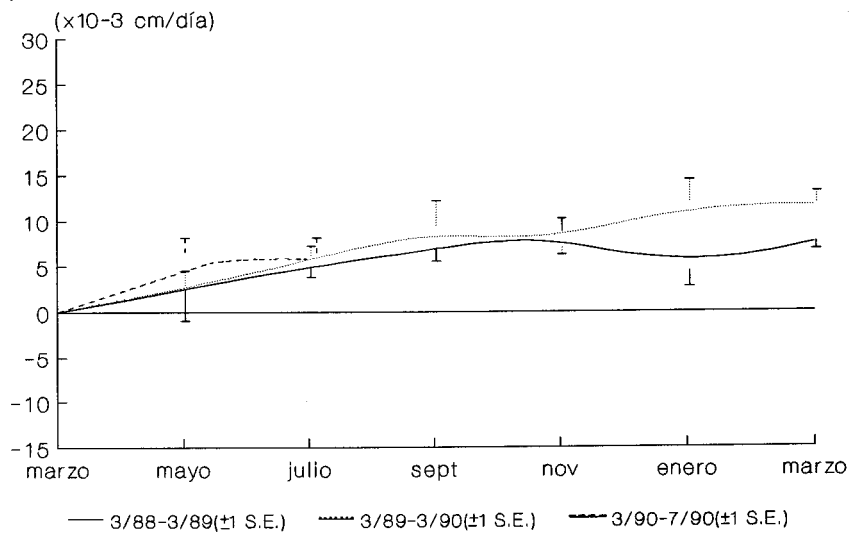
El incremento relativo nos facilitó información alusiva a los procesos de sedimentación de sólidos en suspensión o de erosión de sustrato no consolidado que acontecían temporalmente, evaluándose las tendencias de las variaciones en altura entre cada muestreo, con independencia del balanceneto existente.

Para analizar el conjunto total de datos (28 meses) y detectar tendencias globales, en el eje de abscisas se consideró el tiempo en un esquema bimensual. Distinguiremos como control las medidas realizadas en la zona de fangos desnudos para la Laguna de Don Claudio, y las efectuadas en la zona Baja para las marismas de El Muerto, que se podrán contrastar con las tomadas en sustrato con vegetación de *Spartina maritima*, y establecer así el papel que desempeña esta especie, como colonizadora primaria de planicies intermareales fangosas, en la dinámica de erosión/sedimentación de zonas estuarinas con influencia mareal semidiurna.

4.3.3.1. Laguna de Don Claudio: fangos blandos de reciente deposición al abrigo de ganchos arenosos.

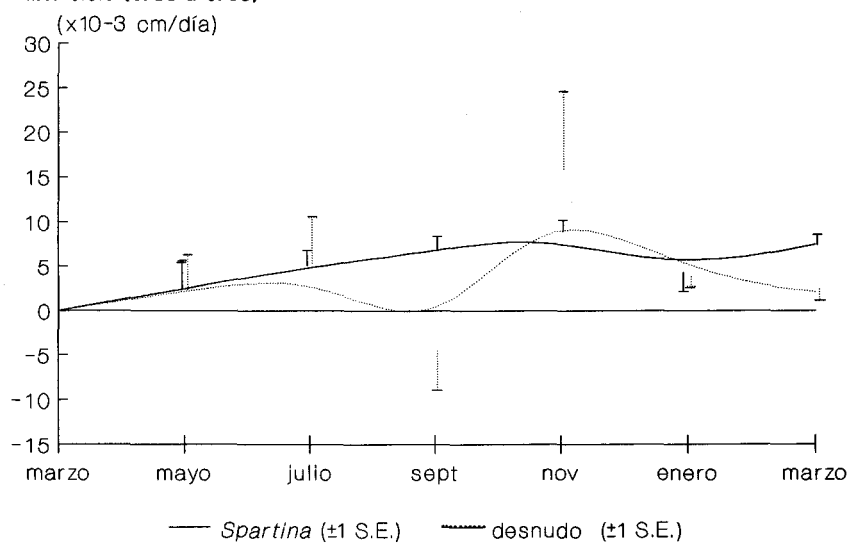
En la gráfica 4.6.a, correspondiente a zonas desnudas de la Laguna de Don Claudio, en el primer año (marzo/88 a marzo/89), se observan dos picos, en julio y noviembre respectivamente. En el segundo ciclo (marzo/89 a marzo/90), un primer pico se localiza en mayo, y un segundo máximo en enero. El tercer año, con sólo tres puntos, presenta un límite superior en mayo, seguido de una caída. De la comparación de todos estos datos y en relación con el método bimensual empleado para detectar un posible patrón general que pudiese subyacer, se puede concluir la existencia, dentro de una tendencia de elevación del nivel general por acreción en el "lagoon", de una dinámica intraanual que exhibe dos picos de acreción y un seno erosivo entre ambos, con leves desplazamientos, y una diferencia más acentuada entre erosión y sedimentación en el segundo año; esto último no pudo ser contrastado (tabla 4.11).

En idéntico esquema temporal bimensual que nos permita descubrir una tendencia global, se ofrecen los resultados de los muestreos en las localizaciones con *Spartina maritima* en esta misma laguna litoral. En la gráfica 4.6.b, los máximos detectados para zonas desnudas quedan enmascarados al desaparecer la caída de la curva recogida en la gráfica 4.6.a. A la vez, se observa cómo se hacen mayores los incrementos para el segundo ciclo (aunque sus diferencias no son significativas; tabla 4.11). Todo ello sugiere una mayor captación de elementos en suspensión y una menor retirada de sedimentos no consolidados en estas áreas con

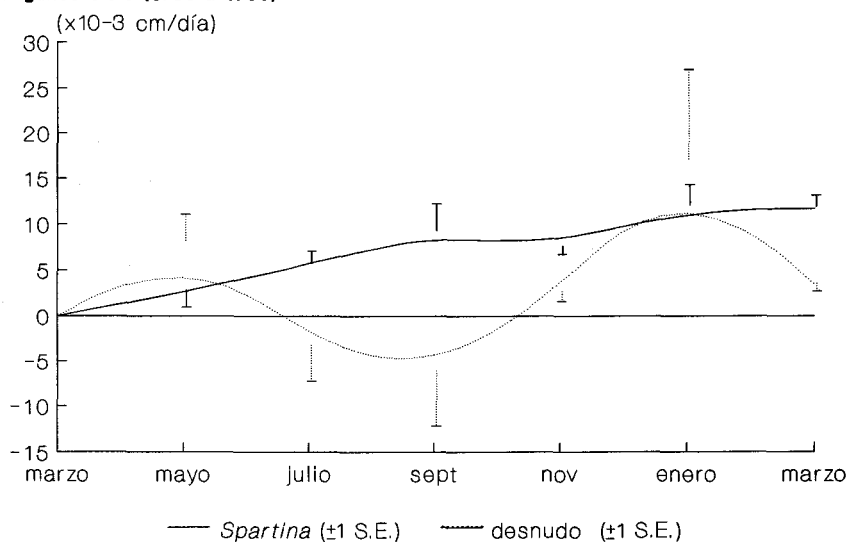
(a) fangos desnudos**(b) *Spartina maritima***

Gráfica 4.6. Variación bimensual relativa media (cm/día) del nivel de sedimentos, (a) en fangos desnudos y (b) colonizados por *Spartina maritima*, de la Laguna de D. Claudio.

(a) Primer ciclo (3/88 a 3/89)



(b) Segundo ciclo (3/89 a 3/90)



Gráfica 4.7. Variación bimensual relativa media (cm/día) del nivel de sedimentos, en fangos desnudos y colonizados por *Spartina maritima*, de la Laguna de D. Claudio durante (a) el primer (3/88 a 3/89) y (b) segundo (3/89 a 3/90) ciclos de muestreo.

TABLA 4.11

ANOVA entre las variaciones bimensuales relativas medias (cm/dfa) del nivel de sedimentos registradas durante el primer (3/88 a 3/89) y segundo (3/89 a 3/90) ciclos de muestreo en Don Claudio. Cada n es media de cuatro valores. DC=Don Claudio; Des=fangos desnudos; Sp=*Spartina maritima*; 1=primer ciclo; 2=segundo ciclo; N.S.=no significativo.

	n ₁	n ₂	F	P
DC Des 1 - 2	7	7	0.011	0.9187 (N.S.)
DC Sp 1 - 2	7	7	0.703	0.4183 (N.S.)
DC Des 1 - DC Sp 1	7	7	0.443	0.5183 (N.S.)
DC Des 2 - DC Sp 2	7	7	1.256	0.2843 (N.S.)

vegetación, aun dentro de la tendencia generalizada a la acreción para ambas zonas en cada uno de los dos ciclos completos que comprende el período estudiado. Esto queda mejor visualizado al representar conjuntamente las tendencias de cada uno de los ciclos anuales de áreas con vegetación de *Spartina maritima* y de los fangos desnudos adyacentes (Gráfica 4.7).

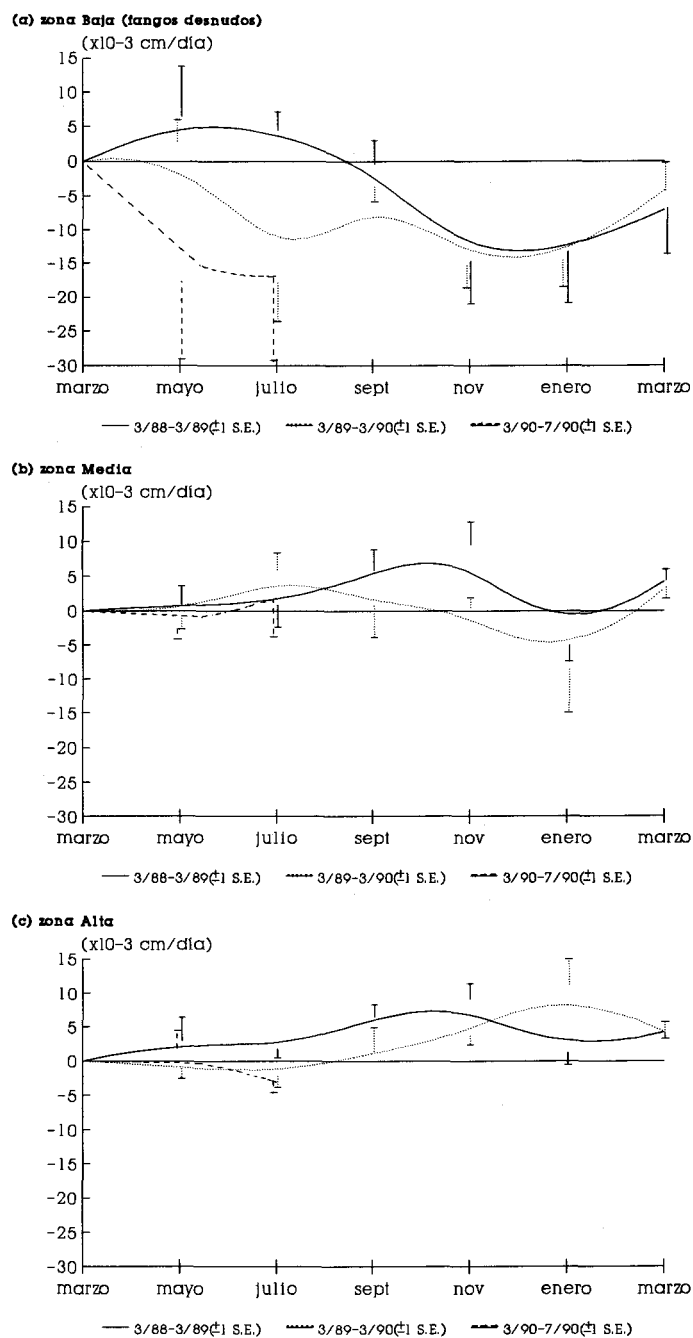
4.3.3.2. Marisma de El Muerto: planicie intermareal fangosa de una marisma lateral sobre la orilla de un caño estuarino.

El análisis de la dinámica de sedimentos en la Marisma de El Muerto (dentro de este tercer nivel aproximativo) se realizó con igual esquema al hasta ahora utilizado, siendo la zona Baja, mayoritaria de fangos desnudos y con manchas aisladas de vegetación de *Spartina maritima* de escaso desarrollo, el nivel de referencia que nos permitió contrastar el papel de las formaciones continuas de esta especie en los procesos sedimentarios estuarinos de borde de marisma.

De la gráfica 4.8.a y en relación con el patrón temporal bimensual utilizado para detectar posibles tendencias generales, podemos concluir la existencia de erosión predominante en las zonas de fangos desnudos intermareales. Se observa la sustitución de la dinámica intraanual con doble pico de acreción para planicies desnudas mareales protegidas por "spits" arenosos por una dinámica sinusoidal con tendencia final al equilibrio, pero con un balance neto negativo. Un ANOVA de los incrementos y decrementos relativos medios entre muestreos para cada ciclo (Tabla 4.12), no consideró significativamente diferentes los procesos temporales de erosión/sedimentación que acontecieron en la zona Baja durante los dos años completos comprendidos en el período de muestreo.

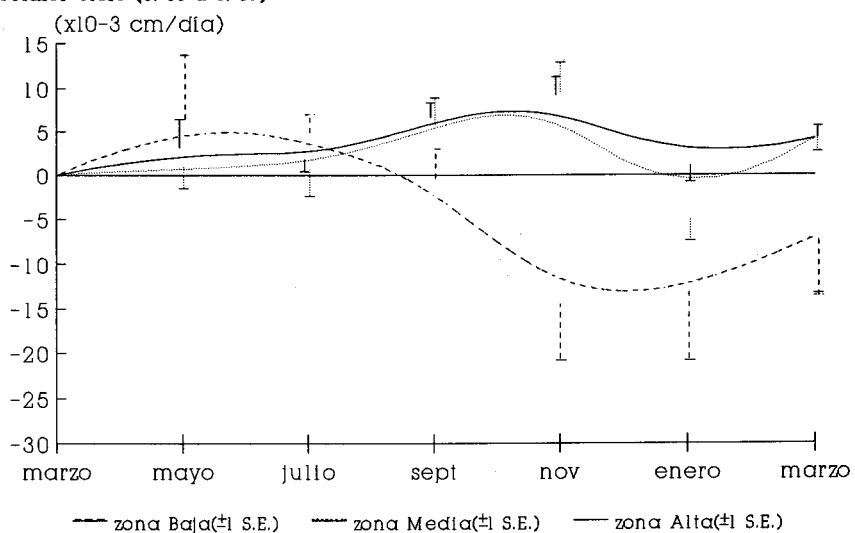
En la gráfica 4.8.c se muestra una idéntica aproximación para la zona Alta, apreciándose los máximos de sedimentación durante los mismos períodos en los que se detectan éstos en los rodales de *Spartina maritima* de la Laguna de Don Claudio. Así, para el primer ciclo (marzo/88 a marzo/89) fue en noviembre, y para el segundo (marzo/89 a marzo/90) en enero. Las tendencias intraanuales de la zona Alta, con un único máximo en cada ciclo, no resultaron ser distintas: un ANOVA entre las variaciones relativas medias muestrales de cada uno de estos períodos no reveló diferencias significativas en la dinámica de erosión/deposición por ciclos en la zona Alta (Tabla 4.12).

Mientras tanto, en la zona Media (Gráfica 4.8.b), sólo el pico de noviembre del primer año era coincidente con los anteriores (de Don Claudio y de la zona Alta), registrándose un seno erosivo en enero del segundo año (también durante el primero), con comportamiento parecido al de la zona Baja durante este mismo intervalo. Sin embargo, no

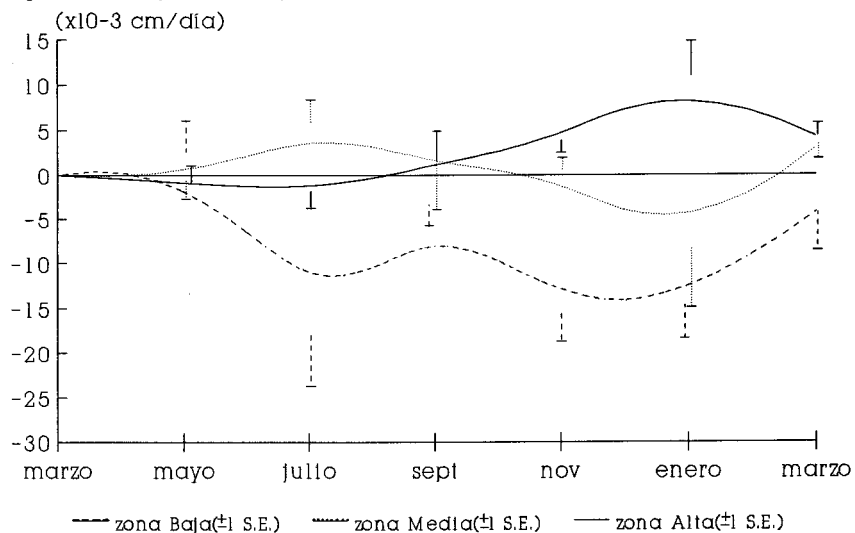


Gráfica 4.8. Variación bimensual relativa media (cm/día) del nivel de sedimentos, (a) en la zona Baja (fangos desnudos), (b) zona Media y (c) zona Alta, de un pastizal de *Spartina maritima* en la Marisma de El Muerto.

(a) Primer ciclo (3/88 a 3/89)



(b) Segundo ciclo (3/89 a 3/90)



Gráfica 4.9. Variación bimensual relativa media (cm/día) del nivel de sedimentos, en las zonas Baja (fangos desnudos), Media y Alta, de un pastizal de *Spartina maritima* de la Marisma de El Muerto durante (a) el primer (3/88 a 3/89) y (b) segundo (3/89 a 3/90) ciclos de muestreo.

TABLA 4.12

ANOVA entre las variaciones bimensuales relativas medias (cm/día) del nivel de sedimentos registradas durante el primer (3/88 a 3/89) y segundo (3/89 a 3/90) ciclos de muestreo en El Muerto. Cada n es media de cuatro valores. Mto= El Muerto; B=zona Baja (fangos desnudos); M=zona Media; zona Alta; 1=primer ciclo; 2=segundo ciclo; N.S.=no significativo.

	n ₁	n ₂	F	P
Mto B 1 - 2	7	7	0.898	0.3621 (N.S.)
Mto M 1 - 2	7	7	0.732	0.4089 (N.S.)
Mto A 1 - 2	7	7	0.220	0.6472 (N.S.)
Mto B 1 - M 1	7	7	2.412	0.1464 (N.S.)
Mto B 1 - A 1	7	7	4.279	0.0608
Mto M 1 - A 1	7	7	0.440	0.5195 (N.S.)
Mto B 2 - M 2	7	7	4.776	0.0494
Mto B 2 - A 2	7	7	8.313	0.0137
Mto M 2 - A 2	7	7	1.063	0.3229 (N.S.)

eran significativas las diferencias en la dinámica de erosión/sedimentación de cada ciclo en esta zona (Tabla 4.12).

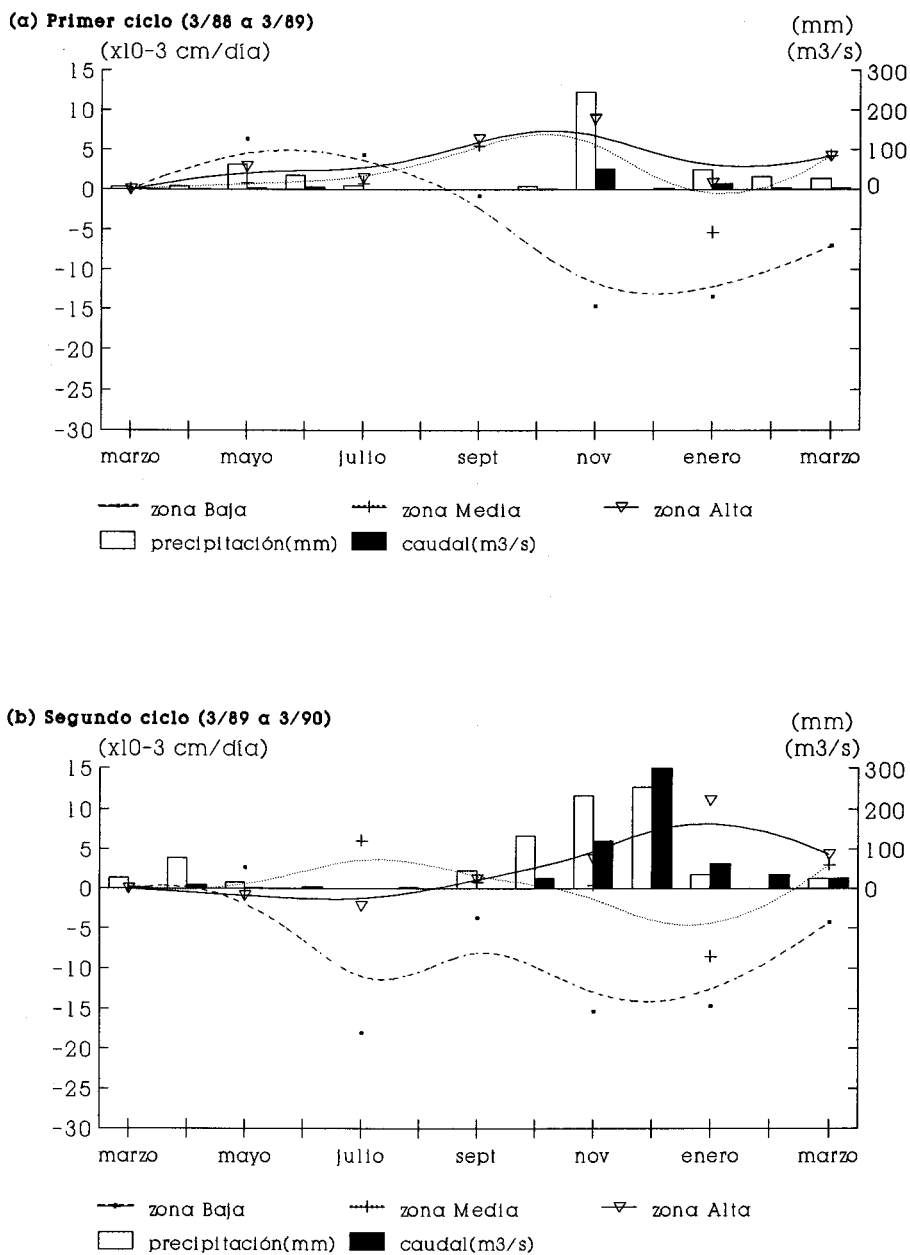
En las gráfica 4.9 se representan el primer y segundo ciclos, respectivamente, para las tres zonas de El Muerto, utilizando el mismo tipo de aproximación. Entre cada demarcación, dos a dos, un análisis de varianza en cada ciclo sólo determinó diferencias significativas entre Baja y Alta para el primer período, y entre Baja y Alta y Baja y Media para el segundo año (Tabla 4.12).

4.3.3.3. Modelo anual de la dinámica de sedimentos.

Ranwell (1964a) establece la existencia de un patrón con cambios estacionales para los mecanismos de acreción en las marismas británicas de Bridgwater Bay. En primavera y verano, grandes cantidades de fango se depositan contiguas a los bordes de marisma protegidos próximos al agua, como resultado combinado de la floculación debida a la elevada salinidad y a la coagulación de partículas a través del aumento de la actividad biológica. En otoño ocurre el efecto contrario, debido a la disminución de la salinidad con el aumento de la precipitación y al descenso de la actividad biológica al caer las temperaturas. Bajo la influencia de las tormentas de otoño, los sedimentos movilizados llegan a la marisma propiamente dicha y se depositan en cantidades máximas, por presentarse la vegetación completamente desarrollada y con capacidad máxima de "atrapar". En invierno, los nuevos aportes de sedimento son movilizados bajo condiciones de salinidad y actividad biológica mínimas, para depositarse una vez más sobre los bordes de marisma en la primavera siguiente.

En las marismas del Odiel, el patrón anual de aporte de fangos para las localidades seleccionadas presentó una notable correspondencia con el anteriormente descrito.

En El Muerto (Gráfica 4.10), entre primavera y verano, las mayores tasas de acreción se registran en las planicies intermareales fangosas de la zona Baja, comenzando desde ese momento una continuada erosión, acelerada por la mayor afluencia de embarcaciones a mediados y finales del verano. Es durante los meses de otoño e invierno cuando el sustrato alcanza los niveles mínimos sobre el nivel anual inicial de referencia. Esto coincide con los períodos de mayor precipitación mensual y caudal más elevado. Concordando con esta remoción de sedimentos y con el aumento de la biomasa aérea de *Spartina maritima*, se detecta un paulatino incremento en la tasa de acreción de la zona Alta; su máximo anual coincide con el pico de erosión de la franja desnuda mareal. Entre invierno y primavera se produce una generalizada movilización de sedimentos, menos marcada en áreas con vegetación. La zona Media, con fluctuaciones interanuales de su biomasa, se comporta con características



Gráfica 4.10. Precipitación mensual (mm), caudal mensual medio (m³/s) y variación bimensual relativa media del nivel de sedimentos, en las zonas Baja (fangos desnudos), Media y Alta, de un pastizal de *Spartina maritima* en la Marisma de El Muerto. (a) Primer ciclo (3/88 a 3/89) y (b) segundo ciclo (3/89 a 3/90) de muestreo.

intermedias.

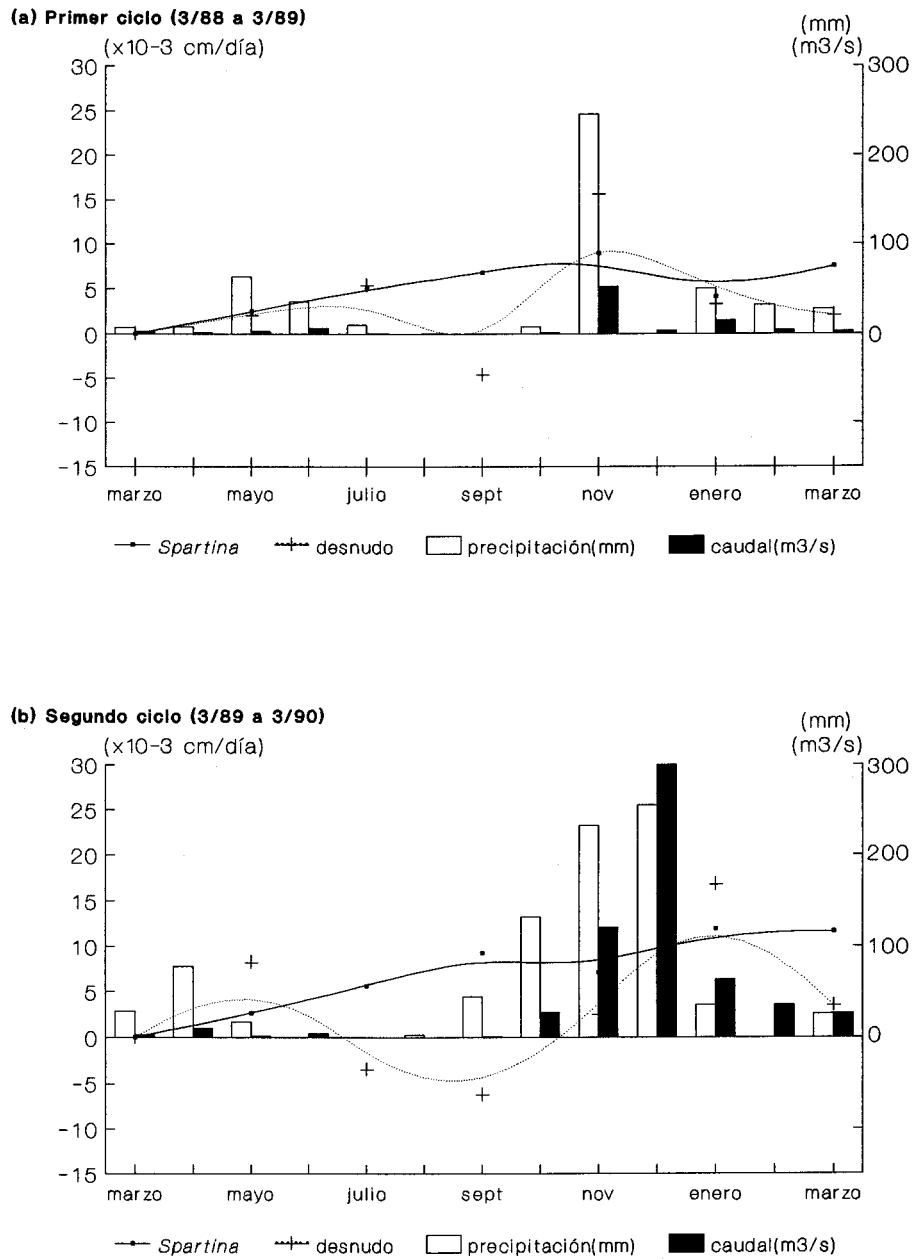
En Don Claudio (Gráfica 4.11), la dinámica de sedimentación presentó una tendencia similar. La existencia de un segundo pico en el patrón anual de acreción en fangos blandos desnudos, que coincide con el seno erosivo de la zona Baja de El Muerto, se explica por el fuerte carácter protector de los "spits" arenosos sobre el agua remansada durante el período de inundación, que permite una generalizada deposición dentro de la laguna de los sedimentos movilizados en el estuario durante el otoño.

La fuente de sedimentos (fangos) para la acreción parece estar inmediatamente adyacente al sitio en cuestión y hacia el mar (Ranwell, 1972), acumulándose el fango en el borde de la marisma durante la primavera y el verano. En la marisma, la acreción alcanza su máximo en otoño, mientras que en ella durante el invierno no hay cambios o se detecta una ligera tendencia a la erosión (Ranwell, 1964a).

Las variaciones en la dinámica de los procesos de erosión/sedimentación entre las localidades seleccionadas en el estuario del Odiel, Don Claudio y El Muerto, parecen radicar en su configuración como elementos geomorfológicos diferentes y en su localización dentro del estuario.

Don Claudio, como laguna litoral, se encuentra protegida entre los grandes ganchos arenosos que constituyen sus límites naturales, que la convierten en una continua trampa para los sedimentos. Su situación, en la margen derecha del canal estuarino principal (Canal del Padre Santo), le garantiza el importante aporte de sedimentos de las cuencas del Odiel y del Tinto. Consecuencia de todo ello es la implantación en las iniciales planicies intermareales desnudas, de una vegetación caracterizada por su zonación dinámica en el sentido de Chapman (1976), vegetación que estimula la elevación del sustrato, provocando la variación de sus condiciones ambientales.

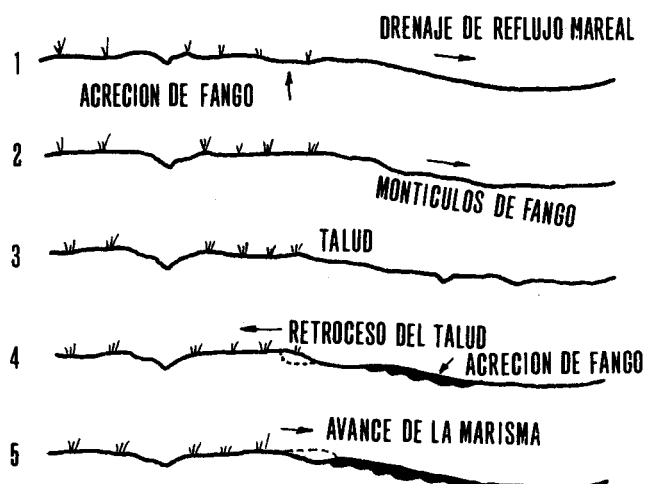
El Muerto, una franja mareal situada en la margen convexa de un caño estuarino lateral del río Odiel, y con menor aporte sedimentario, se encuentra sometido a un equilibrado proceso de erosión/sedimentación, aunque quizás sea la erosión el proceso predominante en este momento. En estos niveles de marisma baja, el movimiento hacia tierra del agua tiende a ser más poderoso que la retirada de la ola. La parte aérea de una planta pionera es primero fuertemente empujada hacia tierra, y después empujada hacia el mar, con menor fuerza, conforme la ola termina de romper. La energía y frecuencia con que una planta es sacudida por el agua varían con las condiciones meteorológicas, y afectan a sus posibilidades de supervivencia. La máxima incidencia de la ruptura de la ola tiende a ocurrir en una marisma en el nivel de marea alta muerta media (MAMM) debido a que la mayoría de las mareas superan o alcanzan este punto y más olas tienen tiempo de romper allí mientras la marea está volviendo (Ranwell, 1972). En El Muerto son las zonas Media y Baja, algo inferiores a este



Gráfica 4.11. Precipitación mensual (mm), caudal mensual medio (m³/s) y variación bimensual relativa media del nivel de sedimentos, en fangos desnudos y colonizados por *Spartina maritima*, de la Laguna de D. Claudio. (a) Primer ciclo (3/88 a 3/89) y segundo ciclo (3/89 a 3/90) de muestreo.

nivel de MAMM, las más sometidas al efecto de las olas, potenciado por el tráfico de embarcaciones. A ello cabe añadir la presencia de una elevada biomasa de algas que ha aumentado en los últimos años, quizás por un considerable incremento en la eutrofización del estuario. Estas se depositan sobre *Spartina maritima* y contribuyen a tumbar y romper sus tallos. Ello ha permitido (durante el segundo ciclo anual analizado de la dinámica de sedimentos) una ligera regresión de la marisma baja de *Spartina maritima* en la zona Media de esta franja mareal y, consecuentemente, una mayor tasa de erosión, con comportamiento similar al de la zona Baja. La zona pionera, que es transicional hacia las planicies mareales, está situada en un nivel que es el más afectado por la acción de las olas. Por otra parte, carece de una cerrada cubierta de vegetación. Un déficit de acreción en esta zona puede llevar a la formación de taludes y a la erosión del borde marino de la marisma (Dijkema *et al.*, 1990).

De cualquier manera, desde el inicio de la formación de la marisma, los dos procesos opuestos de acreción y erosión se dan al mismo tiempo, y uno detrás de otro, en el modelado de marismas. Por lo general, uno u otro de estos procesos es claramente preponderante (Ranwell, 1972). Las condiciones para la formación de marisma son mejores sobre una orilla de suave pendiente con pequeña energía de olas y suficiente suministro de sedimentos (Dijkema, 1987). El cambio desde una situación predominante de acreción a una de erosión y viceversa es comúnmente bastante rápido (Ranwell, 1972). Greensmith y Tucker (1966) estudiaron la dinámica geomorfológica de una marisma de Essex (Reino Unido) en la que los procesos de erosión y acreción estaban mucho más netamente equilibrados de lo normal, alternando la formación de taludes con el relleno de las zonas erosionadas en el borde de marisma. Ambos autores esquematizan teóricamente este equilibrio de la siguiente manera (Figura 4.1):

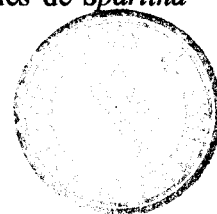


- 1.- Acreción de fango en la marisma debido a la influencia de la vegetación. La tasa de acreción es mayor que la de las planicies mareales adyacentes. Creación de pendiente.
- 2.- Drenaje de refluo mareal pendiente abajo, creando montículos de fango.
- 3.- Fase de excesiva erosión de la marisma, produciendo un perfil en talud.
- 4.- Retroceso del talud y erosión de la marisma, proporcionando fango adicional para la deposición sobre las planicies mareales. Inundación parcial por sedimentos de los montículos de fango.
- 5.- Deposición excesiva sobre las planicies mareales con relleno total de los montículos. Posible extensión renovada hacia el mar del borde de la marisma.

Martos (1987), en la marisma de El Muerto no encuentra cambios notables al comparar las fotografías aéreas más antiguas (1956) con recientes (1983), deduciéndose de ello una cierta estabilidad para esa zona y una equilibrada tasa de sedimentación/erosión. En ciertos aspectos, el tipo de zonación característico de esta marisma lateral llega a ser considerado por Chapman (1976) como "estático", no cambiando si no es por modificaciones en la incidencia de los factores ambientales determinantes. En la actualidad, el incremento cuantitativo de algas detectado en las Marismas del Odiel, que incide negativamente sobre *Spartina maritima*, puede ser un claro ejemplo de esto último.

4.4. Discusión

Figuroa *et al.* (1985) aportan los primeros datos sobre sedimentación en las zonas bajas intermareales de la Laguna de Don Claudio, tanto en áreas desnudas (2 cm/año) como con *Spartina maritima* (5 cm/año). Estas tasas anuales de acreción son mayores que las registradas en este mismo enclave durante el presente estudio: 1.43 y 1.27 cm/año para las zonas desnudas, y 2.13 y 2.85 cm/año en áreas con vegetación de *Spartina maritima*, tras los dos primeros años de muestreo. La causa de esos elevados valores iniciales podría radicar en el importante conjunto de actuaciones humanas realizado entre 1979 y 1985 en la bocana del estuario para preservar la entrada del Puerto de Huelva de los aportes arenosos costeros. La construcción del Dique Juan Carlos I permitió una fuerte alteración de la evolución natural del "lagoon", quedando cerrado violentamente (apartado 5.1.3.1), reteniendo así una mayor cantidad de sedimentos finos en su interior. Esa más rápida elevación inicial del nivel general de la laguna parece haber disminuido tras reducirse por este motivo el volumen y el tiempo de permanencia del agua remansada durante cada pleamar. Aún así, el elevado número de horas que se encuentra inundada (más de 5000 horas/año en los niveles inferiores de distribución de la vegetación, apartado 5.3.4.5) y el crecimiento y coalescencia de los rodales de *Spartina*



maritima (discutido en el apartado 5.1.4) pudiera ser la causa del paulatino incremento actual de la tasa anual de acreción en estos fangos con vegetación, 2.13 cm/año en el período de marzo de 1988 a marzo de 1989 frente a 2.85 cm/año en el período de marzo de 1989 a marzo de 1990.

El análisis de la dinámica de los procesos de erosión y sedimentación en la Laguna de Don Claudio ha permitido poner de manifiesto el destacado papel de *Spartina maritima* en el inicio de la dinámica fisiográfica de áreas de fangos intermareales de reciente deposición protegidos por ganchos arenosos en la desembocadura de los estuarios. Primero, como captadora de sedimentos en suspensión, aun en períodos con escaso aporte e incluso erosión para áreas desnudas, asociado a una mayor probabilidad de caída de sólidos suspendidos debido a la disminución de la velocidad del agua y al consecuente aumento de la probabilidad de decantación de las partículas por efecto de la cobertura vegetal. Segundo, minimizando los períodos erosivos del reflujo mareal. Kestner (1963, en Ranwell, 1972) demuestra a partir del muestreo de partículas en suspensión que el material importante para las zonas de fangos recientes y, por tanto, para el desarrollo de las marismas, es un fango grueso o arena fina de entre 0.64 y 0.128 mm de tamaño de partícula. La adición pequeña de partículas más finas lo hacen más cohesivo, siendo este efecto umbral altamente relevante para el establecimiento de animales y plantas. El carácter planar de las partículas más finas (limos y arcillas) que por esta especial configuración se depositan horizontalmente, hace que ofrezcan muy poca resistencia a las corrientes de reflujo. El dosel vegetal disminuye además la velocidad de erosión del agua e impide la resuspensión de los elementos anteriormente decantados, realizando así un contrastado papel como protector del sustrato no consolidado. La alta densidad de tallos de las poblaciones estudiadas (hasta 2900 tallos aéreos/m², apartado 6.3.1.1) favorece fuertemente este efecto en la Laguna de Don Claudio.

En la Marisma de El Muerto se pone nuevamente de manifiesto la importancia del denso dosel vegetal de *Spartina maritima* en los procesos de captación de sólidos en suspensión aportados en períodos semidiurnos de inundación. En estas poblaciones la densidad de tallos aéreos alcanzó durante el período de estudio en la zona Media-Alta 4800 individuos/m² (apartado 6.3.1.2). Se evitan además los fuertes fenómenos erosivos que, por ausencia de vegetación, se producen en planicies intermareales desnudas (zona Baja), y que se agravan a causa del oleaje. Contrastan así las tasas anuales favorables a la deposición en la zona Alta (1.45 y 1.05 cm/año), con pastizal continuo de *Spartina maritima* frente a las fuertes tasas anuales de erosión de la zona Baja (-1.45 y -3.20 cm/año), mayoritaria de fangos desnudos y con manchas aisladas de *Spartina maritima* que constituyen el límite inferior de distribución de la vegetación en esta marisma lateral en el borde de un caño estuarino. El régimen de sedimentación/erosión de un borde de marisma está muy influenciado por la proximidad a éste

del canal (Perkins, 1974). Una gran parte de la erosión está inducida por la acción de las olas en el refluo mareal, y especialmente sobre el momento de marea alta muerta (Johnson, 1919, en Barnes, 1977). El efecto de las olas se potencia de manera importante como consecuencia del tráfico portuario al que se encuentra sometida esta zona de las Marismas del Odiel.

Medidas repetidas en cortos intervalos tienden a revelar un complicado cuadro de variaciones en las tasas de acreción, que oscilan a lo largo del tiempo. En la marisma baja la acreción se interrumpe por fases de erosión. Tales patrones pueden verse influenciados por la variación en la disponibilidad de sedimentos y por la capacidad de estabilización de la vegetación (por ejemplo, declive de la biomasa en invierno), y por modificaciones estacionales en las fuerzas erosivas (Adam, 1990). Además de los cambios en la entrada de sedimentos entre estaciones, hay a menudo diferencias sustanciales entre años (Harrison y Bloom, 1977). Si bien es posible dar valores indicativos de tasas de acreción para marismas concretas, estos sufren oscilaciones entre años, y fuertes variaciones intraanuales con notables diferencias entre distintos puntos de los estuarios.

Nuestros datos ponen de manifiesto un patrón estacional en la dinámica de deposición/erosión de sedimentos similar para las localidades seleccionadas en el estuario, con independencia del balance neto anual de cada una. Las variaciones entre enclaves en la dinámica de estos procesos parecen radicar en su localización dentro del estuario y en su conformación como elementos geomorfológicos diferentes. En las zonas desprovistas de vegetación, las mayores tasas de acreción se registran entre primavera y verano, tanto en los espacios protegidos por ganchos arenosos (Laguna de Don Claudio) como en bordes de marismas laterales (Marisma de El Muerto). Esto se continúa con períodos erosivos, que en los enclaves expuestos (Marisma de El Muerto) alcanzan su máximo durante los meses de otoño e invierno, coincidiendo con los mayores valores de precipitación y caudales del río más elevados. Simultáneamente, las áreas desnudas de las zonas al abrigo de "spits" (Laguna de Don Claudio) reciben nuevos aportes sedimentarios que aparecen reflejados como un segundo máximo de deposición, quedando atrapados en el "lagoon" los sedimentos que durante el otoño se movilizan en las zonas menos protegidas de la marisma.

Los fangos colonizados por vegetación de *Spartina maritima* minimizan considerablemente los períodos erosivos, y registran los mayores valores de acreción coincidiendo con la remoción de sedimentos otoño-invernal de los espacios desnudos adyacentes, que parecen ser la fuente directa de los aportes. En zonas muy protegidas, como la laguna litoral de Don Claudio, con continua captación de sedimentos, se enmascara este proceso.

La variación encontrada entre años en la zona Media de la Marisma de El Muerto parece estar relacionada con la presencia, cada vez más abundante, de algas que,

depositadas sobre *Spartina maritima* en extensas camas, contribuyen a tumbar y romper sus tallos aéreos, disminuyendo su densidad, confiriendo a este espacio un comportamiento similar al de la zona Baja. La eutrofización del estuario podría tener un efecto muy negativo sobre *Spartina maritima* a este nivel.

Ranwell (1964a) encuentra correlación positiva de la tasa de acreción con la altura de marisma para las marismas en activo desarrollo de Bridgwater Bay. En nuestro estudio se han observado también mayores tasas anuales de acreción (y menor error estándar para cada muestreo) en la zona Alta de la franja mareal de *Spartina maritima* en la Marisma de El Muerto (1.45, SE=0.06 y 1.05, SE= 0.39 cm/año) así como en los rodales con igual vegetación de la Laguna de Don Claudio (2.13, SE=0.25 y 2.85, SE=0.44 cm/año). Además, las menores tasas de deposición y los valores más altos de erosión (y mayor error estándar muestral) se cuantificaron en las planicies intermareales desnudas de El Muerto (-1.45, SE=1.14 y -3.20, SE= 0.79 cm/año) y en los fangos blandos recientes sin vegetación de Don Claudio (1.43, SE=0.76 y 1.27, SE=0.22 cm/año). Evidentemente, una característica significativa del desarrollo del sistema de marismas es un cambio en el ángulo de la superficie desde la zona más pendiente y próxima al agua a las superficies a mayor nivel y consecuentemente menos preparadas para drenar (Ranwell, 1972).

Conforme la marea inunda la marisma, la vegetación actúa como una pantalla permitiendo a los sedimentos depositarse. Bajo este modelo, la tasa de sedimentación se espera inversamente proporcional a la elevación de la marisma en toda su extensión (Adam, 1990). La tasa de sedimentación en la marisma más alta declina no sólo debido a mareas menos inundantes sino también a que muchos sedimentos son atrapados en la marisma baja antes de alcanzar los niveles superiores (Randerson, 1979). Pero las mayores tasas de sedimentación no se dan necesariamente en los niveles más bajos de la marisma como podría predecirse por el modelo, sino en el nivel más bajo de vegetación continua (Richards, 1934; Randerson, 1979), en nuestro caso en rodales coalescentes de *Spartina maritima* en la Laguna de Don Claudio, o en la zona Alta de la franja inicial de vegetación que establece en la Marisma de El Muerto esta misma especie. Esto apoya el modelo básico en el que se sugiere que el efecto pantalla de la vegetación continua es un control importante en la deposición de sedimentos (Adam, 1990).

Por otro lado, el origen de la red de drenaje parece residir en parte en la colonización de fangos por vegetación (en nuestro caso, *Spartina maritima*, *Zostera noltii*, *Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia perennis* y *Spartina densiflora*), que fija el sedimento impidiendo la erosión, creciendo los rodales de marisma y uniéndose en manchas mayores por coalescencia, a la vez que, por efecto pantalla, se atrapan más sedimentos y se elevan sobre el fondo. Las áreas no colonizadas quedan algo más deprimidas topográficamente, y se convierten en canales meandriformes muy ramificados (Ragotskie, 1959; Chapman, 1974), que constituyen

el inicio de los esteros. La acción de las raíces como fijadoras de sedimentos es muy efectiva (Steers, 1977).

Los colonizadores primarios juegan un papel dominante en la formación de marismas. En particular, *Spartina maritima* desempeña una importante función, no sólo como generadora sino también como estabilizadora de marismas, fijando depósitos, previniendo la erosión, permitiendo una mayor y más rápida sedimentación y una favorable evolución de ecosistemas de marismas, beneficiando la implantación posterior de otras especies pertenecientes a estadios sucesionales siguientes. De ahí la necesidad de una política estricta de conservación de esta especie en nuestras latitudes.

5. COLONIZACION, ZONACION, SUCESION.

5. COLONIZACION, ZONACION, SUCESION.

La vegetación de marismas consiste mayoritariamente en un número relativamente pequeño de géneros cosmopolitas (*Salicornia*, *Spartina*, *Sarcocornia*, *Juncus*, *Plantago*, *Limonium*, etc.), de amplia distribución mundial (Long y Mason, 1983), debido fundamentalmente al escaso número de especies capaces de tolerar altas salinidades. Ello da lugar, por lo general, a una vegetación con baja diversidad específica, dominada por algunos géneros de halófilas suculentas (*Salicornia*, *Sarcocornia*, *Arthrocnemum*, etc.), por gramíneas tolerantes a la sal (*Spartina*), o por complejos mosaicos de vegetación resultado de la combinación de ambas formas de vida (Macomber, 1983).

En la Reserva de Biosfera de las Marismas del río Odiel se observa, en términos generales, una estrecha relación entre las principales tendencias de agrupamiento de la vegetación, en comunidades reconocibles sobre el terreno, detectables mediante análisis numérico, y las principales estructuras del medio físico (ganchos arenosos, bajos arenosos, planicies intermareales, bordes elevados de esteros, escarpes, zonas elevadas de marisma y áreas degradadas), denotando la existencia de un mosaico de comunidades vegetales enlazadas en un proceso de sucesión primaria en las zonas de marisma conservadas (Rubio García, 1985a).

En las Marismas del Odiel, el primer paso para la formación de una marisma mareal viene dado por la aparición de planicies intermareales lodosas y bajos arenosos, que quedan descubiertos en bajamar. Sobre ellos y anteriormente a la entrada de especies de marisma propiamente dicha, puede llegar a establecerse una vegetación pionera compuesta por algas como *Enteromorpha intestinalis*, *Enteromorpha liza*, *Ascophyllum nodosum*, y fanerógamas marinas como *Zostera noltii*, *Zostera marina* y *Cymodocea nodosa*.

Son, sin embargo, las plantas vasculares los componentes más obvios de esta vegetación, al definir su presencia el límite de la marisma emergida. Así, las zonas de marisma baja con fangos de reciente deposición, incipiente desarrollo edáfico y bajo potencial redox se ven colonizadas por manchas monoespecíficas de la especie pionera *Spartina maritima*, que se constituye en uno de los principales colonizadores primarios en las Marismas del Odiel. A continuación, zonas de marisma baja más elevadas, bordes con marisma media, y marisma media, con sustratos más consolidados y con ciertas transformaciones edafogenéticas dan paso a *Salicornia ramosissima* o *Sarcocornia perennis*.

Las marismas mareales presentan principalmente vegetación de fanerógamas, influidas de manera directa por la marea (Adam, 1981, 1990). Diferencias en los parámetros edáficos y en las condiciones de exposición al oleaje y la marea determinan un medio físico

complejo, sujeto a numerosas variantes a pequeña escala. Así, las marismas mareales muestran una baja diversidad vegetal, con especies adaptadas (Adam, 1981, 1990).

Una de las características primordiales de la vegetación de marismas es su zonación en relación con el régimen mareal y su posición altitudinal respecto a éste (Ranwell, 1972; Adam, 1990). Numerosos estudios, realizados en marismas de diferentes áreas geográficas del mundo, condicionan la extensión y zonación de su vegetación a la amplitud mareal (Morley, 1973; Steevers *et al.*, 1976; Eilers, 1979) y más concretamente, diferentes autores refieren la distribución de la vegetación halófila de marismas al nivel de marea alta media (MAM) y a la duración y frecuencia del flujo mareal (Miller y Egler, 1950; Ranwell, 1972; Redfield, 1972; Jensen, 1974; Beeftink, 1965, 1977a y b; Jefferies y otros, 1979; Nixon, 1982; Long y Mason, 1983; Westhoff, 1987; Dijkema, 1983, 1990). En el Odiel, la gran amplitud de marea, superior a los tres metros, permite el desarrollo de una marisma extensa a lo largo del estuario, en la que se dan zonaciones diversas de vegetación en relación con su posición dentro del mismo (Rubio García, 1985a).

Añadido al efecto de las mareas en la zonación, existen variaciones espaciales relacionadas en general con características fisiográficas (Long y Mason, 1983), que determinan un complejo mosaico dentro de la zonación, que se verá influido por diversos factores ecológicos.

En los estudios sobre marismas, la necesidad de llegar a comprender los mecanismos responsables de la distribución y agrupamiento de las plantas superiores, ha sido continua (Nixon, 1982), llegándose a detectar ese conjunto de factores que, al margen de las mareas, influye sobre la vegetación de marismas (Niering y Warren, 1980) y que han sido objeto de estudio (Adams, 1963; Beeftink, 1977a y b; Jefferies, 1977; Mendelssohn, 1979; Joenje y Wolf, 1983; Rozema *et al.*, 1985, 1988). De todos ellos, inundación y salinidad son los factores que fundamentalmente condicionan la vegetación, que presenta gradientes que se relacionan con la naturaleza heterogénea de los sedimentos y con la microtopografía (Corré, 1979). Así, la zonación de la vegetación halófila de marismas aparece referida por diversos autores a la salinidad y al agua en el suelo, al igual que a la combinación de éstos con la aireación (Beeftink, 1977a y b; Cooper, 1982; Vince y Snow, 1984; Armstrong *et al.*, 1985; van Diggelen, 1987), existiendo unas biocenosis adaptadas a las fluctuaciones y condiciones extremas del medio físico, con ajustes muy precisos (Long y Mason, 1983), que presentan diversos mecanismos fisiológicos complejos (Strogonov, 1964; Waisel, 1972; Greenway, 1973; McMillan, 1974; Queen, 1974; Billard y otros, 1976; Flowers *et al.*, 1977; Rozema *et al.*, 1985, 1988).

El estuario del Odiel presenta un mosaico de zonaciones asociado a las diferentes áreas existentes (sur, complejo de las islas y norte), que marcan las líneas de

sucesión más frecuentes de la vegetación, articulándose en un proceso global de sucesión con diferentes vías posibles, puntos de partida y etapas finales en relación con la antigüedad, localización y factores del medio físico o externos a éste, que influyen en las comunidades (Rubio García, 1985a).

La frecuente equivalencia entre zonación y sucesión ha limitado continuamente el número de estudios relativos a los cambios poblacionales en la vegetación de marismas (Ranwell, 1972; Adam, 1990). Sin embargo, el fenómeno de sucesión interpretado para estos cambios detectables sobre determinadas zonas de la vegetación de marismas (Chapman, 1940; Miller y Egler, 1950), así como la secuencia de especies de la eglariana "composición florística inicial" (Egler, 1954), opuesta al "relevo florístico" de Clements (1916), han sido recientemente cuestionadas. El concepto de sucesión es contradictorio y tiene un valor limitado en términos de interpretación de los cambios vegetacionales en las marismas (Niering y Warren, 1980). El alto grado de solapamiento de los amplios rangos de distribución de la mayoría de las especies (Vogl, 1966; Zedler, 1982); la incidencia de diversos procesos como la inestabilidad de la costa (Long y Mason, 1983), erosiones periódicas (Ranwell, 1972), acumulación de detritus y "die-back" de la vegetación (Chapman, 1974), dificultan la separación de estadios evolutivos y enmascaran con fluctuaciones y regresiones, complicadas por variaciones fenotípicas y genotípicas así como por interacciones con fauna, cambios fisiográficos e impacto humano, el proceso neto de sucesión primaria considerado a largo plazo. La secuencia de especies en la evolución de una marisma estará influenciada por muchos factores que pueden cambiar a lo largo del tiempo (Adam, 1990). El fenómeno de sucesión con cambios florísticos lineales debe ser rechazado (Long y Mason, 1983), dando paso así a complejos diagramas afectados por múltiples factores (Nixon, 1982). Sin embargo, hay pocos estudios que hayan documentado cambios a largo plazo en la vegetación de marismas o reconstruido la vegetación pasada a partir de evidencias estratigráficas, de modo que la mayoría de los diagramas sucesionales deben ser considerados como hipotéticos (Adam, 1990). En las Marismas del Odiel han sido ya descritas este tipo de aproximaciones diagramáticas por Rubio García (1985a).

En algunas circunstancias, hay claras evidencias de que los patrones de zonación presentes no reflejan los procesos sucesionales pasados. Un buen ejemplo de esto lo proporciona la expansión de *Spartina anglica* en el norte de Europa. A veces *Spartina* se ha desarrollado en sitios previamente carentes de marisma, pero muy a menudo se ha extendido hacia el mar desde comunidades preexistentes. Aunque estas comunidades aparecen ahora en zonación y a niveles superiores que *Spartina anglica*, no se desarrollaron en una secuencia sucesional desde una plataforma inicial de *Spartina*. Conforme la marisma de *Spartina* se desarrolla y madura, puede proporcionar un hábitat abierto para la invasión por otras especies,

pero en la mayoría de los casos no es posible determinar aún si la evolución posterior repetirá los "patterns" históricos (Adam, 1990).

Aunque la sustitución de comunidades vegetales en la sucesión es difícil de estudiar, llegándose exclusivamente a hipótesis sobre los cambios más probables, sí existen evidencias acerca del reemplazamiento de unas especies por otras (Ranwell, 1972; Long y Mason, 1983), estando nuestros estudios encaminados a aclarar este suceso en relación con los procesos de colonización primaria en las nuevas áreas emergentes intermareales, donde hemos encontrado que el mecanismo de facilitación (Connell y Slatyer, 1977) parece ser el predominante. De esta forma, los sustratos desnudos son invadidos por especies pioneras como *Spartina maritima*, que los estabilizan, favoreciendo la acreción de sedimentos aportados con cada marea y permitiendo la invasión por otras especies en estas superficies sobreelevadas. Se convierte este proceso en uno de los pocos eslabones evidentes de la tendencia sucesional en marismas que, lejos de constituir un fenómeno simple, se caracteriza por complicados cambios poblacionales que pueden representarse de forma esquemática mediante diagramas complejos (Chapman, 1974), siendo escasas las aproximaciones cuantitativas al respecto.

La marisma baja, que constituye el primer paso en la colonización de limos desnudos en las orillas de los caños y en las planicies mareales protegidas, se extiende, entre MAMM y MAM (Ranwell, 1972), como áreas pioneras de baja cobertura de vegetación y con pocas especies (Long y Mason, 1983). En ella, los efectos mecánicos, la reducción de la luz y la anoxia se conforman como los factores críticos (Ranwell, 1972).

5.1. Dispersión, colonización y crecimiento clonal de *Spartina maritima*.

El desarrollo de marismas mareales recientes por estructuras geomorfológicas de protección, como los "spits" arenosos que permiten la deposición diferencial de sedimentos en determinados puntos, y los rápidos procesos de cambio que conlleva sobre los primeros estadios de colonización son la génesis de toda marisma estuarina consolidada.

La historia vegetacional de la marisma es producto de límites físicos y biológicos que interactúan. Estos se desarrollan en planos verticales y horizontales, y llegan a diversificarse con el tiempo. Por ello es importante medir las tasas en las que varias interfases y límites están cambiando, para comprender las transformaciones de las comunidades de plantas y animales que acompañan a ambos y, al mismo tiempo, los modifican (Ranwell, 1972). El conocimiento de la dinámica de los distintos grupos vegetales en la marisma es importante, al jugar estas comunidades un papel decisivo en los estuarios, suministrando alimento y protección a macroinvertebrados y peces que forman parte de las cadenas tróficas acuáticas (van Arman

y Goodrick, 1979).

Cada especie en marismas ha desarrollado su propia estrategia particular para la dispersión, el establecimiento y el crecimiento; cada una tiene sus propios límites dimensionales de edad, altura y tamaño clonal potencial. Las estrategias están controladas por el rango de ambientes en que una especie puede sobrevivir y por los tipos de cambios medioambientales que han sufrido en el pasado y que están sufriendo ahora, actuando sobre el material somático y genético de que una especie está compuesta (Ranwell, 1972). Las diferentes estrategias, anuales o perennes, pioneras o de equilibrio, condicionan los mecanismos de actuación de las distintas poblaciones vegetales.

En muchas plantas, la expansión de la población puede tener lugar -cuando menos a corto plazo- sin que existan procesos sexuales de reproducción, produciéndose nuevos individuos por proliferación y subsecuente fragmentación de la planta. Este tipo de regeneración se asocia particularmente a la consolidación de poblaciones, y tiene el efecto de producir comunidades genéticamente más uniformes (Grime, 1979). Mientras un banco de semillas libera variabilidad genética, el banco de yemas de rizomas meramente perpetúa genotipos ya comprobados y exitosos. El banco de semillas está compuesto por meristemos durmientes completamente independientes; la actividad de yemas durmientes está potencialmente correlacionada a través de conexiones internodales (Harper, Lovell y Moore, 1970; en Noble *et al.*, 1979). El crecimiento clonal es eficaz sobre todo como medio de dispersión en los ambientes acuáticos. Muchas plantas acuáticas se fragmentan con facilidad, y las partes de un mismo clon se dispersan independientemente unas de otras (Begon *et al.*, 1986).

El rasgo más consistente de la expansión vegetativa es el bajo riesgo de mortalidad del vástago. Esto se alcanza a través de la prolongada unión de la planta madre y del flujo de materiales de la planta inicial al brote en cantidades suficientes para mantenerlo durante la etapa de establecimiento. Debido a los bajos riesgos de mortalidad, estas estrategias regenerativas tienen a menudo éxito en ciertos tipos de vegetación en los que el establecimiento a través de semillas se ve impedido (Grime, 1979). *Spartina maritima* produce semillas pequeñas o no fértiles en las marismas de Gran Bretaña (Marchant, 1967, 1968; Marchant y Goodman, 1969a; Ranwell, 1981b). Incluso en los sitios más favorables para esta especie en el Reino Unido (como Foulness, Essex), sólo clones aislados ampliamente dispersos se desarrollan a partir de fragmentos ocasionalmente establecidos (Ranwell, 1972). En el estuario del Tajo el crecimiento de esta especie es vegetativo (Catarino y Caçador, 1981). En las Marismas del Odiel los tallos aéreos que florecen no superaron el 6% del total de los producidos durante más de dos años, alcanzándose los valores máximos (16.6%) en el borde de rodales de *Spartina maritima* en vigorosa expansión, y los mínimos (0-2%) en poblaciones estabilizadas, resultados inferiores a los encontrados por Martos (1987) quien los sobreestima

al no considerar en su estudio una aproximación al flujo poblacional completo. Sólo entre el 5 y el 10% de las flores producen frutos, y en nuestras latitudes nunca se han registrado plántulas de *Spartina maritima* procedentes de cariopsis, siendo su crecimiento y expansión exclusivamente vegetativos (Castellanos, en preparación).

El programa de desarrollo en los organismos modulares es impredecible, y dependiente en grado sumo de su interacción con el medio ambiente. En las plantas podemos reconocer dos categorías principales de formas: las que se concentran en el crecimiento vertical (en las que la colocación de hojas a mayor altura que los organismos vecinos puede haber dominado la evolución) y las que se extienden lateralmente expandiendo sus módulos encima del sustrato o dentro de él (Begon *et al.*, 1986). Estos últimos tienen estructuras (estolones o rizomas) que llevan "ramets" hacia el espacio alrededor de la planta madre, en un proceso de crecimiento clonal (Silvertown, 1987). En definitiva, estos organismos se configuran como clones, al ser producto de un único cigoto. Caldwell (1957) prefiere el término "auxoclón" para describir a *Spartina townsendii*, por referirse este término a cualquier tipo de grupo discreto de individuos del mismo origen genético que se extiende por la adición de nuevos individuos, no implicando ningún tamaño o forma particular del grupo.

El nivel umbral para el crecimiento de plantas de marisma en una planicie mareal a menudo se alcanza repentinamente, y la nueva colonización de una superficie, a veces amplia, puede suceder muy rápidamente. Este nivel umbral varía en altura del depósito en relación con el régimen mareal, interviniendo otros factores como la estabilidad, la turbidez y la luz (West, 1956; Ranwell, 1972).

Si el umbral necesario para el establecimiento de estas poblaciones vegetales en marisma resulta ser un nivel bajo en altura, es probable una rápida colonización por una comunidad muy pura de especies pioneras (*Spartina maritima*, *Salicornia ramosissima*) que crecen en marisma baja. Si el umbral presenta un nivel más elevado, la altura de la superficie emergida puede ser suficiente para que la mayoría de las especies principales de marisma la colonicen casi simultáneamente, y se desarrolle entonces una comunidad más rica en especies. En el caso intermedio, depende mucho de la proporción de pioneras anuales y perennes, y de si la diversificación se produce antes o después en el desarrollo de la marisma, ya que la entrada de nuevas especies está subordinada al espacio disponible (Ranwell, 1972; Adam, 1990).

Las especies propias de marisma baja, colonizadores primarios, sometidas a fuerte estrés ambiental, muestran una gran adaptación, y parecen tener una gran capacidad de ajuste (Margalef, 1983), estando preparadas para resistir y acomodarse a los rápidos y bruscos cambios del medio físico. Asimismo, las estrategias de las herbáceas perennes están ampliamente distribuidas, al menos en el hemisferio norte (Ranwell, 1972).

Una vez desarrollada desde el inicio una comunidad de marisma con poblaciones dominantes de alguna o algunas especies, o una comunidad de marisma mixta, ésta puede ser relativamente estable en composición durante décadas. Los cambios ocurrirán bien en la proximidad de variaciones verticales significantes en el nivel (acantilados, esteros, bordes de pozas, o acreción hasta un umbral crítico nuevo), bien donde los cambios verticales en altura de la vegetación están impuestos por pastoreo, corte o invasión de especies más altas que pueden sombrear a las bajas. Cambios menores en las poblaciones se asocian con el desarrollo fisiográfico de esteros, pozas y acantilados (Ranwell, 1972; Adam, 1990). Sin embargo, actuaciones humanas pueden aligerar estos procesos, permitiendo observaciones aceleradas de la estructura dinámica de la vegetación de marismas durante la colonización de espacios desnudos emergentes por especies pioneras, y su posterior reemplazamiento por facilitación. La construcción del dique de contención de arenas del puerto de Huelva (apartado 5.1.3.1) es todo un claro ejemplo de esta "perturbación" asociada.

El establecimiento y el crecimiento clonal de *Spartina maritima* en la "franja interlitoral" (terminología de Chapman, 1974) de la marisma del Odiel, paso previo al inicio de los mecanismos de facilitación en relación con la dinámica de aporte y retirada de sedimentos y con la evolución geomorfológica de la marisma, serán discutidos a continuación.

5.1.1. La zona de estudio.

Es en la zona sur del estuario del río Odiel, caracterizada por los procesos litorales que allí ocurren, con creación de marismas al abrigo de estructuras arenosas y predominio de marisma baja en diferente grado evolutivo, donde encontramos los episodios más recientes de colonización por *Spartina maritima* de nuevas áreas desnudas emergentes.

La laguna litoral de Ludovico (apartado 2.2), situada al oeste del espigón portuario, entre éste y la prolongación del quinto "spit" de la isla de Saltés que se une al anterior gancho arenoso, deja durante la bajamar una somera y continua lámina de agua en su interior. Es por ello por lo que la vegetación de los fangos del fondo de la laguna y de las zonas de contacto de este sustrato limoso con los ganchos de arena, se configura, funcional y fisiográficamente, como vegetación pionera de los primeros estadios de colonización en estas marismas, aun presentando el "lagoon" en su conjunto un nivel topográfico superior al del resto de las localidades estudiadas. Su halosere, dentro del carácter clementiano, se encuadra así en una hidrosere estuarina amplia, cuyo inicio son las zonas sumergidas con algas y fanerógamas marinas (Rubio García, 1985a), ocupando algunas especies niveles que, debido a la permanente lámina de agua, se enmarcan funcionalmente en la "franja sublitoral" y parte baja de la "franja

interlitoral" de Chapman (1974).

En un estadio evolutivo posterior aparecen enclaves de la marisma en los que *Spartina maritima* coexiste espaciotemporalmente con otras especies. La Laguna de Don Claudio (apartado 2.2) es uno de estos lugares, muy dinámicos en cuanto a su desarrollo fisiográfico.

5.1.2. Metodología.

Una visión global de la evolución geomorfológica reciente de la isla de Saltés (Rubio García, 1985a; Martos, 1987) nos ha permitido conocer la dinámica de los procesos de colonización de nuevas zonas desnudas mareales por *Spartina maritima*, en el frente de avance de las Marismas del Odiel, y registrar la aparición de situaciones de competencia y desplazamiento de esta especie con *Sarcocornia perennis perennis*.

En la Laguna de Ludovico se caracterizaron los clones de *Spartina maritima* existentes, un total de 38, midiéndose su perímetro, diámetro, altura máxima media de tallos aéreos y nivel topográfico máximo referido al cero hidrográfico alcanzado por la parte culminante de cada rodal.

Contrastando las alturas teóricas predichas en el Anuario de Mareas (1989) con las observadas durante varios ciclos mareales puede calcularse el cero hidrográfico de una determinada localidad, así como los parámetros medios caracterizadores de la marea en cada lugar: Marea Alta Media (MAM), Marea Alta Viva Media (MAVM), Marea Alta Muerta Media (MAMM), Marea Alta Astronómica (MAA), e igual para las mareas bajas (Ranwell *et al.*, 1964). Para registrar las medidas de pleamar y bajamar así como la altura máxima del sustrato alcanzada en cada rodal de *Spartina maritima* se utilizó un nivel marca Zeis Wolzhausen.

Se establecieron clases, con intervalos de 5 m, en función del perímetro de los clones. Los de perímetro inferior o igual a 5 m se correspondían con los de desarrollo más incipiente, alcanzando los mayores entre 20 y 25 m. De cada clase se tomaron clones al azar, hasta un total de 18, abarcándose así desde tipos iniciales de desarrollo (≤ 5 m de perímetro) hasta otros ya bien implantados (> 20 m). En cada uno de ellos se delimitó un transecto con parcelas contiguas de 15x25 cm, atravesando el clon diametralmente. El número de zonas de alta densidad de tallos aéreos en sentido diametral se empleó para clasificar las colonias estudiadas (Caldwell, 1957). Se consideró "alta densidad" cuando el número de tallos era superior a la media más la mitad de la varianza encontradas para el transecto completo.

También se establecieron transectos diametrales en algunos clones de *Spartina*

maritima de la Laguna de Don Claudio de gran tamaño y con claros síntomas degenerativos ("die-back") que presentaban ocupada su zona central por rodales de *Sarcocornia perennis perennis*.

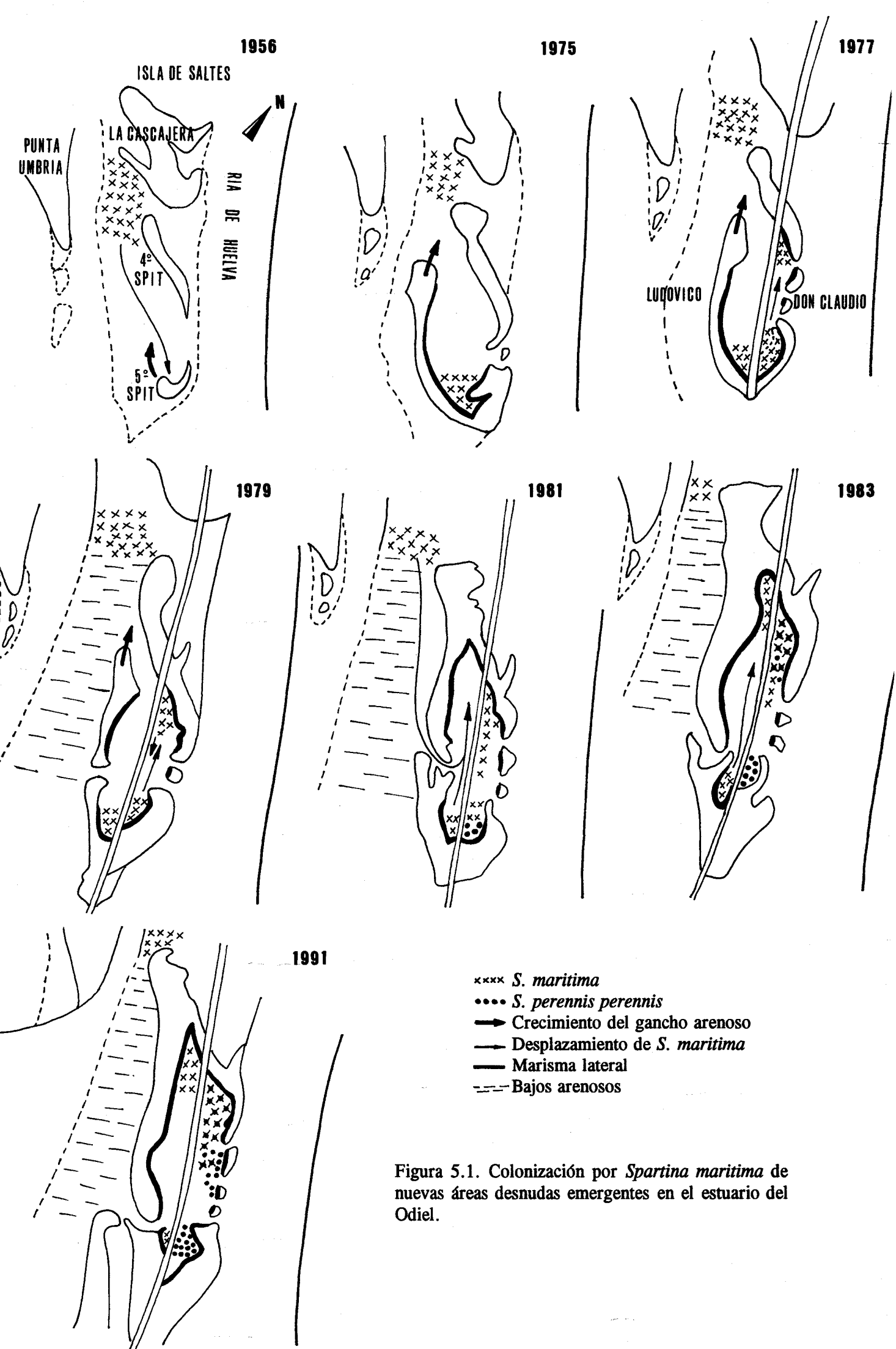
5.1.3. Resultados.

5.1.3.1. Dispersión y colonización de *Spartina maritima* en planicies mareales de nueva formación de las Marismas del Odiel.

Hasta el momento de la construcción de la carretera hacia el dique de contención de arenas del Puerto de Huelva (1977), la evolución del estuario se desarrolla de manera natural (Rubio García, 1985a). Al abrigo de la barra de Punta Umbría, entre el "spit" de La Casajera y el último gancho estabilizado (cuarto "spit" arenoso) de Saltés, se localiza hasta entonces la extensión más meridional en el Odiel de marisma baja consolidada de *Spartina maritima*. Esta, por su localización en la bocana del estuario, se encuentra sometida a procesos de erosión/progradación, que la convierten en el primero de estos casos, fuertemente predominante en la actualidad, en fuente de propágulos de *Spartina maritima* que se dispersarán a la deriva con un incierto éxito de colonización.

Hacia el sur, un nuevo gancho (quinto "spit" de Saltés) en proceso de colonización, emergente de bajos arenosos registrados ya en 1956 (Figura 5.1.a), permite ir conformando desde principios de la década de los setenta una laguna litoral en la que la deposición de elementos finos sobreimpuestos a un lecho arenoso, al abrigo de las zonas que ofrecen mayor protección, permitirá inicialmente la instalación de macrófitos algales (*Enteromorpha* spp.) y fanerógamas marinas (*Zostera noltii*, *Zostera marina*, *Cymodocea nodosa*).

La dinámica estuarina establece de manera natural hasta 1977 el crecimiento hacia el norte del extremo oeste del quinto "spit" de Saltés, mientras que entre la punta este del mismo y el cuarto "spit" va emergiendo un reguero de pequeños ganchos arenosos alineados, de los que solamente los de los extremos se han consolidado antes de la construcción de la carretera. Todo ello permite la conformación del perímetro lagunar, que presenta en ese momento dos grandes bocanas, una al norte en la zona de separación de los "spits" arenosos cuarto y quinto, y otra al este, entre el rosario de pequeños ganchos anastomosados. En esta situación, se detectan ya en 1975 (Figura 5.1.b) los primeros rodales de *Spartina maritima* en el codo más protegido del quinto "spit" de Saltés, sobre los elementos finos depositados en la zona meridional del "lagoon", y que constituyen los primeros bajos emergentes del fondo de



1956

1975

1977

ISLA DE SALTES

PUNTA UMBRIA

LA CASCAJERA

RIA DE HUELVA

4º SPIT

5º SPIT

1979

1981

1983

1991

- xxxx *S. maritima*
- *S. perennis perennis*
- Crecimiento del gancho arenoso
- - - Desplazamiento de *S. maritima*
- Marisma lateral
- - - Bajos arenosos

Figura 5.1. Colonización por *Spartina maritima* de nuevas áreas desnudas emergentes en el estuario del Odiel.

esta laguna litoral. Paralelamente, sobre los ganchos arenosos, una marisma lateral se va consolidando, apareciendo nueva vegetación halófila (*Salicornia* spp., *Sarcocornia* spp., *Halimione portulacoides*, ...) y psammófila (*Diotis maritima*, *Ammophila arenaria*, ...) en clara zonación.

Tras la construcción de la carretera del dique de contención de arenas, la nueva colonia de *Spartina maritima* queda dividida en dos (Figura 5.1.c). Cada una de estas partes evoluciona desde entonces de forma diferente.

Laguna de Ludovico.

La zona situada hacia el oeste de la carretera, Laguna de Ludovico (apartado 2.2), presenta dos bocanas durante un corto período de tiempo (Figura 5.1.d), al aparecer una nueva apertura (1979) en la zona media del quinto "spit" de Saltés. El crecimiento del extremo norte de este gancho y su unión al cuarto "spit" (1980), permiten el cierre definitivo de esta laguna litoral que, con una única salida natural (Figura 5.1.e), queda permanentemente inundada en bajamar por una somera lámina de agua, lo que le confiere, funcional y fisiográficamente, un marcado carácter juvenil al fondo de la laguna. Su extremo septentrional, unión de los "spits" cuarto y quinto, se convierte en la zona más alejada de la bocana y de mayor protección frente a la acción del mar. Aquí, la rápida deposición de sedimentos finos permite que ya en 1983 individuos aislados de *Spartina maritima* comiencen la colonización de estos nuevos espacios temporalmente emergidos (Figura 5.1.f). Los propágulos que han colonizado esta zona se suponen procedentes bien desde los rodales previamente establecidos (1975) al abrigo del codo más protegido del quinto "spit" de Saltés, dentro de la laguna, bien penetrando por la bocana desde los frentes de erosión de la marisma baja de *Spartina maritima* de La Casajera.

En la actualidad (Figura 5.1.g), dentro de la laguna y cubiertos por el agua en marea baja, se disponen grandes rodales de *Zostera noltii*, que tapizan completamente la superficie que ocupan, e individuos aislados de las algas *Enteromorpha intestinalis* y *Ascophyllum nodosum*, predominando estos últimos en las zonas más profundas. Puntos del interior descubiertos en marea baja presentan densos rodales de *Enteromorpha liza*, individuos aislados de *Zostera noltii* y, en las zonas más elevadas, *Salicornia europaea* junto con algunos ejemplares de *Sarcocornia perennis*. En el extremo meridional de la laguna, al abrigo del quinto "spit" de Saltés, la primera población de *Spartina maritima* establecida (1975), se encuentra sometida a una rápida dinámica por acúmulo continuado de material grueso, erráticamente depositado, que la cubre y posibilita la entrada de otras especies (*Sarcocornia* spp., *Halimione portulacoides*, ...).

En los contactos de la laguna con el gancho arenoso, igualmente se implanta *Spartina maritima*. Estas arenas, cubiertas cada marea alta, reciben elementos gruesos procedentes del "spit" y arrastrados por el viento, y elementos finos que se depositan durante la marea alta. En un nivel topográfico superior aparece *Sarcocornia perennis*.

Es en el fondo de saco de Ludovico, en el extremo septentrional de la laguna, donde encontramos una marisma baja, de sustrato limoso, y casi permanentemente cubierta de agua hasta la zona arenosa elevada en contacto con el "spit". La parte más profunda y continuamente encharcada está dominada por *Ascophyllum nodosum* y *Zostera noltii*, dando paso a una zona en la que predomina esta segunda especie sobre la primera, y aparecen pequeños y medianos rodales de *Spartina maritima*. Estos últimos terminan en los contactos arenosos con el "spit" más elevado y con presencia de *Sarcocornia perennis* y *Salicornia ramosissima* en las partes más bajas, y *Arthrocnemum macrostachyum* y *Cistanche phoelipea* en las más elevadas.

Fuera de la laguna, al oeste y suroeste de ésta, la construcción del espigón de contención de arenas ha provocado la deposición de material grueso arrastrado hacia el sureste por deriva litoral, produciendo estructuras definidas de bajos arenosos emergidos y extensas playas adosadas al dique (Figuras 5.1.d, e, f y g).

Laguna de Don Claudio.

La zona situada al este de la carretera de acceso al dique de contención de arenas, Laguna de Don Claudio (apartado 2.2), conforma rápidamente todo su perímetro tras la construcción del espigón portuario (Figura 5.1.c), al consolidarse la serie de pequeños ganchos arenosos emergidos entre los dos últimos grandes "spits" de Saltés (cuarto y quinto). Desde entonces (1977), este "lagoon" litoral se convierte en una trampa de sedimentos, al quedar el agua que temporalmente se embalsa protegida de los efectos del oleaje. Tres bocanas consecutivas hacia el extremo meridional de la laguna permiten su inundación en pleamar, quedando completamente vacía tras desaguar durante la bajamar. Esta rápida evolución de las estructuras geomorfológicas ha permitido por una parte la celeridad en la disposición de comunidades vegetales psammófilas sobre los arenales costeros y, por otra, el establecimiento de poblaciones halófilas de marisma, bien sobre sedimentos finos que constituyen el fondo de la laguna, y que se han depositado al abrigo de los ganchos arenosos, bien sobre las planicies mareales limo-arenosas que constituyen marismas laterales en contacto con los "spits".

La máxima protección a la acción del mar se ofrece en la zona septentrional de la laguna, en el punto de unión de la carretera con el cuarto "spit" de Saltés. Este espacio, anteriormente expuesto durante la pleamar al embate directo de las olas permite, entre 1977 y

1979 (Figuras 5.1.c y d), por su elevado incremento en la deposición de materiales finos sobre el fondo de la laguna, el establecimiento de los primeros rodales de *Spartina maritima*. Estos procedían, con alta probabilidad, del asentamiento existente de esta gramínea al abrigo del quinto "spit" de Saltés (1975), en el extremo opuesto de la laguna. A partir de aquí, desde la zona norte de Don Claudio, *Spartina maritima* comienza a extenderse en dirección sur, ocupando los fangos desnudos recientemente depositados que topográficamente están más elevados. Los espacios no colonizados quedan levemente deprimidos y permiten que sobre ellos se constituya el patrón de drenaje. Paralelamente, *Sarcocornia perennis perennis* se ha establecido en el borde interno consolidado en contacto con el gancho arenoso, en niveles algo más elevados que los que ocupa *Spartina maritima* sobre el fondo de la laguna, a la espera de que la aceleración en el incremento de materiales finos que provoca la gramínea (apartado 4) supere el umbral necesario que le ofrezca colonizar estos nuevos espacios. Así, Rubio García (1985a) constata cómo los rodales de *Spartina maritima* sobreelevados han permitido ya en 1983 la entrada de *Sarcocornia perennis perennis*, hecho que continuó en 1984.

En la actualidad (Figura 5.1.g), dentro de la laguna y hacia la proximidad de sus bocanas, sólo cubierta por agua durante marea alta, se encuentra una marisma baja reciente con rodales de *Spartina maritima* y, en puntos algo más elevados, *Salicornia ramosissima* y *Sarcocornia perennis perennis*, salpicadas entre fangos desnudos en los que el umbral necesario para el establecimiento de una vegetación pionera sobre nuevas áreas mareales estuarinas todavía no ha sido superado. Estas especies conforman en los niveles inmediatamente superiores, determinados por una componente lateral oeste-este hacia las zonas internas más protegidas por los ganchos arenosos, y por una componente longitudinal sur-norte hacia el fondo cerrado de la laguna, una marisma baja consolidada de rodales más amplios, en los que se establecen límites de competencia intra e interespecíficos, y donde únicamente las manchas de vegetación llegan a quedar separadas por la incipiente pero bien marcada red de drenaje de este "lagoon" litoral. En Don Claudio, todos los clones de *Spartina maritima* presentan rodales asociados de *Sarcocornia perennis perennis*, que aparecen siempre ocupando la parte culminante de estos espacios cubiertos de vegetación. En el extremo meridional de la laguna, la población inicial de *Spartina maritima* instalada (1975) al abrigo del quinto "spit" de Saltés, queda reducida hoy a tallos aéreos dispersos entre extensas deposiciones de *Sarcocornia perennis perennis* en las que aún es posible visualizar un patrón muy claro de rodales que, por coalescencia, conforman una estructura espacial continua.

Hacia el contacto con los ganchos arenosos, y constituyendo el perímetro interior de la laguna, se continúa una marisma baja-media en la que *Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia perennis perennis*, *Sarcocornia perennis alpini* y *Sarcocornia fruticosa*, a modo de bandas paralelas aparecen como taxones predominantes. Estas y algunas zonas de marisma

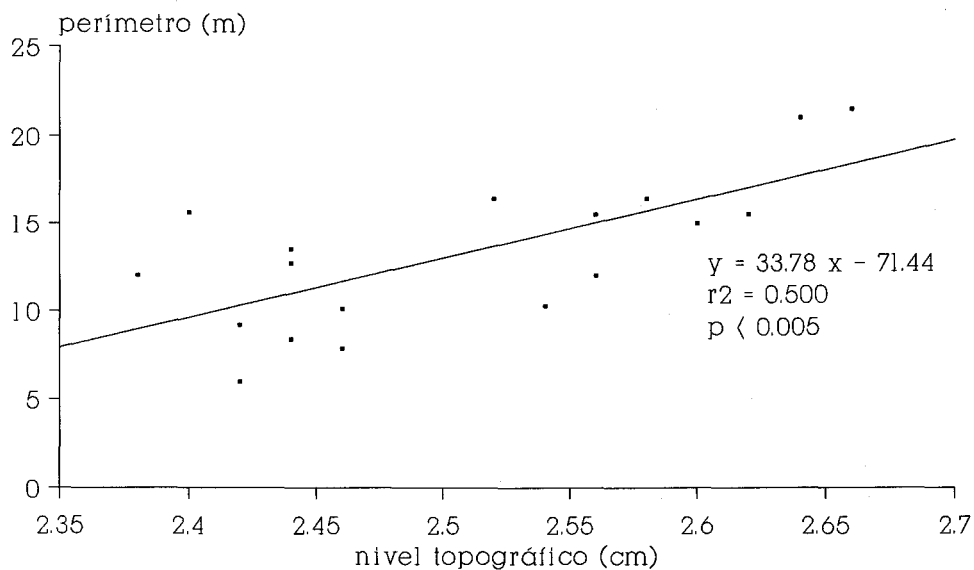
media-alta, con *Halimione portulacoides*, *Arthrocnemum macrostachyum* y *Spartina densiflora*; *Limoniastrum monopetalum*, *Atriplex halimus*, *Salsola vermiculata* y *Suaeda vera* en los contactos arenosos, dan paso a una vegetación psammófila típica de dunas y arenales costeros, donde *Diotis maritima* y *Ammophila arenaria* en las zonas más elevadas, y *Elymus farctus* en niveles inferiores, se continúan con *Polygonum maritimum*, *Cakile maritima*, *Eryngium maritimum* y *Pancratium maritimum*, entre otras, en las zonas de playa alta configuradas en la cara este de los ganchos arenosos, ocupando *Spartina densiflora*, que actúa como colonizador primario, los niveles topográficamente inferiores de la margen derecha de la desembocadura natural del canal estuarino principal (Canal del Padre Santo) de las Marismas del Odiel.

5.1.3.2. Crecimiento clonal de *Spartina maritima*: estructuración de los espacios desnudos colonizados.

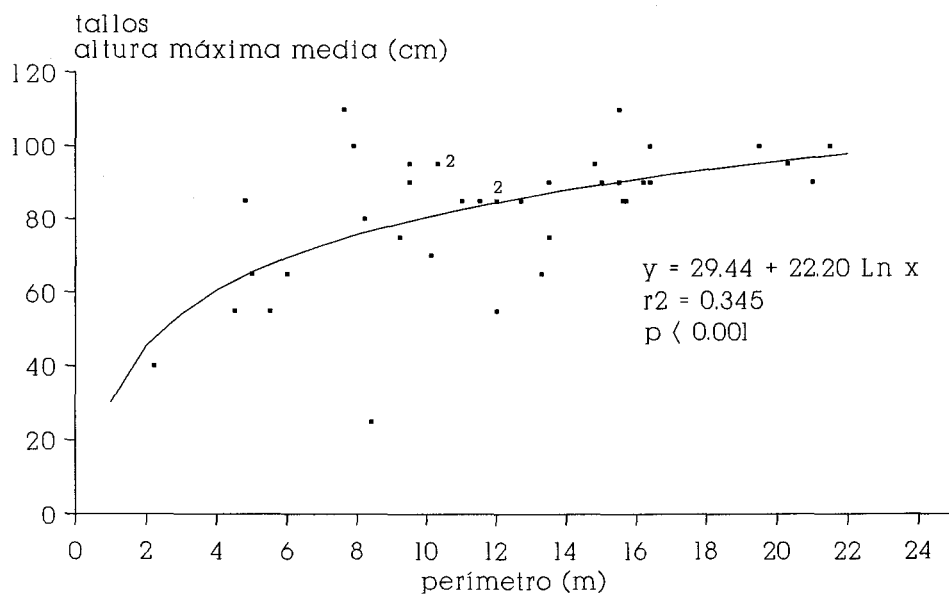
En la laguna de Ludovico, tras el anclaje en sus planicies mareales de esquejes de *Spartina maritima* desprendidos de poblaciones cercanas, las colonias presentan crecimiento circular hasta el momento en que dos clones se alcanzan y se fusionan (Castellanos *et al.*, 1992). Sobre una muestra de dieciocho auxoclones circulares de *Spartina maritima* del total de treinta y ocho existentes en la laguna (apartado 5.1.2), el análisis del perímetro y del nivel máximo del sustrato sobre el cero hidrográfico que presentaba cada rodal de vegetación permitía establecer una correlación positiva ($r=0.7059$; $p<0.005$) y un ajuste lineal significativo entre ambos parámetros (Gráfica 5.1). Sustratos de nivel más bajo sobre el cero hidrográfico presentan rodales más pequeños, de menor perímetro (auxoclones con menor tiempo de implantación), que los situados sobre sustratos con nivel más elevado.

Asimismo, para la población completa, se encontró una correlación positiva entre el perímetro de los clones de *Spartina maritima* y la altura máxima media de sus tallos ($r=0.5413$; $p<0.001$), y una regresión logarítmica significativa entre dichas variables (Gráfica 5.2) apoyaba la descripción del crecimiento de estos rodales de vegetación: la orientación por parte de *Spartina maritima* de una mayor cantidad de los recursos hacia la disponibilidad de nuevos tallos aéreos y hacia la expresión de su crecimiento como avance horizontal del auxoclón, más que hacia una manifestación vertical del mismo (reflejada por la altura máxima media de los tallos de cada rodal), al menos en los estadios iniciales de colonización y crecimiento.

Transectos con parcelas contiguas que atravesaban los clones circulares en sentido diametral (apartado 5.1.2) nos permitieron conocer la estructura que presentaban durante su etapa de colonización.



Gráfica 5.1. Relación entre la altura máxima del sustrato (cm) y el perímetro (m) de rodales de *Spartina maritima* de la Laguna de Ludovico.



Gráfica 5.2. Relación entre perímetro (m) y altura máxima media de los tallos (cm) en los auxoclones de *Spartina maritima* de la Laguna de Ludovico.

Se detectó la existencia de anillos de distinta densidad de tallos, y en relación a ello se estableció una tipología de clones. Llegaron a encontrarse hasta ocho tipos diferentes: tipos I a VIII correspondientes a clones con una banda de alta densidad, tipo I, hasta clones con ocho bandas diametrales de alta densidad, tipo VIII (Gráfica 5.3).

El análisis de los datos confirma que existen cambios en la distribución de densidad de tallos, y adición de nuevos anillos concéntricos de alta densidad conforme se desarrolla el auxoclón. Los rizomas de un anillo interno se expanden hacia fuera, y dan lugar a uno nuevo de alta densidad, a la vez que los tallos del anillo interno espigan y/o mueren, rompiéndose después y originando un anillo de baja densidad, que puede recuperarse bien por regeneración de rizomas durmientes allí existentes, bien por rizomas enviados hacia él desde anillos externos en activo crecimiento. Se observa también que la clase de cada clon es función lineal de su diámetro (Castellanos *et al.*, 1992)(Gráfica 5.4).

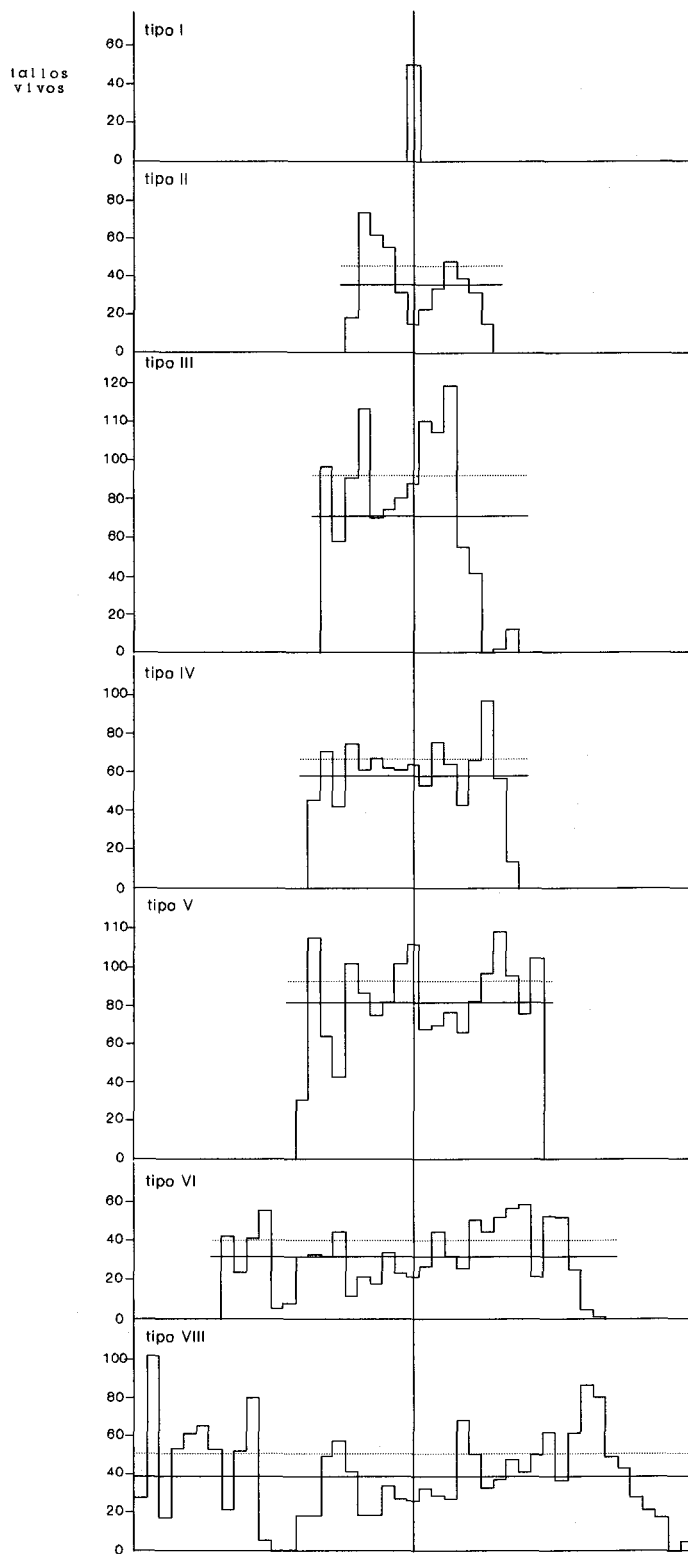
Caldwell (1957) demuestra la existencia en *Spartina townsendii* de cuatro fases de crecimiento; los auxoclones de *Spartina maritima* pueden ajustarse a este esquema. Una primera fase de colonización consistiría en la invasión de la zona por rizomas jóvenes. Durante la fase de desarrollo de sucesivos anillos, los rizomas dan lugar a grupos de tallos aéreos, que en la madurez florecen y posteriormente degeneran. Estas zonas de baja densidad se reorganizan con nuevos tallos aéreos provenientes del banco de rizomas durmientes.

Resulta interesante destacar la existencia en zonas más evolucionadas de marisma baja mareal de auxoclones circulares de gran diámetro y avanzado estado degenerativo ("die-back") en su zona central, que no se recogen en la tipología anteriormente descrita (Castellanos *et al.*, 1992) (Gráfica 5.5).

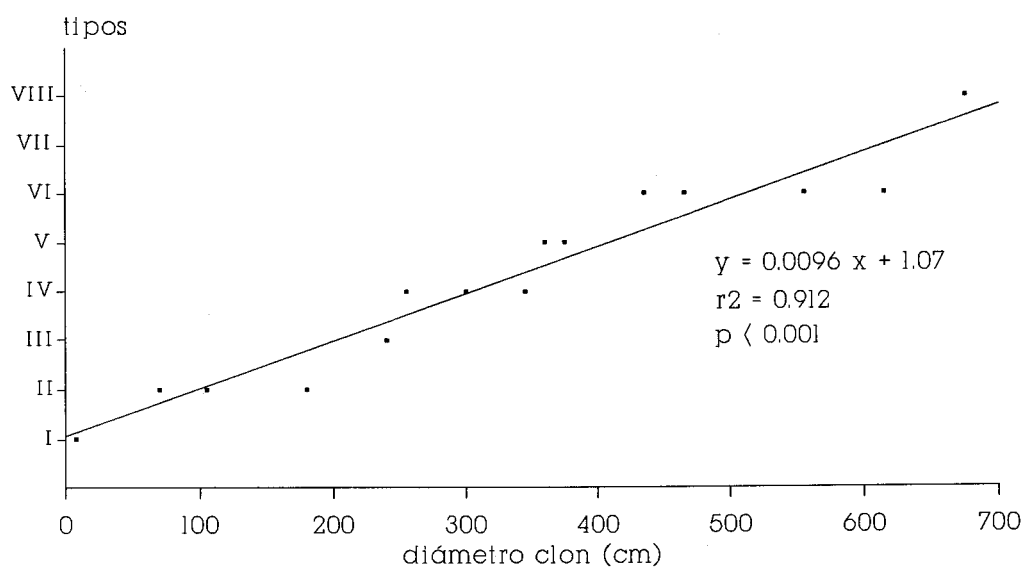
La disminución del número de tallos en las zonas internas más protegidas de los rodales de *Spartina maritima* puede ser aprovechada por otras especies para su implantación y posterior desarrollo, al abrigo de anillos externos de alta densidad de tallos. Sobre el espacio colonizado por clones de avanzada edad aparecen nuevas especies (*Sarcocornia perennis*, *Salicornia ramosissima*) que se establecen en áreas "liberadas" por los anillos internos de baja densidad o en zonas degeneradas de estos rodales de vegetación (Gráficas 5.5.b, c y d). Ello lo hacen aprovechando la estructura edáfica sobreelevada creada por la gramínea (Castellanos *et al.*, 1992), proceso "facilitador" que se discutirá con posterioridad.

5.1.4. Discusión.

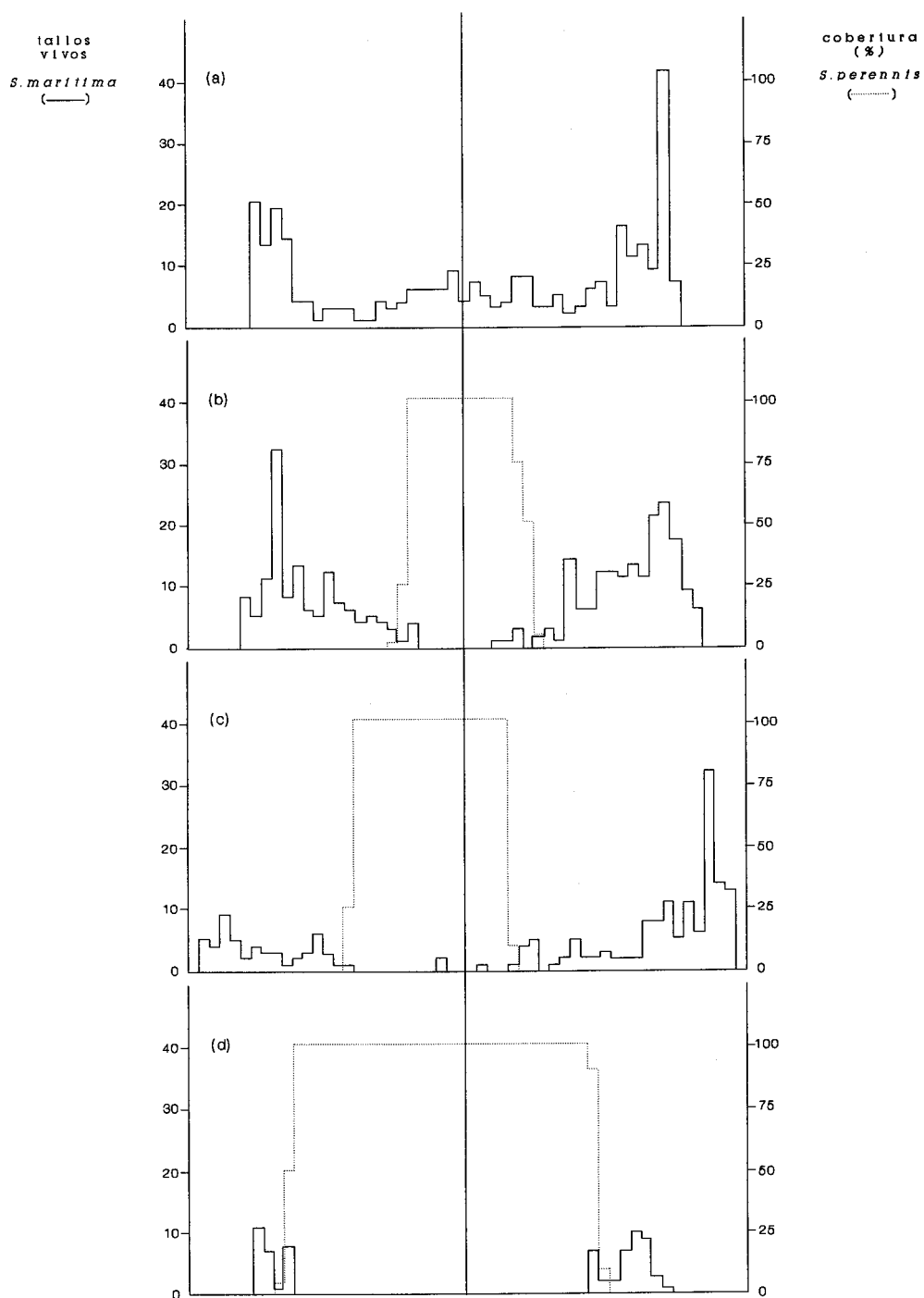
Todo el acelerado proceso evolutivo acaecido durante los últimos treinta y cinco años en la desembocadura del estuario del Odiel, donde los sedimentos fluviales finos y los



Gráfica 5.3. Modelos de desarrollo de la estructura clonal de *Spartina maritima* según la densidad de tallos aéreos vivos a lo largo del diámetro del rodal. (—) densidad media; (---) +S.D./2.



Gráfica 5.4. Relación entre diámetro clonal y tipos (I a VIII) según el número de anillos con alta densidad de tallos vivos.



Gráfica 5.5. Distribución diametral de la densidad de tallos vivos en auxoclones de *Spartina maritima* de avanzada edad y en estado degenerativo ('die back'). Se observa un único anillo externo de alta densidad, y en (b), (c) y (d) la existencia en la parte central (la más elevada topográficamente) de un rodal de *Sarcocornia perennis perennis*.

materiales gruesos de aporte marino confluyen, ilustra los estadios iniciales de la marisma sobre estructuras geomorfológicamente recientes, periódicamente sometidas a un elevado número de horas de inundación, y en las que sólo algunas especies pioneras (*Spartina maritima*, microespecies de *Salicornia*, *Sarcocornia perennis*, *Zostera noltii*) son capaces de vivir.

La zona de distribución de las poblaciones de *Spartina maritima* en el estuario, están sometidas con gran facilidad no sólo al acceso de las mareas sino también a su impacto. Los fenómenos erosivos (apartado 4) llegan a desprender bloques de sustrato con fragmentos de vegetación, bien como rizomas sueltos, bien como pequeñas matas de tallos con rizomas, pudiendo quedar anclados ocasionalmente, tras su desplazamiento a la deriva, sobre la línea de marea de nuevas áreas emergentes desnudas.

Una vez implantada, *Spartina maritima* comienza su expansión mediante crecimiento vegetativo y, con ello, la consolidación, estabilización y estructuración de estas superficies mareales de reciente deposición.

La estructuración mediante el crecimiento de clones constituye un paso importante en la diversificación de las comunidades de marismas. El desarrollo espacial de los tallos de *Spartina maritima* arraigados en el sustrato tras la colonización se caracteriza por un predominio de la componente horizontal sobre la vertical (Castellanos *et al.*, 1992).

El modo en que los organismos modulares entran en interacción con su medio ambiente está determinado por su arquitectura (Harper, 1985), ya que disponen de poca o nula movilidad y de ninguna posibilidad de huida, salvo la que pueden conseguir creciendo de un lugar a otro o liberando unidades de dispersión especializadas o, en algunas plantas acuáticas, fragmentándose y dejándose llevar por la corriente. A su vez, el cuerpo de un organismo modular individual posee una estructura por edades; está compuesto por partes jóvenes con vigoroso desarrollo y funcionamiento activo, y por partes senescentes (Begon *et al.*, 1986).

El crecimiento de las colonias de *Spartina maritima* en nuestras latitudes va acompañado de cambios en la distribución de densidades y del desarrollo de patrones concéntricos, añadiéndose anillos de alta densidad e incrementando los auxoclones su diámetro, siendo el número de anillos proporcional a éste. Los clones pertenecientes al tipo I, de pequeño diámetro, presentaron una distribución homogénea de tallos aéreos. La transición de un clon tipo I a uno tipo II se produce cuando los tallos implantados envían rizomas hacia el espacio exterior disponible, mientras en el área inicial de colonización comienza a disminuir el número de tallos vivos. Queda así expuesta esta zona central a una posible recolonización proveniente del segundo anillo circular, que a su vez envía nuevos rizomas hacia fuera, incrementando el diámetro del auxoclón y originando una tercera zona de alta densidad (tipo III). Los resultados demuestran la relación lineal positiva existente entre el tamaño (diámetro) del auxoclón y el número de anillos circulares de alta densidad que componen su estructura (Castellanos *et al.*,

1992).

Esta proporcionalidad se dificulta en clones de avanzada edad por la influencia de diversos factores que limitan su crecimiento. La tasa de crecimiento, la creciente complejidad del sustrato, la aparición de una incipiente pero tupida red de drenaje y la competencia intraespecífica -por coalescencia de clones de *Spartina maritima*- e interespecífica -por implantación de nuevas especies aprovechando áreas degeneradas y anillos de baja densidad de tallos de *Spartina maritima*- se caracterizan como elementos importantes que afectan al desarrollo estructural de los auxoclones circulares de *Spartina maritima*. Su estructura redondeada original, al igual que ocurre en otras muchas especies, queda comprimida entonces dentro de unos límites clonales poligonales que en algunos casos (coalescencia con otros clones de la misma especie) son difíciles de establecer, o se presentan muy claros por la influencia directa de la matriz ambiental (acreción de sedimentos, red de drenaje activa) que permite aumentar la diversidad específica de la matriz biológica: la presencia de zonas de baja densidad de tallos de *Spartina maritima* y las zonas centrales degeneradas ("die-back") de sus auxoclones parecen favorecer la implantación por facilitación (Connell y Slatyer, 1977) de especies colonizadoras anuales (*Salicornia ramosissima*) o perennes (*Sarcocornia perennis*), y con ello la aparición de los procesos de competencia interespecífica.

Otras veces, la evolución fisiográfica establece unos límites de competencia netos o con interdigitaciones dinámicas suaves, claras y precisas. En los procesos de colonización por *Spartina maritima* en marismas mareales menos protegidas que las que surgen al amparo de ganchos arenosos, intervienen factores externos a los de la propia dinámica poblacional de la vegetación. Estos procesos se hacen entonces más lentos, debido a un continuado y considerable aporte energético (mareas, tormentas, etc.), manteniéndose los estadios juveniles de evolución. Tras el anclaje de esquejes de *Spartina maritima* sobre nuevas áreas emergentes de estas características (bordes de grandes esteros y caños), los clones se desarrollan y fusionan, ocupando monoespecíficamente todo el espacio disponible. Ven entonces limitadas las direcciones de crecimiento: el equilibrio en los aportes y retiradas de sedimentos y la ausencia de una red de drenaje interna en estas franjas mareales favorecen la presencia de bandas paralelas de vegetación, que globalmente se encadenan por un proceso de facilitación (Connell y Slatyer, 1977) y en las que las poblaciones de *Spartina maritima* constituyen amplios pastizales a lo largo de la línea de marea. El subsidio energético ralentiza en esta zona la sucesión, creando una etapa de dominancia competitiva (Grime, 1979).

Finalmente, en zonas antiguas de las Marismas del Odiel, se producen fenómenos acusados en la red de drenaje (oclusión, migración, abandono de meandros) que posibilitan la entrada de *Spartina maritima* como colonizador primario de ciertas estructuras de nueva formación originadas desde elementos de tipo senil durante los procesos de evolución

de marismas. Asociada a mecanismos de migración reciente de esteros, cubetas colmatadas de fangos blandos y cicatrices de antiguos esteros con zonas bajas encharcadas donde se acumulan limos finos, como elementos fisiográficos que quedan entre las estructuras de marisma ya consolidadas, se introduce, también monoespecíficamente, *Spartina maritima*. Esta especie va transformando y consolidando los sustratos que ocupa hasta que son colonizados por la vegetación de la marisma alta circundante, de manera que la estructura de esta vegetación se hace más densa y diversa dependiendo de la antigüedad del proceso.

Los límites o interfases no son estáticos, y las situaciones futuras más probables se podrían predecir, según Margalef (1974, 1991), a partir de los valores de una función análoga de la tensión superficial, que en el caso de fronteras asimétricas conduce a un acortamiento de las superficies de contacto, tendiéndose a rectas o a curvas sencillas que dan manchas redondeadas. Sin embargo, habrá que matizar el concepto de "tensión superficial", al deberse tener en cuenta numerosos hechos biológicos. El análogo a la tensión superficial tendrá un valor alto cuando normalmente a la frontera exista un gradiente fuerte de diversas propiedades, en relación con el cual se puede considerar intercambio de materia, energía e información (Margalef, 1980, 1991). Es por tanto previsible que el contacto entre dos sistemas adopte ciertas formas y pase por una serie de transformaciones conducentes a situaciones de equilibrio. Para Margalef (1974), las interfases asimétricas entre subsistemas que representan etapas en una misma sucesión, constituyen situaciones muy favorables para el estudio y la experimentación.

En cualquier caso, para cada uno de los procesos anteriormente descritos, los límites de *Spartina maritima* con especies adyacentes (*Sarcocornia perennis*, *Salicornia ramosissima*) son generalmente bruscos, asimétricos, correspondiendo a "limes convergens" en la terminología de van Leeuwen (1966).

5.2. Caracterización de los sedimentos colonizados por *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* en el estuario del Odiel.

5.2.1. La zona de estudio.

No son abundantes los enclaves dentro de las Marismas del Odiel donde pueda visualizarse de forma activa el fenómeno "facilitador y competitivo" entre *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* apuntado anteriormente.

Existen al sur del estuario importantes depósitos casi monoespecíficos de *Sarcocornia perennis perennis*, que ocupan niveles de marisma baja y marisma baja-media,

en los que en forma dispersa aparecen tallos de *Spartina maritima*. Igualmente, podemos encontrar grandes extensiones monoespecíficas de *Spartina maritima*, así como amplias zonas con clones aislados en vigoroso crecimiento, siempre dentro de procesos de colonización (sin otras especies participantes) de fangos desnudos intermareales en los que *Spartina maritima* establece el límite inferior de la marisma baja estabilizada en el estuario.

Sarcocornia perennis (*perennis perennis* o *perennis alpini*) puede aparecer también en marisma alta mezclada con otras especies, aunque en este tipo de enclaves, que suelen caracterizarse por ser lugares con cierta influencia mareal de ciclos cortos, no es muy elevada su abundancia. Asimismo, asociada a mecanismos de migración reciente de esteros, *Spartina maritima* llega a establecerse sobre nuevas estructuras (cubetas colmatadas de fangos blandos y cicatrices de antiguos esteros con zonas bajas encharcadas) originadas desde elementos seniles de marisma.

Rubio García (1985a) caracteriza estos dos tipos de suelos en las Marismas del Odiel, que según la clasificación americana del "Soil Survey Staff" (USDA, 1975) quedan incluidos en el orden Entisol.

El sustrato permanentemente saturado de agua sobre el que se asienta *Spartina maritima* es considerado como Typic Sulfaquent, subgrupo taxonómico caracterizado por su apreciable cantidad de sulfuro y suave contenido en carbonatos, y su continua acumulación en los primeros 20 cm de profundidad de restos vegetales parcialmente descompuestos (epipedón hístico) debido al marcado poder reductor del suelo. Su textura es franca o franco-limosa en profundidad y con la aparición del horizonte gleyco evoluciona a franco-arcillo-limosa.

Sarcocornia perennis perennis, se dispone sobre suelos Sulfic Hydraquent, con características sulfhídricas de los sedimentos que se acentúan con la profundidad. Con más bajo acúmulo de materia orgánica y epipedón hístico ocasional, su textura superficial franco-arenosa podría permitir un mejor drenaje durante los períodos de emersión, condicionando así a un suelo superficial en el que un menor tiempo de sumersión acumulada acentúa su no tan marcado carácter reductor. En profundidad, un horizonte gleyco franco-arcillo-limoso asemeja sus características a su equivalente en los Typic Sulfaquent ocupados por *Spartina maritima*.

Resulta notable observar cómo son siempre los enclaves monoespecíficos para cada una de estas dos especies aquéllos en los que tanto *Spartina maritima* como *Sarcocornia perennis* muestran su más importante desarrollo y altos valores de biomasa.

Sin embargo, en determinadas zonas del estuario (por ejemplo en la Laguna de Don Claudio) encontramos espacios donde ambas especies llegan a coexistir.

5.2.2. Metodología.

En nuestra hipótesis sobre la evolución de las comunidades de marismas en un ambiente de clima mediterráneo, establecemos una fase de competencia entre *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* allí donde coexisten en espacio y tiempo y comparten activamente uno de sus límites de distribución.

Algunas comparaciones entre los componentes abióticos de la matriz ambiental de los enclaves donde se desarrollan estas dos especies, bien sea en poblaciones monoespecíficas o no, pueden ayudarnos a establecer las características del nicho efectivo de cada una de ellas.

La distribución vertical de *Sarcocornia perennis perennis* y *Spartina maritima* en el estuario se determinó estableciendo las alturas máximas y mínimas del sustrato, en referencia al nivel del cero hidrográfico, colonizado por estas especies, sobre un total de 161 puntos de muestreo. El valor del cero hidrográfico y los parámetros medios caracterizadores de la marea se calcularon con la metodología ya descrita en el apartado 5.1.2 (Ranwell *et al.*, 1964), utilizándose para ello así como para los levantamientos topográficos un nivel Zeis Wolzhausen.

In situ se tomaron 72 muestras de suelo, realizándose medidas de potencial redox (mV) y de pH, con un equipo de campo marca Crison pH/mV p-506. Se distinguía entre muestras recogidas en los primeros 10 cm y entre 10 y 20 cm de profundidad.

Con un penetrógrafo Stiboka/Eijkelkamp se registraron 252 medidas de resistencia a la penetración (N/cm²), indicadoras de la compactación del sustrato sobre el que se asienta cada una de estas especies, cada 5 cm para los primeros 30 cm de profundidad.

En el laboratorio, para un total de 60 muestras de suelo de los primeros 20 cm (20 en invierno y 40 en verano), se analizó la conductividad eléctrica (mS/cm), mediante conductímetro Crison 522, en pasta saturada de agua 1:1 (Richards, 1973; Smith y Atkinson, 1975).

5.2.3. Resultados.

5.2.3.1. Niveles verticales de distribución de *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* en el estuario.

Sarcocornia perennis perennis se distribuye en los enclaves estudiados en el estuario del río Odiel entre 1.73 y 2.74 m de altura sobre el cero hidrográfico. Ello se

TABLA 5.1

Límites de distribución vertical, en referencia al cero hidrográfico, de *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en los enclaves estudiados en el estuario del río Odiel. (*)=puntos de muestreo permanentemente cubiertos por una somera lámina de agua; %=porcentaje de horas de inundación sobre el total de horas anual.

	Altura sobre el cero hidrográfico	Horas de inundación anual	%
Sp	2.74 - 1.73	720 - 4740	8.2 - 54.1
Sm	2.47 - 1.67	1567 - 5001	17.9 - 57.1
Sm (*)	2.68 - 2.28	874 - 2338	10.0 - 26.7

TABLA 5.2

ANOVA entre los límites de distribución de *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) encontrados en el estuario. Máx=límite superior; mín=límite inferior.

	n ₁	n ₂	F	p
Sp _{máx} - Sm _{máx}	40	44	28.975	6.821x10 ⁻⁷
Sp _{mín} - Sm _{mín}	40	37	69.944	5.350x10 ⁻¹²

corresponde a niveles entre marea alta media (2.91 m) y marea baja muerta media (1.31 m).

Spartina maritima se encuentra desde 1.67 a 2.47 m, entre los niveles de marea alta muerta media (2.42 m) y marea baja muerta media (1.31 m) aproximadamente, aunque también ocupa espacios más elevados pero que permanecen ligeros y continuamente inundados por su particular configuración geomorfológica (apartado 5.1).

Estos niveles de distribución establecen el intervalo anual de horas de sumersión a los que se ven sometidas ambas especies. Así, las localidades sobre las que se asienta *Sarcocornia perennis perennis* se inundan entre 720 y 4740 horas/año, lo que supone entre el 8.2% y el 54.1% sobre el total de horas anuales (8760 horas), mientras que *Spartina maritima*, con 1567 a 5000 horas de sumersión al año, permanece entre el 18.0% y el 57.0% del tiempo anual cubierta por agua (Tabla 5.1).

Los intervalos de los valores de cota máxima de distribución de *Sarcocornia perennis perennis* (2.74 a 2.09 m) y de *Spartina maritima* (2.47 a 1.73 m) en las Marismas del Odiel se localizan a niveles de altura sobre el cero hidrográfico significativamente diferentes. Un análisis de varianza entre los conjuntos de valores que constituyen los niveles superiores de distribución de estas dos especies en el estuario así lo confirma (Tabla 5.2). De igual manera, un ANOVA entre los límites inferiores de distribución de *Spartina maritima* (2.33 a 1.67 m) y *Sarcocornia perennis perennis* (2.54 a 1.73 m) establece diferencias significativas para el nivel umbral por debajo del cual cada una de estas dos especies no puede permanecer (Tabla 5.2).

5.2.3.2. Niveles de reducción en los sustratos ocupados por ambas especies.

Los valores de potencial redox (Eh) en los sustratos sobre los que se desarrollan ambas especies en el estuario pueden ser indicativos de las condiciones que el número de horas de inundación, asociado a las características microtopográficas, establece en el medio físico sobre el que se sustentan. Un número elevado de horas de inundación en un fango de reciente deposición implica unos valores Eh muy negativos.

Los enclaves donde vive *Sarcocornia perennis perennis* muestran un intervalo de potencial redox entre 175.0 mV y 42.0 mV para los diez primeros centímetros de profundidad, donde se encuentra la mayor parte de sus raíces, con un valor medio de 99.5 (SE=15.7) mV. Por debajo, entre 10 y 20 cm de profundidad, aparecen valores fuertemente negativos, que oscilan desde -156.0 mV hasta -285.0 mV, con un promedio de -186.4 (SE=13.4) mV (Tabla 5.3). Un análisis de varianza (Tabla 5.4) demostró diferencias significativas entre los valores de potencial redox de 0 a 10 cm y los registrados entre 10 y 20

TABLA 5.3

Caracterización de los sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* y *Spartina maritima* en el estuario del río Odiel. Cada n es media de cuatro valores (excepto en las medidas de compactación). *=valor medio para el perfil completo; entre paréntesis aparece el error estándar.

	0-10 cm				10-20cm			
	<i>Sarcocornia</i>		<i>Spartina</i>		<i>Sarcocornia</i>		<i>Spartina</i>	
<u>Potencial redox</u> (mV)	n		n		n		n	
Estuario	99.5 (±15.7)	9	-230.0 (±22.2)	14	-186.4 (±13.4)	9	-251.0 (±11.6)	14
			-240.8 * (±10.6)	28				
Enclaves monoespecíficos	57.7 (±6.7)	4	-275.0 (±7.3)	9	-210.0 (±26.0)	4	-279.9 (±7.5)	9
			-277.0 * (±5.1)	18				
<u>pH</u>								
Estuario	6.52 (±0.03)	9	6.93 (±0.08)	14	6.82 (±0.09)	9	6.99 (±0.07)	14
			6.96 * (±0.06)	28				
Enclaves monoespecíficos	6.53 (±0.03)	4	7.12 (±0.07)	9	7.03 (±0.12)	4	7.15 (±0.07)	9
			7.14 * (±0.05)	18				
	Invierno				Verano			
	<i>Sarcocornia</i>		<i>Spartina</i>		<i>Sarcocornia</i>		<i>Spartina</i>	
<u>Conductividad eléctrica</u> (mS)	n		n		n		n	
Estuario	8.9 (±1.4)	10	12.9 (±0.6)	10	28.4 (±0.9)	20	25.7 (±1.1)	20
	0-30 cm							
	<i>Sarcocornia</i>		<i>Spartina</i>					
<u>Compactación</u> (N/cm ²)	n		n					
Estuario	65.0 (±1.4)	120	55.6 (±1.1)	132				

TABLA 5.4

Comparación mediante ANOVA de los parámetros físicos registrados en sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en el estuario. Cada n es media de cuatro valores (excepto en las medidas de compactación). N.S. = no significativo.

	n ₁	n ₂	F	p
<u>Potencial redox</u>				
Sp(0-10)-(10-20) cm	9	9	190.998	2.593x10 ⁻¹⁰
Sm(0-10)-(10-20) cm	14	14	1.043	0.3166 (N.S.)
0-10 cm Sp - Sm	9	14	165.775	1.967x10 ⁻¹¹
10-20 cm Sp - Sm	9	14	12.979	1.673x10 ⁻³
<u>pH</u>				
Sp(0-10)-(10-20) cm	9	9	10.872	4.545x10 ⁻³
Sm(0-10)-(10-20) cm	14	14	0.327	0.5722 (N.S.)
0-10 cm Sp - Sm	9	14	13.610	1.363x10 ⁻³
10-20 cm Sp - Sm	9	14	2.392	0.1369 (N.S.)
<u>Conductividad</u>				
Sp Invierno-Verano	10	20	146.087	1.280x10 ⁻¹²
Sm Invierno-Verano	10	20	58.179	2.616x10 ⁻⁸
<u>Compactación</u>				
Sp - Sm	120	132	28.801	1.829x10 ⁻⁷

TABLA 5.5

Comparación mediante ANOVA de los parámetros físicos registrados en sustratos ocupados monoespecíficamente por *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en el estuario. Cada n es media de cuatro valores. N.S. = no significativo.

	n ₁	n ₂	F	p
<u>Potencial redox</u>				
Sp(0-10)-(10-20)cm	4	4	99.262	5.916x10 ⁻⁵
Sm(0-10)-(10-20)cm	9	9	0.155	0.6990 (N.S.)
0-10 cm Sp - Sm	4	9	772.885	1.528x10 ⁻¹¹
10-20 cm Sp - Sm	4	9	12.263	4.954x10 ⁻³
<u>pH</u>				
Sp(0-10)-(10-20)cm	4	4	14.184	9.331x10 ⁻³
Sm(0-10)-(10-20)cm	9	9	0.066	0.8003 (N.S.)
0-10 cm Sp - Sm	4	9	25.644	3.640x10 ⁻⁴
10-20 cm Sp - Sm	4	9	0.786	0.3944 (N.S.)

cm de profundidad en los enclaves ocupados por *Sarcocornia perennis perennis*. Asimismo, para enclaves con elevada biomasa de esta especie, en poblaciones monoespecíficas, se encontraron valores de media 57.7 (SE=6.7) mV y -210.0 (SE=26.0) mV, entre 0 y 10 cm de profundidad y entre 10 y 20 cm respectivamente, que de igual modo resultaron ser significativamente diferentes (Tablas 5.3 y 5.5).

Zonas en las que *Spartina maritima* se ha establecido en el estuario, que pueden ocupar niveles topográficos inferiores, muestran un intervalo de valores Eh siempre electronegativos, variando entre -125.0 mV y -305.0 mV para los primeros 20 cm. Así, si bien sus raíces y rizomas se localizan preferentemente por debajo de los primeros 10 cm, donde el potencial redox oscila entre -182.0 mV y -305.0 mV, con un valor medio de -251.0 (SE=11.6) mV, los sustratos que ocupa se caracterizan por presentar indistintamente potenciales fuertemente negativos, -240.8 (SE=10.6) mV de media durante todo su perfil de profundidad, no encontrándose diferencias significativas entre los valores registrados hasta 10 cm y los que se dan entre 10 y 20 cm en las localidades con *Spartina maritima* que fueron analizadas (Tabla 5.4). Igualmente, en localidades en las que esta especie aparece como único colonizador, con clones saludables en franca expansión y sin presencia de *Sarcocornia perennis perennis*, los valores medidos de Eh en los primeros 10 cm no resultaron ser significativamente distintos a los encontrados entre 10 y 20 cm de profundidad, estimándose un valor medio para todo el perfil de -277.0 (SE=5.1) mV (Tablas 5.3 y 5.5).

Al establecerse comparaciones entre los valores de Eh detectados en el estuario en sustratos ocupados monoespecíficamente por cada una de estas dos halófilas pioneras, los niveles de reducción entre 0 y 10 cm de profundidad fueron significativamente diferentes, ocurriendo esto mismo para los potenciales registrados entre 10 y 20 cm. Idéntico resultado se obtuvo cuando se consideraron todos los enclaves (monoespecíficos o no) analizados para cada una de las especies (Tablas 5.4 y 5.5).

5.2.3.3. Valores de pH en los sedimentos colonizados.

Mediciones de pH realizadas en sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis* y *Spartina maritima* en el estuario, dieron como resultado registros que se localizaron siempre dentro de un rango de pH entre ligeramente ácido y débilmente alcalino, oscilando los valores medios suavemente entre pH 6.0 y 7.0.

En general, los sedimentos estuarinos donde se asienta *Sarcocornia perennis perennis* muestran valores de pH levemente inferiores a aquéllos en los que se desarrolla *Spartina maritima* en los primeros 10 cm de profundidad, con pH medios de 6.52 (SE=0.03)

y 6.93 (SE=0.08) respectivamente (Tabla 5.3). Un análisis de varianza para estos dos grupos de registros así lo confirma (Tabla 5.4). No existen, sin embargo, estas diferencias para los valores detectados en el intervalo de 10 a 20 cm, con pH medio de 6.82 (SE=0.09) en sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* y de 6.99 (SE=0.07) en los de *Spartina maritima* (Tablas 5.3 y 5.4).

De la comparación de los pH encontrados en las muestras de suelo de poblaciones monoespecíficas para cada una de estas especies, se dedujeron similares resultados estadísticos. Existieron diferencias significativas en los pH registrados de 0 a 10 cm de profundidad, con valores de 6.53 (SE=0.03) para los sedimentos sobre los que crece *Sarcocornia perennis perennis* y de 7.12 (SE=0.07) para *Spartina maritima* siendo, sin embargo, similares los pH entre 10 y 20 cm, con valores de 7.03 (SE=0.12) y 7.15 (SE=0.07) respectivamente (Tablas 5.3 y 5.5).

En fangos en los que se localiza *Spartina maritima*, bien en poblaciones monoespecíficas o en competencia con *Sarcocornia perennis perennis*, no existen diferencias significativas para los valores de pH que se registran a lo largo de todo el perfil de profundidad estudiado (de 0 a 20 cm), pero sí se dan estas diferencias por encima y por debajo de los 10 cm en enclaves, monoespecíficos o no, de *Sarcocornia perennis perennis* (Tablas 5.4 y 5.5).

5.2.3.4. Conductividad eléctrica en los sedimentos colonizados.

La salinidad a la que se encuentran sometidas estas poblaciones vegetales es, en general, muy elevada, dado el marcado carácter mareal de las localidades sobre las que se establecen. Sin embargo, es *Sarcocornia perennis perennis* la que debe soportar un intervalo anual de conductividad eléctrica con mayores diferencias significativas entre los registros mínimos medios invernales, 8.9 (SE=1.4) mS/cm y los máximos medios estivales, 28.4 (SE=0.9) mS/cm (Tablas 5.3 y 5.4). En los sedimentos ocupados por *Spartina maritima* este mismo rango sitúa sus valores extremos medios entre 12.9 (SE=0.6) mS/cm durante el invierno y 25.7 (SE=1.1) mS/cm para el estío (Tabla 5.3); de igual modo, estos intervalos estacionales son significativamente diferentes (Tabla 5.4).

5.2.3.5. Medidas de compactación en los sedimentos colonizados.

Medidas de compactación (N/cm²) realizadas con penetrógrafo dieron resultados diferentes (Tabla 5.4), en los sondeos llevados a cabo en perfiles de hasta 30 cm de

profundidad sobre sustratos ocupados por cada una de estas dos especies. Para sedimentos con *Spartina maritima* la compactación media encontrada fue de 55.6 (SE=1.1) N/cm², y de 65.0 (SE=1.4) N/cm² para *Sarcocornia perennis perennis* (Tabla 5.3).

Los valores medios más elevados se registraron en los niveles sobre los que se desarrolla el mayor volumen de rizosfera de estas especies pioneras; en el caso de *Spartina maritima* 56.7 (SE=3.1) N/cm² a 10 cm de profundidad; para *Sarcocornia perennis perennis*, 64.4 (SE=4.1) N/cm² a 5 cm bajo la superficie.

5.2.4. Discusión.

De la comparación de los rangos entre los que se encuentran ambas especies podemos deducir que *Spartina maritima* puede vivir sobre sedimentos a niveles de altura sobre el cero hidrográfico más bajos (entre 1.67 y 2.47 m en el estuario del Odiel) que *Sarcocornia perennis perennis* (desde 1.73 a 2.74 m) en el gradiente topográfico de marisma, con diferencias significativas en el número de horas anuales de inundación que soporta cada una (entre un 18.0 y un 57.0% del tiempo anual para la primera y entre el 8.2 y el 54.1% del total de horas al año para la segunda). Esto conlleva el que a nivel de rizosfera los valores soportados de potencial redox sean fuertemente negativos para la gramínea, nunca superiores a -100 mV y, en contraste, siempre positivos, nunca inferiores a los 40 mV, en los primeros centímetros del sustrato allí donde se establece *Sarcocornia perennis perennis*. En el primer caso, los sedimentos blandos aunque establemente retenidos se mueven entre valores redox (desde -125 a -305 mV) que caracterizan al medio como fuertemente reductor, con anaerobiosis estricta y encharcamiento permanente, presentándose siempre oscuros por abundancia de materia orgánica, y con un marcado olor sáprico que le confieren los procesos de reducción de sulfatos a sulfuros. En el segundo caso, el medio, más compacto, es semiaerobio (con valores entre 40 y 175 mV para los 10 primeros cm del suelo), produciéndose condiciones de hidromorfía temporal que provocan anaerobiosis facultativa, dado el mayor número de horas que este sustrato llega a permanecer descubierto durante la bajamar.

Los fuertes procesos de reducción de sulfatos a sulfuros pueden propiciar formaciones puntuales de ácido sulfúrico, pero la elevada reserva alcalina de iones Na⁺ y Ca⁺⁺ junto con la inundación periódica semidiurna de estos sustratos mareales tienden a homogeneizar y neutralizar los valores de pH en el medio, que oscilan suavemente entre pH 6.0 y 7.0.

No ocurre lo mismo con la conductividad. La mayor frecuencia de inundación mareal a la que se ven sometidas las zonas más bajas permiten menores oscilaciones de los

fuertes valores de salinidad en los sedimentos ocupados por *Spartina maritima* (en un rango invierno-verano entre 13 y 26 mS/cm), mientras que en puntos más elevados, con mayor frecuencia de emersión, donde se establece *Sarcocornia perennis perennis*, las lluvias invernales amortiguan los altos valores de conductividad eléctrica que, por intensa evaporación estival del agua superficial y consecuente precipitación de sales, se registran durante el verano (con oscilaciones invierno-verano entre 9 y 28 mS/cm). Sin embargo, la salinidad a que se encuentran sometidas estas poblaciones vegetales es, en general, muy elevada, dado el carácter mareal de las localidades sobre las que se establecen, coincidiendo en un amplio margen del espectro de altas salinidades del suelo que ambas especies son capaces de tolerar.

Los valores de compactación encontrados en los sustratos ocupados por *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* (55.6 y 65.0 N/cm² como valores medios, respectivamente) difieren significativamente en relación quizás con la variación en el número de horas de inundación al que están sometidos, en concordancia con el rango topográfico en el que se distribuyen. En cualquier caso, los registros más elevados se obtuvieron en los niveles en los que ambas especies desarrollan mayoritariamente su sistema rizomatoso y radicular (56.7 N/cm² a 10 cm de profundidad para *Spartina maritima* y 64.4 N/cm² a 5 cm bajo la superficie para *Sarcocornia perennis perennis*), de acuerdo con el modo de ocupación del sustrato colonizado y la disposición en él de sus rizosferas (apartado 5.3.4.6).

En general, una gran cantidad de los patrones de distribución de las especies de marismas parece estar relacionada con interacciones competitivas, pero estas interacciones están influidas por factores ambientales y los límites absolutos de distribución de una especie son determinados por tolerancias fisiológicas (Adam, 1990).

En nuestro caso particular queda puesta de manifiesto la relevancia de las características microtopográficas en este tipo de ecosistema estuarino.

En los procesos iniciales de ocupación por especies vegetales de fangos desnudos mareales en las Marismas del Odiel y en todas aquéllas del Golfo de Cádiz donde *Spartina maritima* aparece como colonizador primario, hemos constatado cómo el nivel de altura de los sedimentos necesario para la implantación y supervivencia de esta gramínea parece ser más bajo que el que precisan otras especies para su establecimiento. Unas condiciones más restrictivas posibilitan la existencia de comunidades de marisma baja con poblaciones muy puras de *Spartina maritima*.

Otras veces, cuando en los depósitos desnudos el umbral que permite las condiciones suficientes para el establecimiento de halófilas de marisma es, en altura sobre el cero hidrográfico, más elevado, la probabilidad de implantación de *Spartina maritima* es menor que la de otras especies. Millares de semillas de *Sarcocornia perennis*, *Salicornia* spp. e incluso, en algunas ocasiones, de *Spartina densiflora*, arrastradas por las mareas, compiten con

una ventaja numérica desproporcionada que les permite una rápida y extensa distribución, frente a los fragmentos de vegetación de *Spartina maritima*, y ocupan, con anticipación sobre esta última, aquellos espacios desnudos en los que encuentran las condiciones óptimas para establecerse. La probabilidad de implantación de *Spartina maritima* en estas planicies desnudas mareales más elevadas, donde pueden entrar otras especies, disminuye, dada la limitación de los propágulos en su velocidad y eficacia para la dispersión. Sólo esperarán la posible llegada de esta gramínea halófila pionera aquellos espacios mareales desnudos en los que los prolongados períodos de inundación impongan restricciones fisiológicas importantes para las demás especies.

5.3. *Sarcocornia perennis perennis* vs. *Spartina maritima*.

5.3.1. Competencia: organización e información.

Las etapas iniciales, poco organizadas, reciben el impacto sin atenuar del ambiente físico (Margalef, 1974). A su vez, la reacción sobre el medio de las primeras especies constituye el principal mecanismo de cambio ambiental que conduce a la entrada de nuevas especies (Kershaw, 1973). El sistema responde así a medida que recibe información y la almacena, disminuyendo el impacto de las variaciones ambientales. Se van modificando las características estructurales y funcionales del ecosistema, lo que se traduce en un cambio en la diversidad. No sólo se crean nuevas estructuras, sino que se establece un código dirigido a encauzar el azar, a limitar la incertidumbre, al restringir en gran medida el abanico de posibilidades a priori. Se canaliza así la energía en un característico flujo disimétrico: se consume energía creándose información (forma, estructura de la materia) de manera que lo que se mide como entropía desde un punto de vista, desde el punto de vista opuesto se ve como memoria, información y organización (Margalef, 1980, 1991). Todos los cambios que sufrió un sistema requirieron energía, y las trazas de esta energía es lo que reconocemos como organización, que condiciona las futuras actividades y hasta la estrategia de la evolución venidera (Margalef, 1983).

Hablamos de información o de forma para referirnos a la manera cómo la energía y la materia se combinan y extienden en el espacio (Margalef, 1980). La información presente en la organización de los seres vivos y en estructuras relacionadas con ellos se cierra gradualmente sobre sí misma y crea nuevos niveles. Un sentido de la información es, por tanto,

el de estructura (disposición no aleatoria de los elementos), que para Piaget viene dada por un sistema de transformaciones que iteran recíprocamente (Ortigueira, 1984).

Los cables a través de los cuales circula la información en la naturaleza son múltiples: aire, agua, suelo, sedimentos, gradientes,... (Patten y Odum, 1981). El ecosistema ha adquirido control al poner en uso la información recibida, y tiende entonces a persistir, e irá aumentando su estabilidad con el aumento de la complejidad en la vegetación (McNaughton, 1977, 1978). El ecosistema perdura, aunque las poblaciones individuales son sustituidas (van Dobben y Lowe-McConnell, 1980). La estabilidad, la persistencia de sistemas limitados, se comprenden porque forman parte de sistemas amplios, es decir, es consecuencia de una organización jerarquizada. Para Margalef (1980, 1991), los límites entre sistemas pueden ser los lugares más apropiados y preferidos para acumular información. En ellos, un conjunto de relaciones (y en particular "feed-backs") comienzan a suceder, aumentando al aumentar la organización. En algunos casos, este flujo de energía es rápido, al poner en uso el sistema la información (estructura) ya adquirida, y una activa competencia en los límites puede ser reflejo de ello. La zonación de marismas, como gradiente de límites entre distintas especies, es, para diversos autores (Ranwell, 1972; Chapman, 1974; Weiss *et al.*, 1979), consecuencia en gran medida de la competencia entre esas especies.

Por competencia puede entenderse el efecto negativo que un organismo tiene sobre otro, consumiendo o controlando el acceso a un recurso que se presenta con disponibilidad limitada (Keddy, 1989). Por recurso, según Tilman (1982), debe considerarse cualquier sustancia o factor que es consumido por un organismo y que puede conducir a incrementar su tasa de crecimiento si aumenta su disponibilidad en el medio.

De una manera general, se dice que dos especies compiten cuando utilizan un mismo recurso, de forma que cualquier ventaja adicional y persistente que consiga una de las especies en la utilización del recurso (una mayor eficiencia, mayor capacidad para ocupar espacio, poder ofensivo, etc.) decide, al cabo de un tiempo, la eliminación de la otra especie, que se encuentra en inferioridad (Margalef, 1974, 1991). Dos especies pueden, por tanto, utilizar los mismos recursos, pero si su capacidad para hacerlo se halla influida por las condiciones ambientales (tal como suele suceder), y si responden de forma diferente a estas condiciones, entonces cada una de ellas puede ser competitivamente superior en distintos ambientes (Begon *et al.*, 1986), sin que llegue a eliminarse ninguna de las dos (Margalef, 1974). A veces no resulta fácil distinguir entre condiciones y recursos (Begon *et al.*, 1986).

Southwood (1977) introduce la forma de variar los recursos en el espacio para un instante concreto, pudiendo ser el recurso espacio bien continuo, bien a manchas ("patchy"). Según la clasificación de Price (1984), los recursos pueden ordenarse mediante la forma en que varían en el tiempo. En su clasificación, el espacio es un recurso renovado constantemente en

el caso de plantas u organismos intermareales.

En el estudio de la competencia debe ser considerado en forma prioritaria el propio mecanismo de interacción. Así, se puede hablar de "interferencia competitiva" cuando un individuo afecta directamente a otro, y de "explotación competitiva" cuando los efectos son indirectos, establecidos a través de la reducción de los recursos.

La forma mejor estudiada de competencia interespecífica es aquella que se establece entre pares de especies (Silander y Antonovics, 1982; Connell, 1983; Schoener, 1983; Mitchley y Grubb, 1986; Wilson y Keddy, 1986). El nivel de dominancia (asimetría) de la relación puede variar entre pares de especies. Dos especies que explotan un recurso común difieren normalmente en la capacidad de renovación de sus poblaciones (Margalef, 1980). Grime (1979) describe la dominancia competitiva como un proceso donde una especie determinada alcanza dominancia numérica y suprime a otras. Una interesante tendencia actual para el estudio de la competencia emana de la investigación de determinados rasgos que confieren dominancia competitiva (Gaudet y Keddy, 1988). En el estudio citado, la biomasa constituye un importante rasgo en la competencia. Igualmente, ha sido puesta de manifiesto la importancia del estado fisiológico de los organismos solos o en presencia de competidores (Weldon y Slauson, 1986). Pero para Margalef (1980), el factor más sutil y escurridizo se refiere a la desigual partición de la nueva información entre las dos especies que compiten, de forma que la manera más amplia de plantear el problema de la competencia es considerando las especies como elementos de sistemas cibernéticos (Margalef, 1974). Ello le lleva a discutir este tema con referencia a tres componentes. El modelo triangular de competencia resulta de la composición, en paralelo, de dos sistemas binarios simples que tienen un elemento en común. Dos circuitos recurrentes negativos o estabilizadores se combinan en paralelo, dando origen a un circuito positivo o desestabilizador entre los elementos que ocupan una posición homóloga, con tendencia a la eliminación de uno de ellos. Es en este punto donde aparecen grandes dificultades para continuar el análisis: el llamado problema de los tres cuerpos se considera casi inexpugnable por los físicos. En la teoría de los juegos, el juego entre tres personas, de suma cero, es cualitativamente distinto del juego entre dos personas (von Neumann y Morgenstern, 1953; Rapoport, 1970). Es por ello por lo que la manera habitual de abordar el problema ha sido más directa y sencilla: el recurso explotado en común se da como constante o, sencillamente, se olvida, y no se considera más que el límite superior impuesto a las respectivas poblaciones por la capacidad del ambiente (Margalef, 1980, 1991). Definitivamente, el planteamiento resulta realmente difícil de formular, habida cuenta de las complejas redes de interacción existentes, siendo el subsistema de tres elementos, como indica Margalef (1980, 1991), una pieza fundamental en la composición de los sistemas reticulados más complicados, puesto que no existen cadenas tróficas lineares ni resulta satisfactorio descomponer el sistema

en subsistemas binarios.

Son dos los grados en las posibles diferencias de información al combinar dos sistemas binarios para formar uno ternario: de una parte, depredador y presa difieren mucho en la forma de acumular y usar la información; de otra parte, se sitúan las diferencias entre las especies que compiten, que aproximadamente están al mismo nivel, y usan la información en un cambio recíproco que se puede considerar más convencional (Margalef, 1980, 1981, 1991). Es este segundo modo de flujo informático en el que centraremos nuestro interés, al poder desempeñar un papel principal, muy importante, en la configuración de las comunidades (Begon *et al.*, 1986).

Los conceptos de similitud limitante y de empaquetamiento de los nichos (MacArthur y Levins, 1967; May, 1973, 1981) aparecen como variantes del principio de exclusión competitiva que, plasmado en los clásicos experimentos de Gause con levaduras (1932) y con *Paramecium* (1934), es definido por Hardin (1960), al extenderse éste sobre la idea de coexistencia de especies ya apuntada por Darwin en 1859. Estos conceptos proponen un límite a la similitud entre las especies que compiten, determinando con exactitud qué especies coexisten y cuáles son excluidas de la comunidad. Durante las primeras etapas de la organización de un ecosistema, los competidores vienen y van, también porque el entorno físico y las condiciones de competencia se están modificando de manera continua; más tarde, el ecosistema es ya lo suficientemente complicado y rico en especies como para permitir una gran diversidad de formas de vida, con recursos principales y suplementarios, que encuentran la manera de coexistir (Margalef, 1991). El grado en que la competencia interespecífica influye en la organización de las comunidades como fuerza activa que las configura, y las circunstancias en que esto ocurre, son las cuestiones que se plantean (Begon *et al.*, 1986).

Todo lo expuesto hasta el momento nos hace suponer que en el proceso de acreción de sedimentos en la marisma, un incremento en la tasa de deposición y, por ello, un aumento del nivel topográfico, podría "facilitar" la entrada y permitir la persistencia de propágulos de *Sarcocornia perennis perennis* en la parte culminante de los rodales sobreelevados de marisma baja de *Spartina maritima*, iniciándose en ellos mecanismos de competencia entre ambas colonizadoras, que se resumirían finalmente en un reemplazamiento de la gramínea por la quenopodiácea.

Esta secuencia de sustitución de especies ocurre en zonas recientes con una notable tasa de deposición de sedimentos y relevante afección por los ciclos mareales. En las Marismas del Odiel, en ganchos arenosos recientes del sur de Saltés cercanos a la bocana del estuario, existen extensas deposiciones de *Sarcocornia perennis perennis* con una cobertura del 100% para todo el espacio disponible, en las que aún es posible visualizar un patrón muy claro de rodales que, por coalescencia, conforman una estructura espacial continua. En ella, de forma

dispersa, aparecen tallos aéreos de *Spartina maritima*, restos de unas posibles poblaciones que fueron extensas antes de la competencia con *Sarcocornia perennis perennis*.

Nuestro modelo, hasta el momento, es especulativo, al no haberse presentado todavía evidencias de que el mismo opere y sea medible. Comprobar esto es lo que se pretende a continuación.

5.3.2. La zona de estudio.

Tanto *Spartina maritima* como *Sarcocornia perennis perennis* presentan un amplio rango de distribución, de manera que en las localidades en las que coexisten puede aparecer un alto grado de solapamiento, lo que no deja de ser frecuente para la mayoría de las especies de marisma (Vogl, 1966; Zedler, 1982). En el Odiel es al sur del estuario, sometido a continuados procesos litorales coincidentes con los estadios juveniles de marisma, con creación de ésta y, consecuentemente, con predominio de marisma baja en distinto grado evolutivo, donde ambas especies coexisten y compiten activamente. La estructura geomorfológica que ha generado en estas marismas el último gran "spit" de Saltés, y la aceleración de los procesos naturales producida por la actuación humana (apartado 5.7.3.1), han permitido reunir en un corto período de tiempo las condiciones adecuadas para la coexistencia espacio-temporal de los dos taxones en estudio.

En la laguna de Don Claudio (apartado 2.2), donde todos los clones de *Spartina maritima* presentan en su zona más sobreelevada, coincidente con el centro del rodal, manchas circulares o elipsoidales de *Sarcocornia perennis perennis* en clara expansión, el análisis de algunos de los componentes abióticos de la matriz ambiental y de ciertos rasgos característicos de la matriz biológica pueden, en las situaciones donde coexisten ambas especies, ayudarnos a comprender el sentido en el flujo de información del circuito positivo (desestabilizador) establecido entre estos elementos (*Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis*), donde la tendencia es a la eliminación de uno de ellos, dado que ocupan una posición homóloga en el mismo espacio y tiempo.

5.3.3. Metodología.

Las pautas de colonización de la Laguna de Don Claudio por ambas especies en relación con la dinámica geomorfológica de la bocana del estuario, anteriormente descritas (apartado 5.1.3.1), y establecidas por métodos diacrónicos (fotointerpretación), nos encauzan

a la reflexión de la evolución posterior de estas poblaciones aquí asentadas. Un análisis indirecto o sincrónico puede suministrarnos la imagen temporal adecuada de este proceso. Para ello se delimitó un transecto longitudinal de 400x20 m que intentaba absorber un aparente gradiente de juventud-madurez en rodales de *Spartina maritima*, sobre los que en la zona culminante ya se habían instalado clones circulares de *Sarcocornia perennis perennis*, con un posible extremo de máxima senilidad en el fondo cerrado de la laguna, al norte, y otro más joven cercano a las bocanas del "lagoon", al sur. Aquí se determinó la posición topográfica de los niveles de distribución vertical, máximos y mínimos, sobre el cero hidrográfico alcanzada por los rodales, y en ellos por cada especie, sobre un total de 116 puntos. El cero hidrográfico y los parámetros medios caracterizadores de la marea se estimaron con la metodología descrita en el apartado 5.1.2 (Ranwell *et al.*, 1964). Para todos los levantamientos topográficos se utilizó un nivel marca Zeis Wolzhausen.

Donde la circularidad de los rodales (ausencia de coalescencia con clones próximos) lo permitió, se caracterizaron detalladamente las manchas de vegetación. Esto se realizó sobre un subtransecto de 230x20 m, con origen en el extremo sur del anteriormente descrito, que incluía doce rodales circulares de vegetación alineados y no coalescentes. Se intentó establecer la disposición espacial de estos rodales, sin distinción de especies, en el transecto seleccionado, siguiendo una triple aproximación: longitudinal, analizando la posición que ocupaban; vertical, registrando las variaciones en altura relativa de cada rodal; dimensional, cuantificando el tamaño de cada mancha de vegetación (radio, perímetro y superficie). Este análisis pretendía determinar la existencia o no de un sentido en el avance de la colonización primaria de estos fangos por la vegetación.

Una vez examinada la disposición espacial en el transecto del conjunto de rodales de vegetación, se trataría de poner de manifiesto la relación entre las coberturas relativas de las dos especies que mayoritariamente los conformaban. Se tomaron medidas de radio y perímetro, y se estimó la superficie de los rodales circulares de *Sarcocornia perennis perennis* y de las coronas circulares de *Spartina maritima* que los rodeaban, y se consideraron sus límites verticales de distribución (máximos y mínimos), pretendiéndose con ello cuantificar el patrón de colonización y crecimiento de cada una de estas especies en espacios desnudos mareales protegidos, de gran importancia en el avance de la vegetación en este tipo de marisma estuarina.

Para caracterizar los sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* y por *Spartina maritima* se tomaron *in situ* 20 muestras de suelo en perfiles de 20 cm de profundidad, analizándose su potencial redox (mV) y su pH. Se distinguía entre los primeros 10 cm y el resto del perfil. Se utilizó un equipo de campo marca Crison pH/mV p-506. Con un penetrógrafo Stiboka/Eijkelkamp se registraron medidas de resistencia a la penetración

(N/cm²), cada 5 cm en perfiles de 30 cm de profundidad, sobre los sustratos en los que se situaba cada especie.

Con varillas de metacrilato en el borde creciente de rodales de *Spartina maritima* y en las áreas desnudas adyacentes se cuantificó la interferencia que esta especie ejerce en los procesos de sedimentación (apartado 4).

Se midió la potencia máxima de los doseles de *Sarcocornia perennis perennis* en el transecto. En cada caso se tomaron además medidas de extinción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), externas (de control) y bajo el dosel, mediante un sensor quantum (Li-Cor 190).

En algunos rodales de vegetación se delimitaron transectos con parcelas contiguas de 15x25 cm que atravesaban los clones en sentido diametral, para determinar la densidad de tallos aéreos de *Spartina maritima* y la cobertura de *Sarcocornia perennis perennis*. Posteriormente, las parcelas se cortaban y empaquetaban en bolsas de plástico individualmente, procediéndose en las 24 horas siguientes al lavado del material vegetal recolectado con agua a presión para eliminar limos y algas. En estufa de aire forzado a 80°C se secaban las muestras hasta peso constante, que se registraba.

De uno de los rodales de vegetación, en la zona culminante (ocupada por *Sarcocornia perennis perennis*), se obtuvo un perfil en profundidad, utilizando un tubo de PVC de 10.5x30 cm. En el laboratorio se dividió en seis muestras cilíndricas de 5 cm de altura, que se lavaron utilizando una batería de cedazos. En cada muestra se separaron los rizomas de *Spartina maritima* de las raíces de *Sarcocornia perennis perennis* y se secaron en estufa de aire forzado a 80°C hasta peso constante, que se anotó.

5.3.4. Resultados.

5.3.4.1. Disposición espacio-temporal de rodales de vegetación donde coexisten ambas especies.

Al analizar los parámetros que caracterizaban a las manchas circulares de vegetación en el transecto seleccionado, se encontró una correlación positiva entre radio, perímetro y superficie de estos rodales de vegetación, respectivamente, con la distancia a la que estaban situados desde el extremo del transecto más próximo a las bocanas (Tabla 5.6), con aumento de estos parámetros, que se ajustaron logarítmicamente (Tabla 5.7) desde este punto hacia el fondo cerrado de la laguna.

TABLA 5.6

Correlación de los distintos parámetros físicos seleccionados en los rodales de vegetación de *Spartina maritima* (Sm) (y *Sarcocornia perennis perennis* en la zona culminante de éstos) en un transecto de la Laguna de Don Claudio. D=distancia desde el origen del transecto a cada rodal; Nmáx=nivel topográfico máximo del rodal; Nmín=nivel topográfico mínimo de vegetación en el rodal; P=perímetro del rodal; S=superficie del rodal; RSm=radio de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal; SSm=superficie de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal; PSm=perímetro de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal.

<u>Parámetros</u>	n	r	p<
D - R	12	0.7003	0.02
D - P (P=PSm)	12	0.7009	0.02
D - S	12	0.6593	0.02
D - Nmáx	12	0.8429	0.001
D - Nmín	12	0.9069	0.001
R - Nmáx	12	0.8490	0.001
P - Nmáx	12	0.8493	0.001
S - Nmáx	12	0.8106	0.005
R - Nmín	12	0.7625	0.005
P - Nmín	12	0.7628	0.005
S - Nmín	12	0.7397	0.01
D - RSm	12	0.8270	0.001
D - SSm	12	0.8522	0.001
S - SSm	12	0.8542	0.001
D - (Nmáx-Nmín)	12	-0.7260	0.005

TABLA 5.7

Ecuaciones de regresión entre parámetros físicos correlacionados de los rodales de vegetación de *Spartina maritima* (Sm) (y *Sarcocornia perennis perennis* en la zona culminante de éstos) en un transecto de la Laguna de Don Claudio. D=distancia desde el origen del transecto a cada rodal; R=radio del rodal; P=perímetro del rodal; S=superficie del rodal; Nmáx=nivel topográfico máximo del rodal; Nmín=nivel topográfico mínimo de vegetación en el rodal; RSm=radio de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal; PSm=perímetro externo de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal; SSm=superficie de la corona circular de *Spartina maritima* en el rodal. Como origen del transecto se consideró el extremo de éste más próximo a la bocana de la laguna, siendo el extremo opuesto el situado en el fondo en saco de ésta.

x	y	regresión	r ²	n	p<
D	R	$y=1/(0.435-0.0291nx)$	0.5878	12	0.005
D	P=PSm	$y=1/(0.069-0.0051nx)$	0.5881	12	0.005
D	S	$y=1/(0.059-0.0061nx)$	0.6264	12	0.005
D	Nmáx	$y=2.236+0.001x$	0.7105	12	0.001
D	Nmín	$y=1.627+0.003x$	0.8224	12	0.001
R	Nmáx	$y=1.822+0.4751nx$	0.7607	12	0.001
P	Nmáx	$y=0.950+0.4751nx$	0.7849	12	0.001
S	Nmáx	$y=1.551+0.2371nx$	0.7512	12	0.001
R	Nmín	$y=1/(0.790-0.2281nx)$	0.6262	12	0.005
P	Nmín	$y=1/(1.209-0.2281nx)$	0.6264	12	0.005
S	Nmín	$y=1/(0.920-0.1141nx)$	0.6258	12	0.005
D	RSm	$y=1/(1.962-0.2821nx)$	0.8113	12	0.001
D	SSm	$y=1/(0.144-0.0221nx)$	0.9515	12	0.001
S	SSm	$y=-1.446+0.793x$	0.7297	12	0.001
D	Nmáx-Nmín	$y=0.648e^{-0.003x}$	0.5631	12	0.005

Al establecer posteriormente el nivel de elevación de los rodales, es decir, sus alturas máximas y mínimas con respecto al cero hidrográfico, se observó un continuado incremento de ambas medidas en este mismo sentido del transecto (Tabla 5.6), existiendo regresiones lineales significativas de estos niveles extremos, máximos y mínimos, con la distancia (Tabla 5.7).

Igualmente, se observó una correlación positiva entre el tamaño del rodal (radio, perímetro y superficie) y el nivel topográfico ocupado (Tabla 5.6). Con el aumento de tamaño se registraba un incremento en altura sobre el cero hidrográfico de los niveles extremos, máximos y mínimos, siendo la variación en altura del sustrato función logarítmica de la dimensión (radio, perímetro y superficie) de la mancha de vegetación (Tabla 5.7).

Por todo ello, en sentido norte-sur, se puede constatar un gradiente de decremento del tamaño y la altura sobre el cero hidrográfico de estos rodales, equivalente a una imagen temporal, desde el extremo septentrional, lindando con las manchas de vegetación en coalescencia, más antiguas, grandes y elevadas, que ven limitado su crecimiento por la red de drenaje, hasta la zona final próxima a las bocanas, con rodales dispersos, de establecimiento más reciente, mediano tamaño y a niveles inferiores expuestos a un mayor número de horas de inundación.

5.3.4.2. Evolución morfológica de los rodales de vegetación.

La estructura del rodal no varía, con el tiempo, sólo en tamaño o posición relativa sobre el cero hidrográfico; también lo hace en cuanto a su forma. Desde los rodales más jóvenes a los más antiguos, la diferencia entre los niveles topográficos máximos y mínimos alcanzados por la vegetación va disminuyendo exponencialmente (Tablas 5.6 y 5.7), pasando desde su formación como pequeño montículo que sobresale de la planicie mareal hasta elevadas mesetas con límites abruptos, que vienen determinados por la erosión producida sobre las zonas sin vegetación deprimidas topográficamente (inicio de la red de drenaje), hoy convertidas en esteros con orillas pendientes muy pronunciadas y sometidas durante el drenaje de bajamar a procesos de socavamiento ("undercutting") de sus paredes, que provocan caídas de bloques ("slumping") de la cubierta vegetal (Figura 5.2).

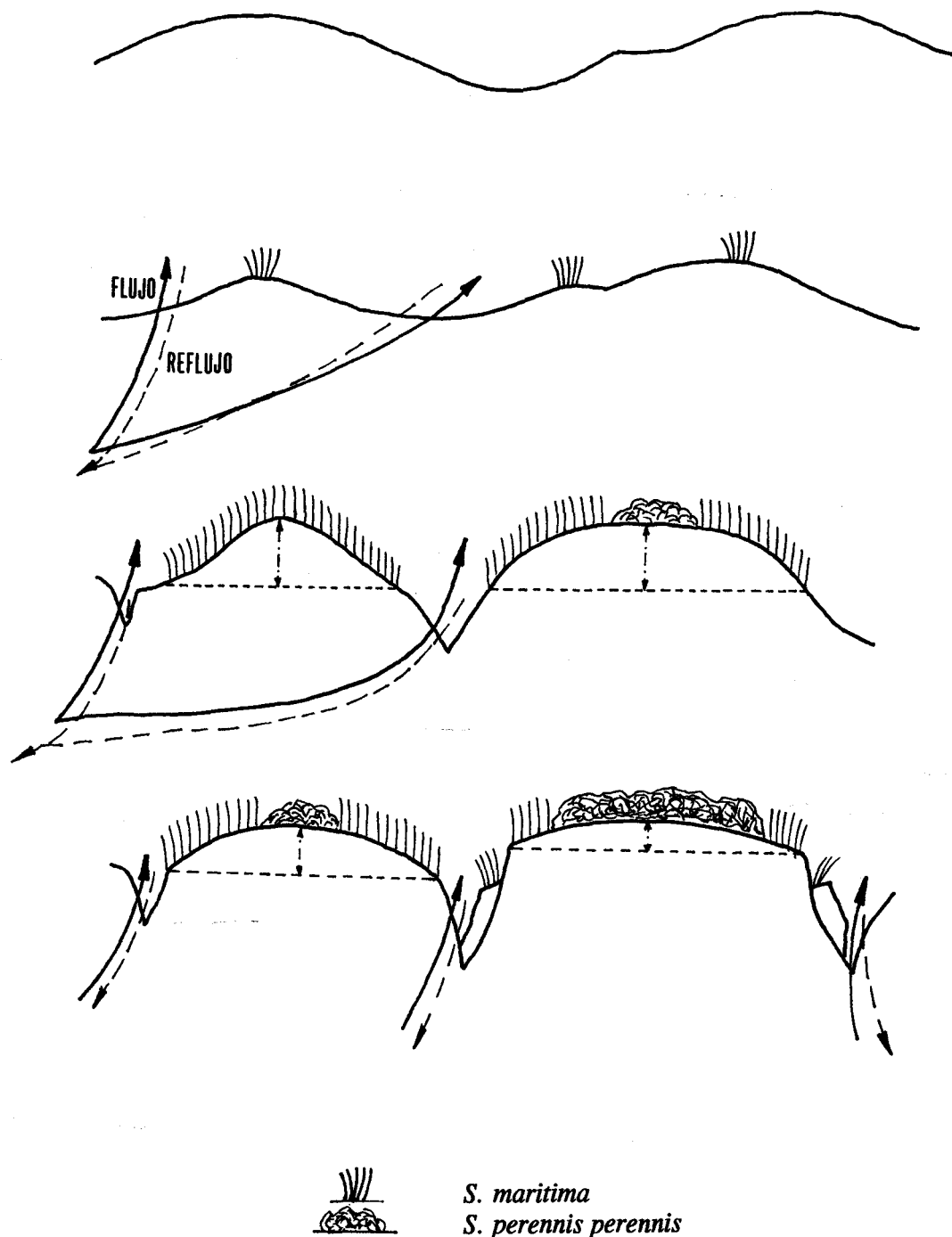


Figura 5.2. Evolución morfológica de los rodales de vegetación desde el momento de colonización por *Spartina maritima*.

5.3.4.3. Disposición espacio-temporal de *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* en los rodales de vegetación.

Spartina maritima y *Sarcocornia perennis perennis* configuraban patrones espaciales diferentes en su disposición sobre el gradiente.

Spartina maritima aumenta logarítmicamente el perímetro exterior de su corona circular, coincidente con el perímetro de los rodales de vegetación, al acercarnos hacia el extremo del transecto más alejado de las bocanas de la laguna, presentando asimismo ajustes logarítmicos significativos de radio y superficie, que igualmente aumentan con la distancia (Tablas 5.6 y 5.7). A su vez, la superficie de la corona circular de *Spartina maritima* se correlacionaba positivamente con la superficie total del rodal (Tabla 5.6), y una regresión lineal de la primera variable en función de la segunda resultaba altamente significativa (Tabla 5.7).

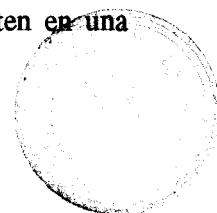
Sarcocornia perennis perennis no se encuentra establecida con un patrón regular de crecimiento a lo largo del transecto. Radio, perímetro y superficie de estas manchas circulares de vegetación no presentan correlación significativa con la distancia. Tampoco existe correlación alguna de radio, perímetro y superficie de *Sarcocornia perennis perennis* con radio, perímetro y superficie totales de los rodales de vegetación.

Por tanto, el tamaño de las manchas de *Sarcocornia perennis perennis* en el transecto parece dependiente del momento en que se produce su establecimiento en la parte culminante de los rodales de *Spartina maritima*. Tratar de determinar las condiciones en que esto ocurre puede ayudarnos a comprender los mecanismos de competencia entre ambas especies.

5.3.4.4. Interferencia de la vegetación en los procesos de erosión/sedimentación.

La aparente interferencia que en la dinámica sedimentaria parece ofrecer *Spartina maritima* sobre la homogénea y desnuda planicie mareal, se confirma al cuantificar la deposición diferencial de elementos en suspensión que se produce en los rodales con vegetación (apartado 4).

En general, dentro del transecto de estudio, durante los 28 meses de seguimiento la tendencia fue hacia la acreción continuada de sedimentos (Gráficas 4.1.a y 4.2), tanto en las áreas desnudas de la laguna como en los espacios colonizados por *Spartina maritima*, no diferenciándose los incrementos relativos medios registrados para este período en ambas situaciones (Tabla 4.1). Don Claudio, como laguna litoral, se encuentra protegida entre los grandes ganchos arenosos que constituyen sus límites naturales y la convierten en una



continua trampa de los aportes suspendidos que a ella llegan durante los períodos de inundación. Sin embargo, la cantidad absoluta de sedimentos depositados en 28 meses sí fue significativamente diferente (Tabla 4.3), con un aporte 1.8 veces superior en los espacios colonizados (6.69×10^{-3} cm/día) que en los desnudos (3.65×10^{-3} cm/día). Igualmente, se demuestra la diferencia entre la dinámica anual de erosión/sedimentación (apartado 4.3.3), con ausencia en los rodales de vegetación de los períodos marcadamente erosivos registrados en fangos desnudos (Gráficas 4.6 y 4.7).

Se confirma así el doble efecto que la interferencia de la cobertura vegetal de *Spartina maritima* produce en la deposición de sedimentos. Por una parte, al captar elementos en suspensión aun en períodos con escaso aporte de éstos, elevando la probabilidad de decantación de las partículas al disminuir la velocidad del agua. Por otra, minimizando la eficacia erosiva del reflujo mareal.

El estímulo que la vegetación de *Spartina maritima* establecida ofrece a la elevación del sustrato en el que se asienta, así como los cambios morfológicos que operan, motivados por esta deposición diferencial de sedimentos, conducen a analizar las posibles variaciones de las condiciones ambientales que sobre estos elementos concurren, y el efecto que ello tiene en la aparición de otras especies (*Salicornia* spp., *Sarcocornia* spp.).

5.3.4.5. Caracterización de los sedimentos ocupados por *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* en rodales de vegetación donde coexisten.

*** Niveles verticales de distribución para ambas especies.**

Sarcocornia perennis perennis, en el centro de los rodales de *Spartina maritima*, se localiza entre 1.73 y 2.53 m de altura sobre el cero hidrográfico, por encima de los niveles de MBMM (1.31 m) y de MAMM (2.42 m), respectivamente. Esta situación equivale a un período de inundación de 1343 (15.3%) a 4740 (54.1%) horas al año. Por su parte, *Spartina maritima*, situada por encima del nivel de MBMM (1.31 m) y próxima al de MAMM (2.42 m), con su límite de distribución más bajo a 1.67 m y el más elevado a 2.47 m, soporta períodos anuales de inundación entre 1567 (17.9%) y 5000 (57.1%) horas (Tabla 5.8).

De la comparación (ANOVA, tabla 5.9) de los intervalos de valores de cota máxima de distribución de *Sarcocornia perennis perennis* (2.53 a 2.09 m) y de *Spartina maritima* (2.47 a 1.73 m) en la laguna de Don Claudio se concluyó una localización a niveles de altura sobre el cero hidrográfico significativamente diferentes para ambas. Igualmente, un análisis de varianza entre los límites inferiores de distribución de *Sarcocornia perennis perennis*

TABLA 5.8

Límites de distribución vertical, en referencia al cero hidrográfico, de *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en la Laguna de Don Claudio; % = porcentaje de horas de inundación sobre el total de horas anual; número de puntos de muestreo = 116.

	Altitud sobre el cero hidrográfico	Horas de inundación anual	%
Sp	2.53 - 1.73	1343 - 4740	15.3 - 54.1
Sm	2.47 - 1.67	1567 - 5001	17.9 - 57.1

TABLA 5.9

ANOVA entre los límites de distribución de *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en la Laguna de Don Claudio; máx = límite superior; mín = límite inferior.

	n ₁	n ₂	F	P
Sp máx - Sm máx (2.53-2.09) (2.47-1.73)	29	29	17.570	9.936x10 ⁻⁵
Sp mín - Sm mín (2.47-1.73) (2.33-1.67)	29	29	27.764	2.267x10 ⁻⁶

TABLA 5.10

Caracterización de los sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* y *Spartina maritima* en la Laguna de Don Claudio. Cada n es media de cuatro valores (excepto en las medidas de compactación). Pot. redox = potencial redox (mV); Comp. = compactación (N/cm²); entre paréntesis aparece el error estándar.

	n	0 - 10 cm		10 - 20 cm	
		<i>Sarcocornia</i>	<i>Spartina</i>	<i>Sarcocornia</i>	<i>Spartina</i>
pH	5	6.51 (±0.05)	6.59 (±0.04)	6.65 (±0.03)	6.72 (±0.02)
Pot. redox	5	133.0 (±15.3)	-147.6 (±6.7)	-167.6 (±6.7)	-201.0 (±6.0)
0 - 30 cm					
	n	<i>Sarcocornia</i>	<i>Spartina</i>		
Comp.	102	65.1 (±1.4)	56.3 (±0.9)		

TABLA 5.11

Comparación mediante ANOVA de los parámetros físicos registrados en sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* (Sp) y *Spartina maritima* (Sm) en la Laguna de Don Claudio. Cada n es media de cuatro valores (excepto en las medidas de compactación). N.S. = no significativo.

	n ₁	n ₂	F	P
<u>pH</u>				
0-10 cm Sp-Sm	5	5	1.358	0.2774 (N.S.)
10-20 cm Sp-Sm	5	5	3.573	0.0954 (N.S.)
Sp (0-10)-(10-20)	5	5	5.962	0.0405
Sm (0-10)-(10-20)	5	5	7.821	0.0233
<u>Potencial redox</u>				
0-10 cm Sp-Sm	5	5	281.543	1.611x10 ⁻⁷
10-20 cm Sp-Sm	5	5	13.695	6.037x10 ⁻³
Sp (0-10)-(10-20)	5	5	323.339	9.384x10 ⁻⁸
Sm (0-10)-(10-20)	5	5	34.920	3.580x10 ⁻⁴
Sp(10-20)-Sm(0-10)	5	5	4.429	0.0685
<u>Compactación</u>				
0-30 cm Sp-Sm	102	102	26.711	5.6590
Sp(25-30)-Sm(10-15)	34	34	3.413	0.0692
Sp(5-15)-Sm(10-15)- -Sp(25-30)	51	68	8.670	3.904x10 ⁻³

(2.47 a 1.73 m) y de *Spartina maritima* (2.33 a 1.67 m) establece diferencias significativas para estos niveles (Tabla 5.9).

*** Valores de pH en los sedimentos colonizados.**

Para los sustratos ocupados por *Sarcocornia perennis perennis* y *Spartina maritima* en estos intervalos de distribución se realizaron análisis de pH de los que resultaron siempre valores localizados dentro de un rango ligeramente ácido, cercano a la neutralidad (Tabla 5.10).

De la comparación (ANOVA) de los pH que se registraron entre los niveles superficiales que estas especies ocupan en los rodales de la laguna, no se dedujeron diferencias significativas. Tampoco las hubo entre los análisis realizados desde 10 hasta 20 cm (Tabla 5.11). Sin embargo, en ambas poblaciones sí se obtuvieron registros medios ligeramente más ácidos para los primeros centímetros. Así, los sustratos ocupados por *Spartina maritima* presentaban de 0 a 10 cm un pH medio de 6.59 (SE=0.04), y de 6.72 (SE=0.02) entre 10 y 20 cm, ambos comprendidos entre rangos de valores significativamente diferentes (Tablas 5.10 y 5.11). Igual ocurría para los sedimentos sobre los que se asienta *Sarcocornia perennis perennis* con un pH medio superficial de 6.51 (SE=0.05), y 6.65 (SE=0.03) entre 10 y 20 cm, dentro de rangos de valores significativamente diferentes (Tablas 5.10 y 5.11).

En cualquier caso, de la homogeneidad de estas medidas, sin cambios bruscos en los perfiles estudiados, consecuencia de una elevada reserva alcalina y de la periódica inundación de los sedimentos, se infiere que tras pequeños incrementos en el nivel por aporte de sedimentos sobre los rodales de vegetación, no se producen variaciones relevantes de los valores de pH.

*** Niveles de reducción en los sedimentos colonizados.**

Dentro de las cotas topográficas de distribución, los valores de potencial redox registrados en los niveles ocupados a lo largo del transecto por vegetación de *Sarcocornia perennis perennis* y de *Spartina maritima* varían, influenciados por la amplitud del período de inundación, dependiendo de la posición relativa que, en el rodal, alcancen los sedimentos analizados.

En los diez primeros centímetros de profundidad en sustratos de la parte culminante de los rodales de vegetación, sobre los que *Sarcocornia perennis perennis* desarrolla su rizosfera, los valores de Eh comprendidos en un intervalo de 175.0 a 82.0 mV presentaron un registro medio de 133.0 (SE=15.3) mV. Por debajo, entre 10 y 20 cm de profundidad, con

fuertes valores negativos que oscilaban entre -150.0 y -185.0 mV, el promedio alcanzado fue de -167.6 (SE=6.7) mV (Tabla 5.10). Un análisis de varianza consideró diferentes los niveles de reducción encontrados en estos intervalos (0-10 cm y 10-20 cm) del perfil en profundidad (Tabla 5.11).

Igualmente, en sedimentos ocupados por *Spartina maritima* en los rodales de vegetación, se registraron valores de Eh significativamente diferentes entre 0-10 cm y 10-20 cm de profundidad. En cualquier caso, en el perfil de estos primeros 20 cm, el potencial redox fue siempre negativo, oscilando entre 0 y 10 cm desde -125.0 a -160.0 mV, con un promedio de -147.6 (SE=6.7) mV, y por debajo de los 10 cm de profundidad, entre -182.0 y -220.0 mV, con un valor medio de -201.0 (SE=6.0) mV (Tablas 5.10 y 5.11).

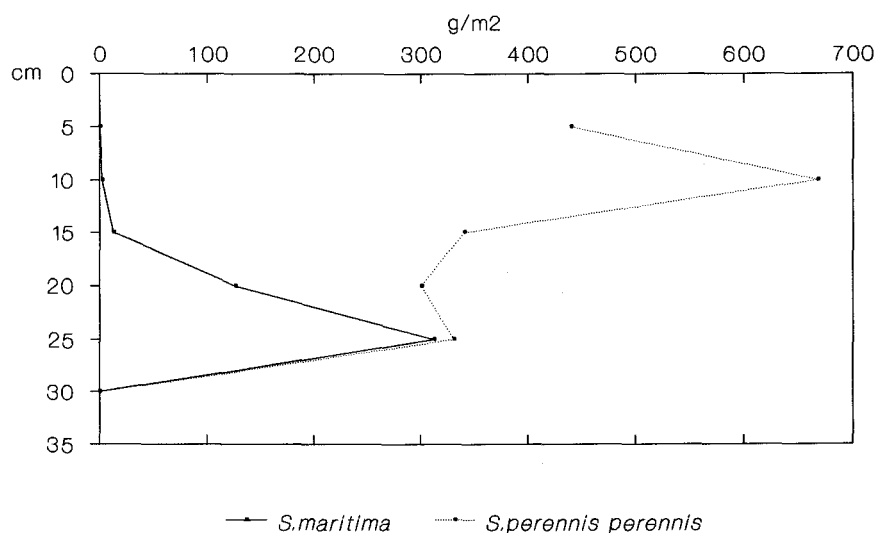
De la comparación (ANOVA) entre los niveles superficiales (0 a 10 cm) de los sustratos que ambas especies ocupan en los rodales de la laguna, se deducen diferencias en los valores de reducción que alcanzan. Estas también existen entre los potenciales registrados de 10 a 20 cm de profundidad (Tabla 5.11). Sin embargo, si analizamos los valores obtenidos a niveles topográficamente equivalentes (de 0 a 10 cm en sustratos con *Spartina maritima* y de 10 a 20 cm en sustratos con *Sarcocornia perennis perennis*) no sucede así, y éstos no difieren en su grado de reducción (Tabla 5.11). Por lo tanto, las condiciones bajo la rizosfera de *Sarcocornia perennis perennis*, que continúan siendo parecidas a aquéllas en las que se desarrolla *Spartina maritima*, permiten a esta última mantener rizomas durmientes o enviar nuevos rizomas desde los anillos externos, e intentar la recolonización del espacio interior del rodal.

5.3.4.6. Interferencia competitiva.

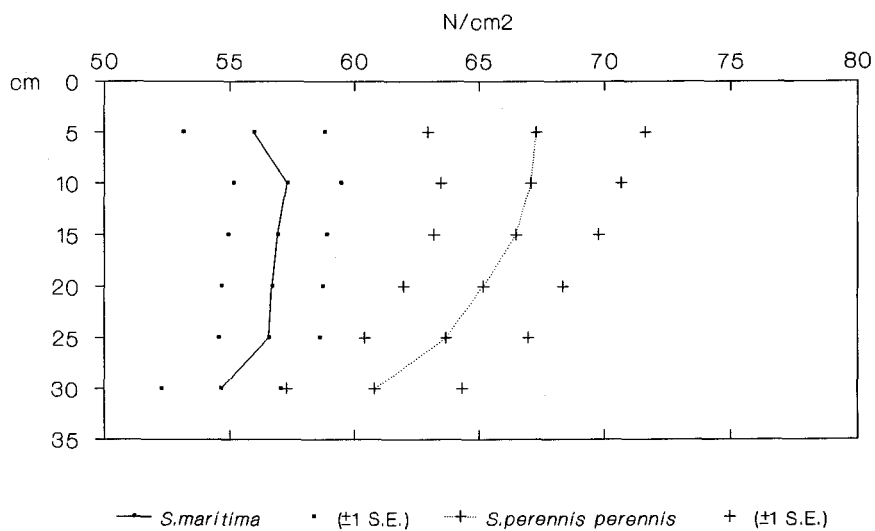
* Biomasa enterrada: compactación de los sedimentos.

Para recolonizar el espacio interior del rodal, *Spartina maritima* necesita superar el denso entramado de raíces que, a niveles más superficiales y de potencial redox positivo, extiende *Sarcocornia perennis perennis*, y que supone un primer grado de interferencia competitiva por esta especie (Gráfica 5.6). Así parecen confirmarlo las medidas de compactación del sustrato, obtenidas mediante sondeo con penetrógrafo hasta 30 cm de profundidad, en clara relación con la disposición selectiva de la biomasa enterrada de cada una de las especies y con el período de inundación al que se ven sometidos los sedimentos en función del nivel topográfico que presentan.

Los valores medios máximos de 67.3 (SE=4.3) N/cm² a 5 cm de profundidad



Gráfica 5.6. Distribución en profundidad de la biomasa enterrada (g/m²) de *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* desde la parte culminante de un rodal de vegetación donde coexisten ambas especies.



Gráfica 5.7. Valores medios de compactación (N/cm²) cada 5 cm de profundidad en los sustratos ocupados por *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis* en rodales de vegetación donde coexiste ambas especies. Cada medida es media de 17 valores.

para los sustratos ocupados por la quenopodiácea, y de 57.3 (SE=2.2) N/cm² a 10 cm para la gramínea, donde respectivamente ambas desarrollan su sistema radicular y rizomatoso, se incluyen en gradientes de compactación significativamente diferentes en su conjunto (Tabla 5.11), que disminuyen sus registros medios con la profundidad (Gráfica 5.7). A su vez, si comparamos los valores de penetrografía de los niveles donde *Spartina maritima* localiza la mayor parte de sus rizomas en los sustratos sobre los que se asienta (entre 10 y 15 cm de profundidad) y las medidas registradas en los niveles topográficos adyacentes (entre 25 y 30 cm de profundidad) por encima de los cuales, en la zona culminante de los rodales, se establece *Sarcocornia perennis perennis*, no se encuentran diferencias significativas. En cambio, éstas sí existen entre este grupo de valores y las compactaciones que se alcanzan entre 5 y 15 cm de profundidad, en la zona donde *Sarcocornia perennis perennis* establece su rizosfera (Tabla 5.11).

*** Biomasa aérea: luz, espacio.**

Un segundo grado de interferencia competitiva se produce cuando desde el banco de rizomas de *Spartina maritima* o desde anillos exteriores se logran enviar, a través del entramado de raíces, nuevos vástagos hacia la superficie. Estos encuentran un denso dosel vegetal de *Sarcocornia perennis perennis* de espesor variable, entre 17 y 39 cm en el transecto de estudio, y bajo el que los valores de radiación fotosintéticamente activa disminuyen un 96.6% (SE=0.11) con respecto a la radiación total incidente, impidiendo su masivo desarrollo; sólo algunos tallos de *Spartina maritima* llegan a aparecer hacia el exterior.

Esto mismo ocurre en los límites de distribución que ambas especies comparten en los rodales. *Sarcocornia perennis perennis*, con un tipo de crecimiento rastrero, aprovecha la disminución por senescencia de la densidad de tallos en los anillos interiores de *Spartina maritima* para enviar módulos por encima del sustrato hacia niveles topográficos inferiores, que rompen y aplastan las estructuras aéreas vivas y las estructuras degeneradas de esta otra especie. Una vez ocupado el nuevo espacio superficial, *Sarcocornia perennis perennis* impedirá que la luz llegue a brotes de *Spartina maritima* que surgen en un intento de regenerar sus anillos. El incremento simultáneo por acreción en el nivel de sedimentos permitirá la modificación de los parámetros físicos del sustrato, facilitando el desarrollo posterior del sistema radicular de la quenopodiácea.

En los rodales de *Spartina maritima* en clara degeneración ("die-back"), una vez implantada *Sarcocornia perennis perennis* en los espacios favorables culminantes, ésta se desarrolla sin ningún tipo de competencia sobre la estructura edáfica sobreelevada creada por la gramínea.

5.3.4.7. Dominancia competitiva: densidad y biomasa.

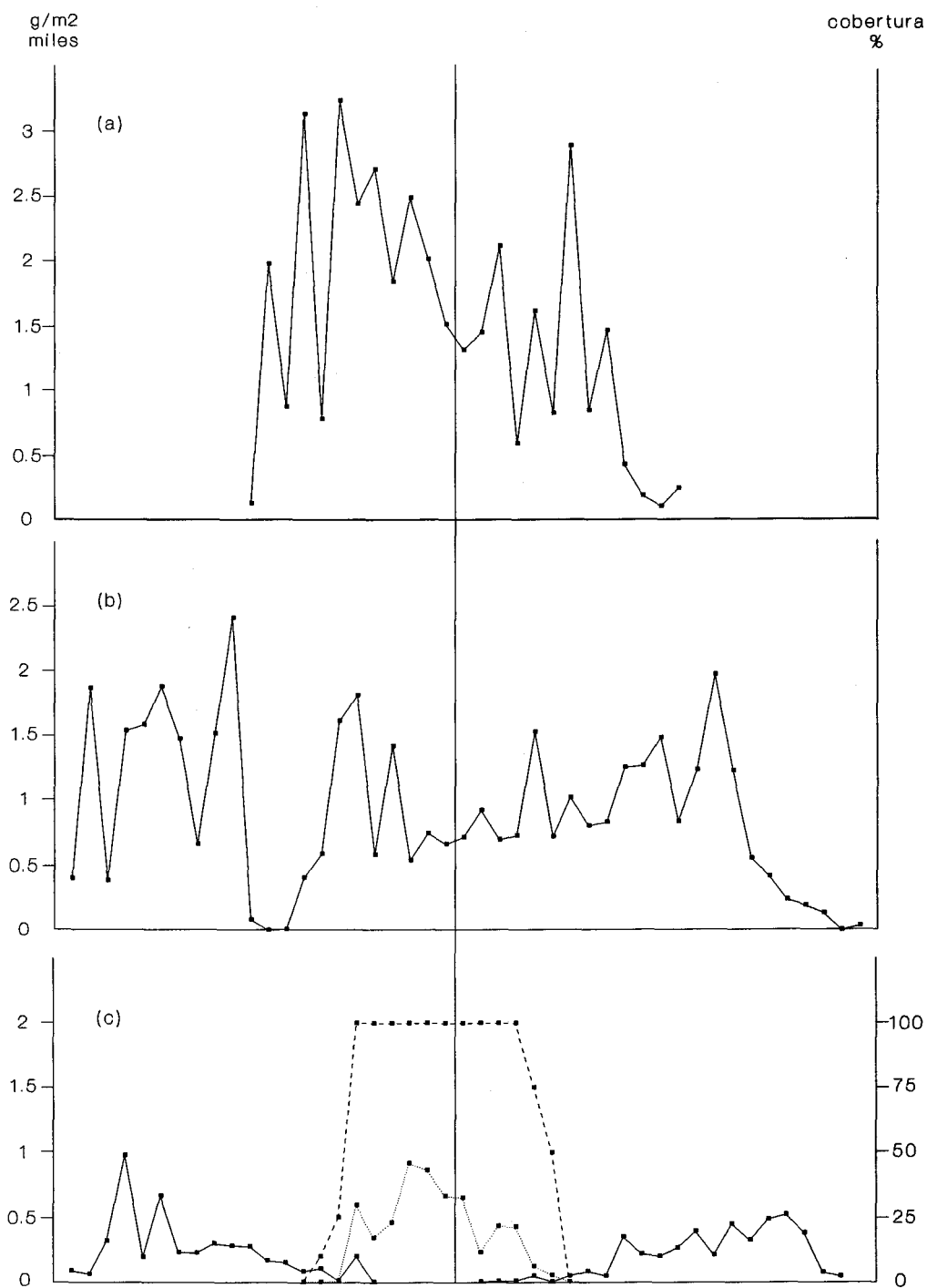
Todo el mecanismo descrito hasta ahora provoca un proceso de dominancia competitiva (Grime, 1979), en el que *Sarcocornia perennis perennis* alcanza superioridad numérica y suprime a *Spartina maritima*. En las gráficas 5.5.b, c y d (apartado 5.1.3.2) se presentan la densidad de tallos vivos de *Spartina maritima* y la cobertura de *Sarcocornia perennis perennis*, en transectos con parcelas contiguas sobre los clones circulares en sentido diametral. Se observa cómo esta segunda especie se desarrolla desde la zona culminante de los clones de *Spartina maritima*, expandiéndose hacia el exterior, bien sobre espacios inicialmente sobreelevados por colonización de la gramínea y donde hoy ésta se encuentra en estado degenerativo ("die-back"), siendo sólo en sus bordes el número de tallos vivos superior al número de tallos muertos, bien en un proceso de competencia interespecifica sobre rodales saludables de *Spartina maritima*.

Medidas de biomasa, rasgo definitorio en el proceso de dominancia competitiva de una especie sobre otra (Gaudet y Keddy, 1986), parecen confirmar lo expuesto anteriormente. El denso entramado de raíces del que esta especie dispone en los sedimentos que ha ocupado supera cuantitativamente a los rizomas y raíces con los que *Spartina maritima* procura recolonizar el espacio del que ha sido desplazada (Gráfica 5.6). A su vez, la biomasa aérea (g/m^2) registrada en el análisis mediante transecto de parcelas contiguas en sentido diametral (Gráfica 5.8), revela la superioridad de *Sarcocornia perennis perennis* en aquellos espacios donde ya se ha establecido. Aquí, la presencia aún de escasos tallos aéreos de *Spartina maritima* a partir de rizomas enviados desde los anillos exteriores o desde su banco de rizomas durmientes, limita la competencia por los recursos (espacio, luz) a localizaciones puntuales en espacio y tiempo, que terminarán por desaparecer con el progresivo desarrollo de *Sarcocornia perennis perennis*.

5.3.5. Discusión.

El modelo de desarrollo de marismas en el que el sedimento es atrapado y estabilizado por la vegetación predice un incremento en la elevación de los niveles del sustrato con el tiempo. Es tentador ver en la zonación espacial de las especies una expresión de cambios sucesionales a través del tiempo (Adam, 1990). Tal interpretación proporciona a Chapman (1974) la base para la comparación de las marismas.

En escasas ocasiones se ha controlado un rápido desarrollo de marismas (Ranwell, 1964a; Packham y Liddle, 1970), siendo los límites de la comunidad estables durante



Gráfica 5.8. Distribución espacial de la biomasa aérea de *Spartina maritima* (—•—) y *Sarcocornia perennis perennis* (---•---) en diferentes rodales de vegetación. En (c) se representa también la cobertura de *Sarcocornia perennis perennis* (-.-.) en el rodal.

décadas en la mayoría de los casos (Adam, 1990). Los cambios rápidos en la vegetación se han registrado siguiendo variaciones en el manejo (comienzo o cese de pastoreo) o algún tipo de perturbación física (muerte local de especies en invierno o daños causados por tormentas - Beefink, 1977a), siendo difícil relacionarlos con un esquema sucesional global (Adam, 1990). En nuestro caso, la actuación humana (apartado 5.1.3.1) ha transformado algunos espacios de las Marismas del Odiel en áreas de observación acelerada que han permitido analizar aspectos que vinculan zonación, competencia y sucesión. En ciertos enclaves extremadamente protegidos, con alta tasa de sedimentación, se dan situaciones de competencia que se "deciden" con pequeños márgenes espacio-temporales de variación, apoyando la idea del predominio de un carácter sucesional inicialmente clementiano, con facilitación de unas especies hacia otras.

Tras el asentamiento de *Spartina maritima* sobre limos desnudos de planicies mareales protegidas, sometidas a continuos aportes sedimentarios, y la consolidación de una marisma baja con rodales monoespecíficos de esta gramínea halófila, la capacidad de retención de sedimentos en estos puntos de vegetación incrementa considerablemente las probabilidades de aparición sobre ellos de propágulos (semillas o tallos enraizantes) de *Sarcocornia perennis*, pero siempre en espacios selectivos de estas formas sobreelevadas de la planicie fangosa mareal, en la parte culminante de ellas, aprovechando anillos de baja densidad de tallos aéreos o áreas degeneradas ("die-back") en clones de avanzada edad. En concreto, es *Sarcocornia perennis perennis* el taxón que allí se instala. Las características de las condiciones abióticas que posibilitan la viabilidad en el establecimiento de esta especie y los mecanismos de interacción competitiva que hemos propuesto entre ella y *Spartina maritima*, como primer eslabón de uno de los posibles caminos sucesionales de nuestras marismas se pueden explicar dentro de la hipótesis de facilitación del modelo desarrollado por Connell y Slatyer (1977).

En poblaciones perennes longevas, la supervivencia a largo plazo constituye un problema particular en el caso de estadios iniciales de la sucesión primaria. Ello es especialmente evidente en áreas de marisma, donde las condiciones ambientales cambian a veces con extrema rapidez (Gray, 1985). En el caso que describimos, el resultado de la competencia conduce a la sustitución de una especie (*Spartina maritima*) por otra (*Sarcocornia perennis perennis*), pero en la Naturaleza este proceso coincide con ciertos cambios generales en el ecosistema, de los cuales no es posible abstraerlo (Margalef, 1974, 1991), y que en el marco de los modelos de facilitación (Connell y Slatyer, 1977), como ocurre en los estadios iniciales de colonización por vegetación halófila en nuevas áreas emergentes de marisma, se manifiestan principalmente como variaciones en el ambiente abiótico que sustenta la competencia. La persistencia de *Spartina maritima* y, por tanto, su presencia en el lugar colonizado, será reflejo de un balance neto positivo entre la tolerancia al medio y la competencia por los recursos (por ejemplo espacio, luz) que necesita. A su vez, la nueva

especie establecida (*Sarcocornia perennis perennis*) tratará de impedir (interferencia y dominancia competitivas), poniendo en uso la información (estructura) ya adquirida, la posible recuperación del recurso (espacio) por la especie desplazada (*Spartina maritima*). Una vez desplazada esta especie de su nicho efectivo, o transformadas las características abióticas del recurso (espacio) de tal forma que se asemejen ahora más a las que configuran el nicho efectivo de la otra especie competidora (*Sarcocornia perennis*), *Spartina maritima* desaparecerá en esa zona, comenzando mientras tanto este proceso en nuevas planicies mareales. Así, sistemas pequeños inestables pueden ser parte de sistemas mayores y estables cuya estabilidad, entendida como la capacidad de mantener aproximadamente constantes ciertos conjuntos de variables (las variables esenciales de Ashby, 1956) depende precisamente de que cada uno de los constituyentes pueda experimentar alteraciones (Margalef, 1980).

El desarrollo físico de una marisma es un proceso constante, incluso aunque la tasa de acreción oscile temporalmente o decaiga conforme aumenta el nivel del sustrato (Adam, 1990). Las evidencias indican que la sucesión no es objeto de cambios regulares en incrementos de nivel, sino que existen condiciones umbrales que promueven rápidas variaciones (Packham y Liddle, 1970; Ranwell, 1972), mientras que durante la mayor parte del tiempo hay una estabilidad relativa (Adam, 1990).

Pero si la sucesión es realmente un "equilibrio interrumpido" (más que un proceso continuo), la naturaleza de los desencadenantes que permita transiciones entre zonas permanece sin dilucidar (Adam, 1990). Para largos períodos de tiempo puede ser más apropiado reconocer la zonación como un fenómeno de "steady-state" que refleja un gradiente ambiental (Wiegert, 1979; Lugo, 1980), con cambios temporales que se dan a diferentes elevaciones pero sin ningún cambio direccional de conjunto. En largos intervalos de tiempo puede reconocerse una direccionalidad general, permitiendo relacionar zonación y sucesión, pero a niveles más elevados el mayor número posible de combinaciones de especies dificulta hacer predicciones generalizadas sobre el curso de la sucesión (Adam, 1990).

Las poblaciones de *Sarcocornia perennis perennis* constituyen pues una fase sucesional que, en muchos casos, ha sustituido mediante un proceso de facilitación a extensas poblaciones de *Spartina maritima* en las Marismas del Odiel.

**6. DINAMICA POBLACIONAL DE TALLOS AEREOS DE *SPARTINA*
MARITIMA.**

6. DINAMICA POBLACIONAL DE TALLOS AEREOS DE *SPARTINA MARITIMA*.

El desarrollo espacial de auxoclones circulares de *Spartina maritima*, en los primeros estadios de colonización, sobre sustratos fangosos recientes en una marisma mareal han sido discutidos anteriormente (apartado 5.1), desprendiéndose de ello la importancia de la arquitectura de organismos modulares en la interacción de éstos con su medio ambiente.

Las plantas herbáceas rizomatosas aumentan o crecen horizontalmente, mediante la adición de módulos de tallos/rizomas/raíces en vez de módulos de ramas como ocurre en los árboles y arbustos. La iteración continuada de módulos caracteriza una forma de vida particular o arquitectura, y las reglas específicas que gobiernan el crecimiento de yemas y los ángulos de ramificación pueden dar a las plantas rizomatosas una estructura clonal que es tan geoméricamente precisa como la forma de algunos árboles (Bell, 1974, 1976, en Noble *et al.*, 1979). Por consiguiente, todo estudio ecológico que desee abarcar un amplio espectro de formas de vida deberá tomar en consideración no sólo los nacimientos y las muertes sino también el crecimiento modular, es decir, el nacimiento y la muerte de los módulos.

En organismos modulares el cigoto se desarrolla produciendo una unidad de construcción (módulo) que da lugar más tarde a otras iguales a ella. Estas unidades, como todo el organismo, cumplen los procesos vitales de nacimiento, senescencia y muerte (Begon *et al.*, 1986). En plantas clonales, la dinámica de sus poblaciones está dominada más por el nacimiento y muerte de los módulos que del organismo modular completo. La capacidad de un genotipo simple para formar fenotipos fragmentados es una de las variantes en los patrones poblacionales de organismos modulares (Harper y Bell, 1979).

Kays y Harper (1974) proponen la palabra "genet" para describir al individuo genético: el producto de un cigoto. El crecimiento clonal de una planta implica la continua reduplicación de unidades modulares discretas, los "ramets", cuya suma representa el "genet" o producto de un genotipo simple (Harper y White, 1974; Kays y Harper, 1974; Harper, 1977; Watkinson *et al.*, 1979; Cook, 1985; Silvertown, 1987 y Callaghan, 1988).

En casi todos los organismos clonales, un "genet" individual extiende sus partes a su alrededor a medida que crece. Muchas plantas tienen estructuras, estolones o rizomas, que llevan "ramets" hacia el espacio libre alrededor de la planta madre. El hecho de que estos hijos vegetativos puedan tener una existencia independiente ha llevado a la extendida descripción de estos procesos con el nombre de "reproducción vegetativa" (Abrahamson, 1980). Debido a que los hijos de reproducción vegetativa no sólo son idénticos a su madre, sino que a menudo están física y fisiológicamente conectados a ella, el uso del término "reproducción" parece inadecuado en este contexto, por lo que podríamos utilizar en su lugar el de "crecimiento clonal"

(Silvertown, 1987).

Aunque en los organismos modulares es importante la distribución y abundancia de los "genets" (individuos), también es necesario y a menudo más útil estudiar la distribución y abundancia de los módulos. De este modo, la estructura por edades de una población puede ser descrita por las edades de los "genets" o de las edades de las partes que los componen. A veces esto último es una necesidad, al ser con frecuencia imposible reconocer los "genets" individuales, ya que sus partes pueden quedar separadas y los clones llegar a entremezclarse. Entonces sólo podremos contar los módulos (Begon *et al.*, 1986).

Una descripción de la dinámica de población de plantas clonales perennes es una atractiva pero esquiva meta para genéticos y ecólogos. Cuando el desarrollo clonal es estolonífero como en *Ranunculus repens* (Sarukhán y Harper, 1973; Sarukhán, 1974), es a veces posible mapear y seguir el destino de los clones, incluso aunque los estolones que conectan se pierdan y un "genet" pueda estar representado por muchas plantas fragmentadas. En las plantas rizomatosas el problema es más difícil, porque la conexión entre las partes de un "genet" están usualmente escondidas bajo la tierra (Huiskes y Harper, 1979; Noble *et al.*, 1979). En general, la estructura poblacional de plantas superiores puede ser analizada por la cuantificación de sus unidades modulares, como hojas, flores, frutos,... (Harper, 1977). En el caso particular de las gramíneas, hojas y tallos constituyen bases modulares de crecimiento convenientes para el estudio de la dinámica poblacional (Huiskes, 1980; Costa y Seeliger, 1988), al ser virtualmente imposible detectar a los individuos originados de un mismo cigoto ("genets") en el campo (Hutchings y Barkhan, 1976; Harper, 1977) y al largo tiempo de vida de éste (Sarukhán y Harper, 1973; Silvertown, 1987).

El análisis del crecimiento de plantas en el campo presenta además otros problemas de consideración. Aunque es relativamente fácil medir la biomasa estante, los cambios a lo largo del tiempo requieren usualmente métodos destructivos y una extensa replicación que minimice la variabilidad de las muestras. Convencionalmente, las comparaciones de rendimiento de plantas se hacen transfiriéndolas a condiciones controladas y aplicando técnicas de análisis de crecimiento a la respuesta a variables ambientales específicas. Incluso donde esto es posible, las técnicas han tendido a concentrarse en la medida de parámetros tales como la tasa de crecimiento relativo, el índice de área foliar y la tasa de asimilación neta. Todas estas son medidas relativas o razones. La crítica más seria es que la más valiosa de estas medidas (la tasa de crecimiento relativo) no detecta el flujo que se produce en una planta o en una población. Plantas con la misma tasa de crecimiento relativo lograrán esto por flujos bastante diferentes. Así, una planta con crecimiento cero puede estar produciendo estructuras con gran rapidez y perdiendo partes viejas a la misma velocidad, o no estar produciendo estructuras nuevas ni perdiendo las viejas. Dos plantas pueden tener la misma tasa de crecimiento, pero el flujo determinará la rapidez con que los recursos se ciclan o

almacenan, y los diferentes niveles a los que se sostenga la población.

Algunos métodos de control de flujo de las partes de plantas individuales o de poblaciones pueden hacerse en el campo y sin necesidad de utilizar métodos destructivos, detectándose con ellos cambios a un nivel más detallado que con estas otras medidas más groseras, y permitiendo un seguimiento de las mismas plantas o poblaciones (Noble *et al.*, 1979). El censo repetido de las poblaciones revela poco sobre su dinámica (Sarukhán y Harper, 1973). Sólo un estudio demográfico detallado puede revelar la magnitud del flujo dentro de las poblaciones (Huiskes y Harper, 1979).

La demografía de plantas se ha utilizado para dilucidar aspectos de la sucesión ecológica (Sharitz y McCormick, 1972), establecer comparaciones entre especies fuertemente relacionadas (Sarukhán y Harper, 1973) y diferencias entre poblaciones de la misma especie que crecen en tipos de suelos contrastados (Bishop, Davy y Jefferies, 1978). En general, las investigaciones en demografía de plantas se han concentrado (Law, 1981) en el comportamiento de poblaciones que crecen bajo condiciones "steady-state" (Sarukhán y Harper, 1973; Watkinson y Harper, 1978; Lovett Doust, 1981; Newell, Solbrig y Kicaind, 1981). Los estudios sobre demografía de poblaciones bajo condiciones cambiantes son, por el contrario, pocos (Bishop, Davy y Jefferies, 1978; Law, 1981; Waite, 1984).

El medio físico sobre el que *Spartina maritima* se desarrolla está sometido a continuas modificaciones. El efecto de la inundación mareal, su impacto, y la retirada o el aporte de sedimentos, parecen incidir notablemente en la demografía de esta especie. En estas condiciones, intentaremos cuantificar el patrón y los procesos que hay detrás del crecimiento clonal de *Spartina maritima*, considerando nacimiento, vida y muerte de las unidades estructurales llave, los tallos ("demografía estructural de la planta", Harper y White, 1974), para obtener información precisa acerca de su flujo de población y de las tasas de mortalidad en cortos intervalos de tiempo; todo ello como paso previo a un análisis detallado sobre los mecanismos reguladores del crecimiento clonal dependientes de la densidad, y a la demografía foliar como aproximación real a la producción aérea neta y a la exportación de detritos al estuario, aspectos (no incluídos en la presente memoria) sobre los que actualmente trabaja nuestro grupo de investigación.

6.1. La zona de estudio.

La minuciosidad necesaria en un estudio demográfico de vegetación y la dificultad que ello entraña en un medio tan dinámico como una marisma estuarina, sometida a ciclos mareales semidiurnos que limitan el registro de datos a los períodos de bajamar, incidieron notablemente en los criterios de elección de los enclaves en los que realizar un

seguimiento intensivo.

Se excluyeron las zonas de sustratos arenosos sobre las que se implanta *Spartina maritima* en el estuario, sometidas con frecuencia a una rápida y errática dinámica de acúmulo o retirada de material grueso (asociada a procesos geomorfológicos costeros) que no garantizaba la permanencia durante el período de muestreo de la población seleccionada.

Los puntos donde los aportes de materiales finos superan las pérdidas debidas a la erosión marina, originando planicies mareales fangoarenosas en las que *Spartina maritima* aparece como colonizador primario, se consideraron los adecuados para el seguimiento.

La laguna litoral de Don Claudio (apartado 2.2), protegida entre grandes ganchos arenosos e inundada periódicamente por aguas del canal estuarino principal, se ve sometida a un continuo proceso de acreción de sedimentos (apartado 4). En ella, clones circulares de *Spartina maritima* colonizan activamente las áreas aún desnudas que los rodean, constituyendo el inicio de una zonación "dinámica" en el sentido de Chapman (1977).

En la Marisma de El Muerto (apartado 2.2), una franja mareal de la margen convexa de un caño estuarino, el equilibrio dinámico entre el aporte y la retirada de sedimentos permite una zonación "estática" característica (Chapman, 1977), paralela a la línea de marea. La banda de *Spartina maritima*, que ocupa el nivel más bajo de esta marisma, en su zona media-alta presenta un ligero predominio de la acreción de sedimentos (apartado 4).

Ambos enclaves, por su situación y características, parecían alejados de procesos "catastróficos" puntuales (temporales, rápidos cambios geomorfológicos,...) que impidiesen un estudio continuo de poblaciones permanentes de *Spartina maritima*.

6.2. Metodología.

Al final de junio de 1988 se colocaron cuatro parcelas permanentes de 10x10 cm cada una en las dos localidades seleccionadas para el estudio, laguna litoral de Don Claudio y Marisma de El Muerto. Las esquinas de las parcelas se definieron con varillas de acero de 50 cm de longitud, que se introdujeron unos 40 cm en el sedimento limoso, fijándose su posición con un marco rígido que las unía. Esto resultó suficiente para evitar su desplazamiento o deformación en este tipo de sustrato.

En la Laguna de Don Claudio las cuatro parcelas se localizaron subjetivamente sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* que colonizaban activamente la zona desnuda adyacente.

En la Marisma de El Muerto, dado el actual predominio de procesos erosivos en la zona baja-media de la franja de *Spartina maritima*, las parcelas se establecieron, igualmente de manera subjetiva, en la zona media-alta, que presentaba un balance neto

favorable a la sedimentación. Las cuatro parcelas se colocaron paralelas a la línea de marea, dispuestas en un transecto de 25 m de longitud.

En cada parcela al inicio del muestreo se etiquetaron todos los tallos aéreos vivos existentes. Este proceso se repitió de manera mensual durante un período de tiempo superior a los dos años (junio de 1988 a julio de 1990) anotándose el nacimiento de tallos (el término "nacimiento" se emplea para indicar la incorporación de nuevos "ramets" a la población) y la muerte de los ya presentes (cuando ninguna parte del tallo permanecía verde). Se controlaba en cada momento la densidad de tallos aéreos así como su evolución temporal (entradas y salidas). Además (aunque el análisis no se incluye en la presente memoria) cada ejemplar era medido en altura y se realizaba un detallado seguimiento demográfico de las hojas (en preparación).

La información referente a poblaciones se presenta normalmente en forma de tablas de vida, si bien esto es posible para poblaciones con generaciones no superpuestas o para cohortes de una población, considerándose normalmente en animales sólo su porción reproductiva (hembras). Los datos de poblaciones de plantas perennes no pueden ser tratados de esta manera, salvo cuando se evalúan cohortes particulares (Sarukhán y Harper, 1973). Por ello la información en estos casos suele expresarse en forma de tablas de flujo de población. Se consideraron conjuntamente los datos de las cuatro parcelas, expresándose los resultados como la suma de los valores registrados en ellas, al no haberse encontrado para las densidades diferencias en el comportamiento de cada parcela a lo largo del período de estudio (apartado 6.3.1). Sin embargo, sí parecían existir razones para analizar los resultados no sólo de manera global sino también lo ocurrido por separado en cada uno de los dos ciclos anuales de estudio. Por ello se listan tres columnas que indican respectivamente los flujos de población desde junio de 1988 (tiempo t) hasta junio de 1989 ($t+1$); de junio de 1989 ($t+1$) a junio de 1990 ($t+2$), y de junio de 1988 (t) a junio de 1990 ($t+2$). Aunque se hicieron observaciones posteriores a junio de 1990, por conveniencia se consideran solamente dos años completos.

Se analizó la evolución de los tallos etiquetados en el primer registro, junio de 1988, y cuya estructura de edad, al tratarse de una planta perenne con superposición de generaciones de "ramets" era, por tanto, desconocida. Al referirnos gráficamente a este tipo de seguimiento hablamos en consecuencia de una curva de decadencia, agotamiento o reducción (Sarukhán y Harper, 1973; Harper, 1977; Watkinson *et al.*, 1979; Silvertown, 1987) de la amplia "cohorte" de junio de 1988, más que de una verdadera curva de supervivencia.

Lotka en 1925 (en Sarukhán y Harper, 1973) se refiere a la probabilidad de una planta nacida en el momento N_0 de sobrevivir hasta el momento N_a como

$$N_a = N_0 \cdot p(a)$$

donde $p(a)$ es la probabilidad (N_a/N_0) de una planta de sobrevivir al período de tiempo ($a-0$).

La derivada de esta relación es

$$dN_a/da = -\mu_a \cdot N_a \quad \text{ó} \quad -\mu_a = dN_a/N_a \cdot da = \ln N_a/da$$

donde μ_a es definido por Lotka como la "fuerza de la mortalidad" en la edad a . Esta fuerza de mortalidad mide la tasa de decadencia o muerte en la población en un intervalo de tiempo. Calculando la tasa de decadencia de la población en cada intervalo de tiempo como

$$(\ln x_n - \ln x_{n+1})/(t_{n+1} - t_n)$$

donde x_n es la supervivencia de las plantas a tiempo n , y $t_{n+1} - t_n$ el intervalo de tiempo considerado, se obtiene una medida de la severidad o fuerza de mortalidad en diferentes momentos. Otros autores (Haldane, 1949; Varley y Gradwell, 1970; Begon y Mortimer, 1981; Moore y Chapman, 1986) se refieren a la fuerza de mortalidad (K_x) como el logaritmo decimal del cociente x_n/x_{n+1} para el intervalo $t_{n+1} - t_n$ considerado. Esta última será la aproximación utilizada por nosotros.

El registro del momento de nacimiento (el término "nacimiento" se emplea para indicar la incorporación de nuevos tallos a la población) de todos los "ramets" añadidos a la población con posterioridad a junio de 1988, permitió establecer cohortes mensuales, que inclufan el incremento en el censo de tallos aéreos obtenido entre dos observaciones sucesivas, pudiéndose representar así las curvas de supervivencia con la edad para estas cohortes específicas de la población. Una curva de supervivencia indica la disminución numérica, en el tiempo, de un grupo de individuos recién nacidos o recién surgidos, y puede ser considerada como un diagrama de probabilidad, para un individuo recién nacido representativo, de sobrevivir hasta distintas edades (Begon *et al.*, 1986).

Sarukhán y Harper (1973) asumen que, para cohortes que no se agotan durante el período de estudio, la esperanza de vida de las plantas que sobreviven no difiere marcadamente de la de los individuos de la población total observada, de tal forma que la estimación de la esperanza de vida en el momento de nacer (e_0) es:

$$e_0 = (\sum n_x \cdot x + \sum n'_y \cdot y) / \sum n_x$$

donde n_x sería el número de individuos que viven hasta el tiempo x y que mueren durante el estudio, y n'_y el número de individuos supervivientes que alcanzan la edad y al final del estudio.

Para las cohortes que se agotaron, las expectativas de vida de los tallos en el momento de nacer (e_0) se calcularon considerando $e_0 = T_0 / n_0$, donde n_0 fue el número inicial de individuos que componían cada cohorte y $T_0 = \sum L_x$ siendo L_x el tiempo total vivido por el promedio de tallos supervivientes registrados entre dos momentos sucesivos de muestreo, y $\sum L_x$ la suma de todos ellos hasta el agotamiento completo de la cohorte (Barclay, 1958, según Huiskes y Harper, 1979; Margalef, 1974; Leverich y Levin, 1979; McNaughton y Wolf, 1984; Krebs, 1986). La duración de la vida esperada de una entidad biológica puede ser expresada de una manera aproximada como la vida media, o tiempo en el que la mitad de los miembros de una población puede esperarse que desaparezcan (Leopold y Kriedemann, 1975).

Con el fin de acentuar las tendencias anteriormente expuestas, se agruparon las cohortes nacidas en la misma estación del año (verano: julio, agosto y septiembre; otoño: octubre, noviembre y diciembre; invierno: enero, febrero y marzo; primavera: abril, mayo y junio), analizándose las curvas compuestas de supervivencia. Ello permitió comparaciones de la supervivencia estacional, así como un mayor número inicial de tallos.

Para confirmar las tendencias apuntadas durante el seguimiento continuo bienal, desde junio de 1988 hasta julio de 1990, se realizó un muestreo puntual un año más tarde, en verano de 1991.

6.3. Resultados.

6.3.1. Densidad de tallos aéreos.

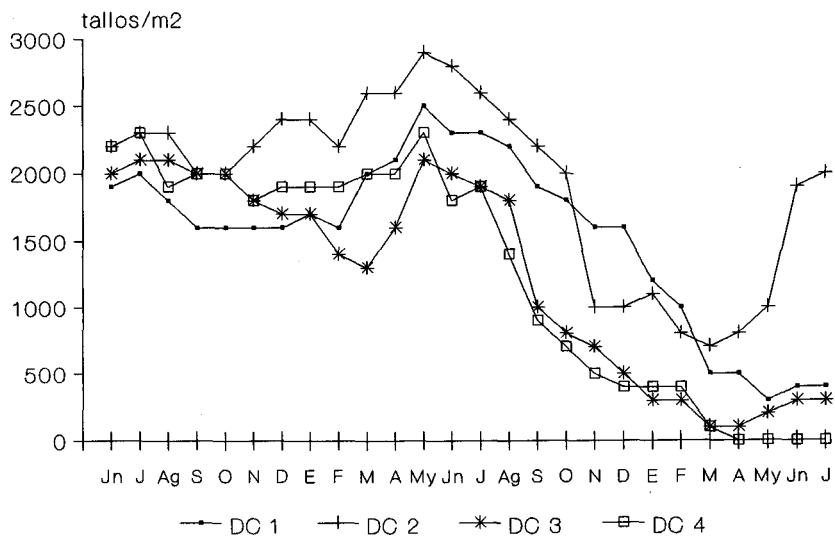
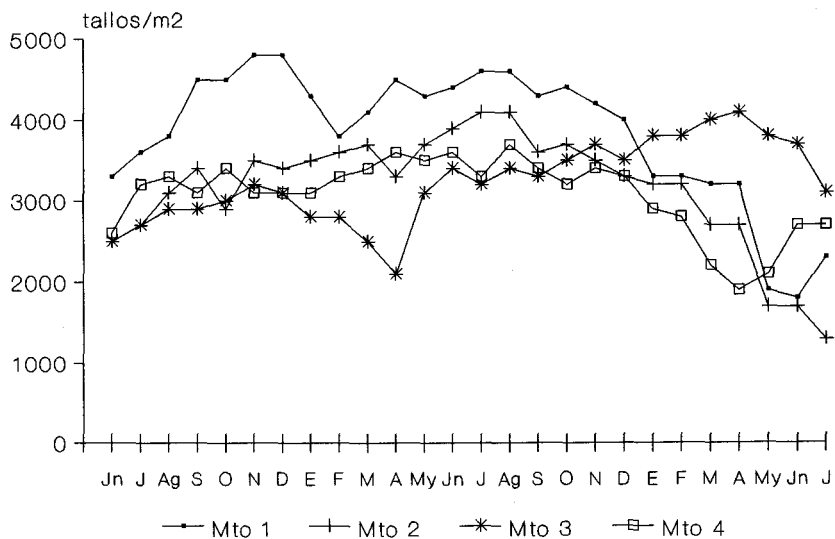
6.3.1.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización.

En la gráfica 6.1.a se muestra la evolución numérica mensual de tallos aéreos (individuos/m²) en las cuatro parcelas permanentes de Don Claudio. La tendencia en ellas fue muy similar, con un ligero incremento de su densidad tras el primer ciclo anual (junio 1988 a junio 1989), y un manifiesto descenso durante el segundo (junio 1989 a junio 1990).

Para el período completo de seguimiento, se alcanzaron los valores máximos en mayo de 1989, igualándose o superándose las densidades iniciales de cada parcela. Esto ocurría después de una caída de la densidad desde otoño hasta principios de la primavera de 1989. Los valores mínimos absolutos se registraron a finales del segundo invierno (1990), y sólo en los últimos meses de muestreo se observó una ligera recuperación del efectivo de tallos en la mayoría de las parcelas. En la tabla 6.1.a se muestra un resumen de los registros mensuales para esta localidad. Un análisis de varianza consideró significativas las diferencias entre las densidades durante el primer y el segundo ciclo en cada una de las parcelas (Tabla 6.2.a).

Progresivamente, en un proceso paralelo a la disminución de densidad durante el segundo año, se fue apreciando una importante variación relativa en la posición de las parcelas, que "se introducían" en el rodal de vegetación a medida que se conformaba hacia el exterior un nuevo anillo perimetral de tallos aéreos.

En agosto de 1991 la densidad en tres de las cuatro parcelas alcanzaba o superaba los valores máximos registrados durante el período 1988-1990 (Tabla 6.1.a), y las modificaciones en sus disposiciones relativas eran considerables.

(a) D.ClaudioParcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización.**(b) El Muerto**Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada.

Gráfica 6.1. Evolución mensual del número de tallos aéreos de *Spartina maritima* por m² en cuatro parcelas de (a) D.Claudio y de (b) El Muerto. Se representan los valores registrados a final de cada mes, entre junio de 1988 y julio de 1990.

TABLA 6.1

Resumen de los registros mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en cuatro parcelas permanentes (10x10 cm cada una) entre junio de 1988 y junio de 1990. Los datos se presentan estandarizados a tallos/m². 1° ciclo=junio 1988 a junio 1989; 2° ciclo=junio 1989 a junio 1990; (S.E.)=error estándar.

(a) Don Claudio

	DC 1	DC 2	DC 3	DC 4	Medias mensuales
Densidad media 1° ciclo (S.E.)	1869 (83)	2377 (78)	1831 (75)	2000 (47)	2019 (51)
Densidad media 2° ciclo (S.E.)	1354 (208)	1561 (213)	769 (194)	654 (184)	1085 (190)
Máximo 1° ciclo (meses)	2500 (My 89)	2900 (My 89)	2100 (J,Ag 88,My 89)	2300 (J 88,My 89)	2450 (My 89)
Mínimo 1° ciclo (meses)	1600 (S,O,N,D 88,F 89)	2000 (S,O 88)	1300 (M 89)	1800 (N 88,Jn 89)	1775 (F 89)
Máximo 2° ciclo (meses)	2300 (Jn,J 89)	2800 (Jn 89)	2000 (Jn 89)	1900 (J 89)	2225 (Jn 89)
Mínimo 2° ciclo (meses)	300 (My 90)	700 (M 90)	100 (M,A 90)	0 (A,My,Jn,J 90)	350 (M,A 90)
Densidad junio 1988	1900	2200	2000	2200	2075
Densidad junio 1989	2300	2800	2000	1800	2225
Densidad junio 1990	400	1900	300	0	650
Densidad agosto 1991	2400	4100	2100	200	2200

(b) El Muerto

	M 1	M 2	M 3	M 4	Medias mensuales
Densidad media 1° ciclo (S.E.)	4208 (128)	3323 (115)	2846 (95)	3254 (75)	3408 (78)
Densidad media 2° ciclo (S.E.)	3631 (264)	3185 (221)	3631 (75)	2961 (164)	3352 (142)
Máximo 1° ciclo (meses)	4800 (N,D 88)	3900 (Jn 89)	3400 (Jn 89)	3100 (A,Jn 89)	3825 (Jn 89)
Mínimo 1° ciclo (meses)	3300 (Jn 88)	2500 (Jn 88)	2100 (A 89)	2600 (Jn 88)	2725 (Jn 88)
Máximo 2° ciclo (meses)	4600 (J,Ag 89)	4100 (J,Ag 89)	4100 (A 90)	3700 (Ag 89)	3950 (Ag 89)
Mínimo 2° ciclo (meses)	1800 (Jn 90)	1700 (My,Jn 90)	3200 (J 89)	1900 (A 90)	2375 (My 90)
Densidad junio 1988	3300	2500	2500	2600	2725
Densidad junio 1989	4400	3900	3400	3600	3825
Densidad junio 1990	1800	1700	3700	2700	2475
Densidad agosto 1991	3700	1400	1100	4700	2725

TABLA 6.2

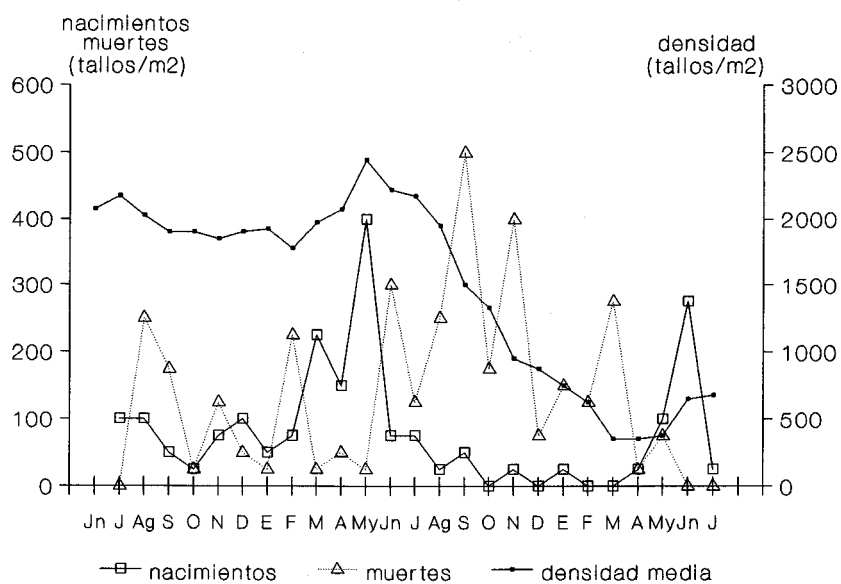
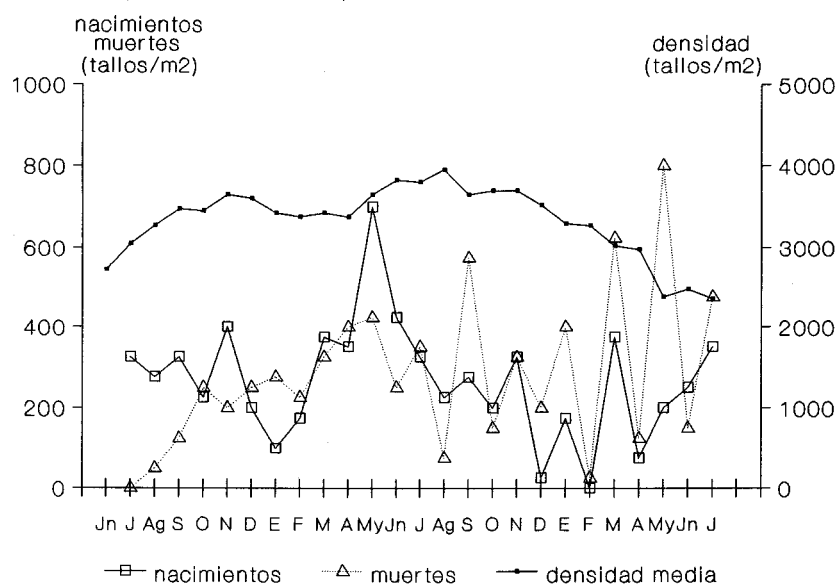
Comparación mediante ANOVA de las densidades de tallos aéreos registradas durante el primer y segundo ciclos de estudio, por parcela y para la densidad media mensual de ellas. N.S.=no significativo.

(a) Don Claudio

Parcela	n_1	n_2	F	p
1	13	13	5.229	3.030×10^{-2}
2	13	13	12.910	1.463×10^{-3}
3	13	13	26.022	3.217×10^{-5}
4	13	13	50.191	2.528×10^{-7}
Media mensual	13	13	22.614	7.735×10^{-5}

(b) El Muerto

Parcela	n_1	n_2	F	p
1	13	13	3.858	0.0612 (N.S.)
2	13	13	0.309	0.5835 (N.S.)
3	13	13	41.755	1.107×10^{-6}
4	13	13	2.643	0.1171 (N.S.)
Media mensual	13	13	0.119	0.7330 (N.S.)

(a) D.ClaudioParcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización**(b) El Muerto**Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada

Gráfica 6.2. Densidad, nacimientos y muertes medios mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima*. (a) D.Claudio, (b) El Muerto. Se representan los valores registrados a final de cada mes, entre junio de 1988 y julio de 1990.

En la gráfica 6.2.a se representa la densidad media mensual (individuos/m²) para el conjunto de parcelas, así como los nacimientos y muertes medios mensuales (individuos/m²) ocurridos durante el período de estudio. En el primer ciclo anual se observa un predominio en el número de muertes frente al de nacimientos, que se invierte durante la primavera y principio del verano de 1989. Una fuerte disminución en los nuevos aportes y una mortandad generalizada de tallos caracterizan el resto del muestreo, alterado solamente por el incremento en el número de nacimientos en primavera de 1990, que permite una ligera recuperación de la densidad.

6.3.1.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada.

Para la localidad de El Muerto, las variaciones mensuales de tallos aéreos (individuos/m²) en las cuatro parcelas, aparecen representadas en la gráfica 6.1.b. Un resumen de estos registros se encuentra en la tabla 6.1.b.

Las tendencias generales, aunque menos marcadas, no parecen diferir mucho de las encontradas en Don Claudio. Se aprecia así un incremento continuado durante el primer ciclo anual (junio, 1988 a junio, 1989), tras el que se alcanzan valores máximos para la mayoría de las parcelas. Globalmente, durante este período se observan máximos otoñales, con disminución invernal de la densidad y posterior recuperación durante la primavera siguiente. Los valores mínimos absolutos se registraron para tres de las cuatro parcelas (parcelas 1, 2 y 4) a principios de primavera de 1990, y sólo dos de ellas comenzaron una lenta recuperación del efectivo de tallos vivos durante los últimos meses de muestreo alcanzando de nuevo en agosto de 1991 una elevada densidad de tallos. La parcela 3 inició el descenso de densidad con posterioridad a las otras. No se encontraron diferencias significativas para 3 de las 4 parcelas en los registros mensuales de densidad entre el primer y segundo ciclos de estudio (Tabla 6.2.b).

En la gráfica 6.2.b se representa la densidad media mensual (individuos/m²) para el conjunto de parcelas de esta localidad, así como el número de nacimientos y muertes medios (individuos/m²) registrados mensualmente durante el período de estudio. En el primer ciclo anual el número de nacimientos alcanza valores máximos en mayo de 1989, mientras que las muertes, que también aumentan en primavera, superan a éste sólo durante el período invernal. A partir del verano de 1989 se aprecia un incremento generalizado de la mortalidad de tallos aéreos, que desde principios de otoño predomina sobre el aporte de nuevos individuos a la población.

6.3.2. Flujo de población.

6.3.2.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización.

Este tipo de análisis (Tabla 6.3.a) nos ayuda a cuantificar las tendencias detectadas con anterioridad. Las fuertes diferencias en las densidades finales (b), para el primer y segundo ciclos, así como la reducción en más de un 45% en el número medio mensual de tallos (c) entre ambos períodos (con un alto coeficiente de variación para el segundo año), permiten observar el contraste entre un ligero incremento neto de la densidad de tallos (e), con fuerte estabilidad intraanual, durante el primer ciclo, y un alto decremento a lo largo del segundo (-70.8%). La tasa de incremento neto (f) es, en consecuencia, superior a 1 tan sólo para el primer año e inferior a 1 y más próxima a cero (0.29) para el segundo.

Durante todo el muestreo no se registró ningún nuevo tallo proveniente de cariopsis. Las entradas en la población (i) se refieren por tanto exclusivamente a nuevos tallos aéreos surgidos como resultado del crecimiento clonal. Estas sufrieron un decremento del 58% para el período junio de 1989 a junio de 1990 respecto del primer ciclo. No resultaron diferentes sus porcentajes de supervivencia (l) para cada año, sólo algo más bajos (75%) durante el segundo que durante el primero (80.7%). En parte, la disminución de la densidad en el segundo ciclo parecía responder más a una menor emergencia de nuevos tallos en relación a la población existente (m) que a la disminución en la supervivencia de los emergidos, aunque realmente ambas cosas se conjugaban, siendo además para períodos más amplios (dos años) mucho más bajo (sólo un 30.9%) el número de tallos nuevos que se mantenían en la población.

A este menor aporte de nuevos tallos debemos añadir la fuerte disminución para el segundo ciclo en la supervivencia de los tallos presentes en junio de 1989 (ñ). Mientras que de 83 individuos marcados en junio de 1988, 43 sobreviven un año más tarde, de los 89 registrados en junio de 1989 sólo 8 llegan al final (uno de ellos ya presente en junio de 1988).

Examinando los cambios mensuales del tamaño neto de la población (número de tallos aéreos por m², como media de cuatro parcelas) durante todo el período de estudio, desde junio de 1988 hasta julio de 1990, así como las ganancias y pérdidas acumuladas que los determinaban (Gráfica 6.3.a), el balance final resultó negativo. Esta situación se acusaba mayoritaria y progresivamente a lo largo del segundo ciclo, mientras que en el primero, tras el verano de 1988, la población permanecía estabilizada, con ligera caída invernal previa al incremento primaveral. Únicamente en los últimos meses de muestreo, un ligero aumento de las ganancias acumuladas estabilizó primero e incrementó posteriormente el tamaño neto de la población. La mayor mortalidad detectada durante el segundo ciclo, reflejada globalmente como porcentaje de mortalidad del total de tallos registrados (r en tabla 6.3.a), unida a la menor

TABLA 6.3

Flujo de población de *Spartina maritima* en Don Claudio y en El Muerto entre junio de 1988 y junio de 1989, junio de 1989 y junio de 1990, y para el período bienal completo (junio de 1988 a junio de 1990). Los cálculos se realizan para la suma de los valores registrados en cuatro parcelas permanentes de 10x10 cm cada una.

(a) Don Claudio

	Junio 1988 (t)- junio 1989 (t+n)	Junio 1989 (t)- junio 1990 (t+n)	Junio 1988 (t)- junio 1990 (t+n)
a) N° tallos presentes en junio año t	83	89	83
b) N° tallos presentes en junio año t+n	89	26	26
c) N° medio de tallos/mes	80.8	43.4	61.0
Coeficiente de variación	9.0	63.1	44.9
d) Mayor densidad observada	98	89	98
e) Cambio neto en la densidad de tallos (b-a)	6	-63	-57
Porcentaje del cambio neto en la densidad de tallos [(b-a)100/a]	7.2	-70.8	-68.7
f) Tasa de incremento neto (b/a)	1.07	0.29	0.31
g) N° de nuevos tallos vegetativos entre junio año t y junio año t+n	57	24	81
h) N° de tallos provenientes de cariopsis entre junio año t y junio año t+n	0	0	0
i) N° total de nuevos tallos	57	24	81
j) Porcentaje de nuevos tallos provinientes de reproducción vegetativa [(g/i)100]	100	100	100
k) N° de nuevos tallos que mueren entre junio año t y junio año t+n	11	6	56
l) Porcentaje de supervivencia de los nuevos tallos [(i-k)100/i]	80.7	75.0	30.9
m) Tasa de renovación (i/c)	0.7	0.5	1.3
n) N° de tallos presentes en junio año t que sobreviven en junio año t+n	43	8	1
ñ) Porcentaje de supervivencia de los tallos presentes en junio año t [(n/a)100]	51.8	9.0	1.2
o) Tiempo esperado (años) para el "turnover" completo de la población presente en junio año t. N=intervalo de tiempo en años [N/(100-ñ)]100	2.07	1.10	2.02
p) N° total de tallos registrados (a+i)	140	113	164
q) N° total de tallos perdidos [(a-n)+k]	51	87	138
r) Porcentaje de mortalidad del total de tallos registrados [(q/p)100]	36.4	77.0	84.1

(b) El Muerto

	Junio 1988 (t)- junio 1989 (t+n)	Junio 1989 (t)- junio 1990 (t+n)	Junio 1988 (t)- junio 1990 (t+n)
a) N° tallos presentes en junio año t	109	153	109
b) N° tallos presentes en junio año t+n	153	99	99
c) N° medio de tallos/mes	136.3	134.1	134.5
Coeficiente de variación	8.2	15.2	12.0
d) Mayor densidad observada	153	158	158
e) Cambio neto en la densidad de tallos (b-a)	44	-54	-10
Porcentaje del cambio neto en la densidad de tallos [(b-a)100/a]	40.4	-35.3	-9.2
f) Tasa de incremento neto (b/a)	1.4	0.6	0.9
g) N° de nuevos tallos vegetativos entre junio año t y junio año t+n	155	98	253
h) N° de tallos provenientes de cariopsis entre junio año t y junio año t+n	0	0	0
i) N° total de nuevos tallos	155	98	253
j) Porcentaje de nuevos tallos provinientes de reproducción vegetativa [(g/i)100]	100	100	100
k) N° de nuevos tallos que mueren entre junio año t y junio año t+n	38	31	156
l) Porcentaje de supervivencia de los nuevos tallos [(i-k)100/i]	75.5	68.4	38.3
m) Tasa de renovación (i/c)	1.1	0.7	1.9
n) N° de tallos presentes en junio año t que sobreviven en junio año t+n	36	32	2
ñ) Porcentaje de supervivencia de los tallos presentes en junio año t [(n/a)100]	33.0	20.9	1.8
o) Tiempo esperado (años) para el "turnover" completo de la población presente en junio año t. N=intervalo de tiempo en años [N/(100-ñ)]100	1.49	1.26	2.04
p) N° total de tallos registrados (a+i)	264	251	362
q) N° total de tallos perdidos [(a-n)+k]	111	152	263
r) Porcentaje de mortalidad del total de tallos registrados [(q/p)100]	42.0	60.5	72.6

emergencia de nuevos tallos y la menor probabilidad de supervivencia de éstos, parecen ser causas que inducen la fuerte caída poblacional posterior a los máximos estivales alcanzados en 1989.

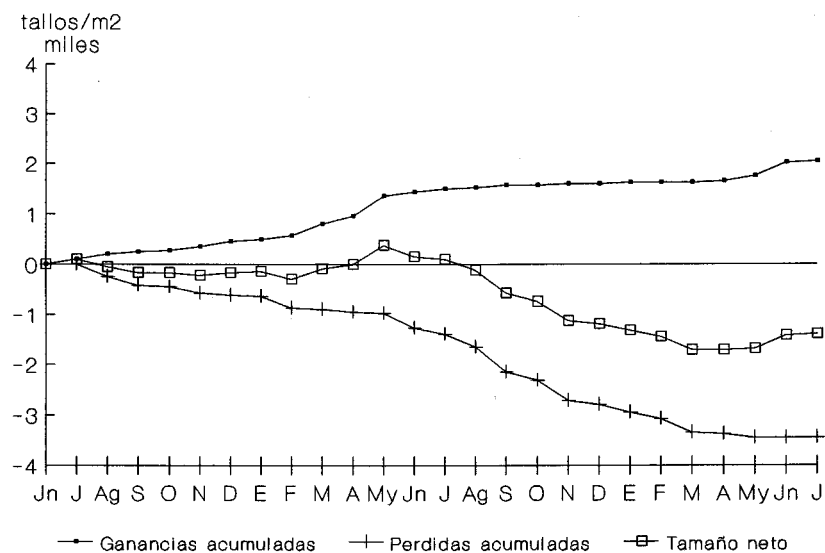
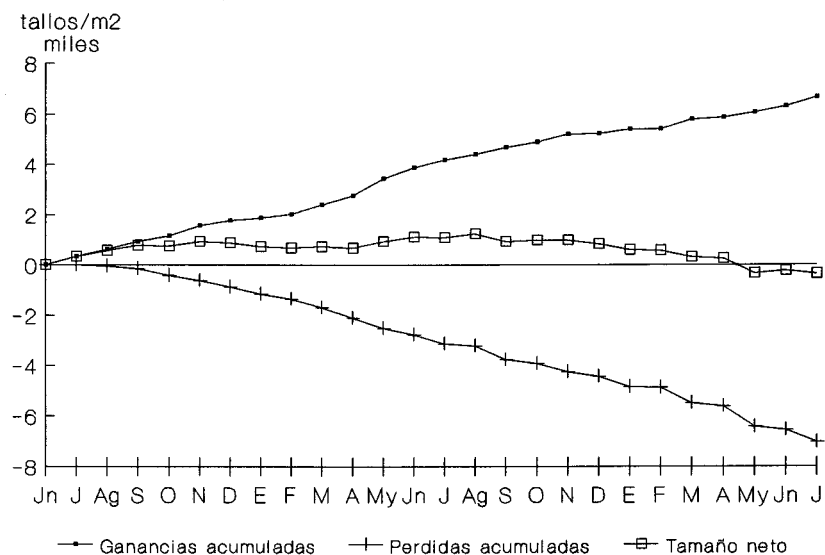
Un análisis individual de las variaciones mensuales del tamaño neto ofrecía idéntica tendencia para cada una de las parcelas (Gráfica 6.4). El patrón de incremento de ganancias acumuladas en los meses de primavera e inicios del verano durante el primer ciclo fue común a todas ellas, y apreciable durante el segundo en tres de ellas (aunque de manifiesta claridad sólo en la parcela 2), independientemente del balance final. En cambio no se detectó un patrón estacional nítido para las pérdidas acumuladas.

Si bien del análisis aislado de los ciclos parecían desprenderse importantes variaciones en el tiempo de renovación estimado para la población (Tabla 6.3.a) dependiendo del momento considerado, para un período más amplio (dos años, el período completo de muestreo), que amortiguase los distintos procesos que en nuestra población, con generaciones superpuestas, hemos descrito, sí se apreció una aproximación más cercana a la realidad observada, con un tiempo estimado para el "turnover" completo levemente superior a los dos años. Debe notarse, sin embargo, que este dato deriva de la población original registrada en junio de 1988, y al no ser sus tallos de edad uniforme al comienzo del estudio, los momentos reales de renovación completa de la población de tallos aéreos son probablemente algo mayores de lo que los momentos estimados indican. Conviene igualmente recordar que, como se ha estado mencionando, estos datos se refieren a la edad de los "ramets", es decir, los módulos de crecimiento clonal (tallos aéreos), y no a la edad de los "genets", es decir, los individuos genéticos que llegan a constituir extensos clones.

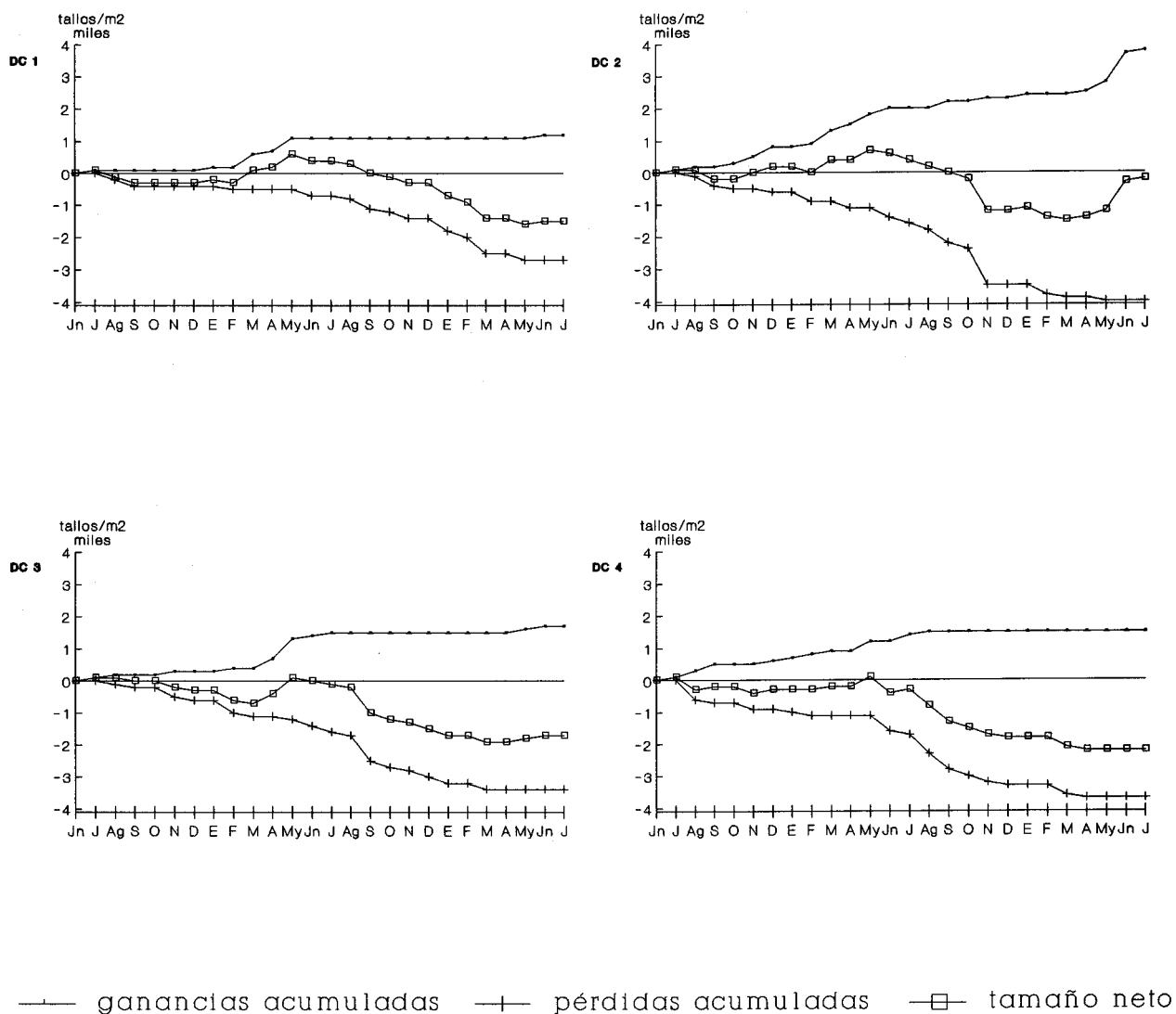
6.3.2.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada.

La población de *Spartina maritima* en la localidad de El Muerto, tratada con igual metodología que la descrita para Don Claudio, mostró (Tabla 6.3.b) menores oscilaciones interanuales.

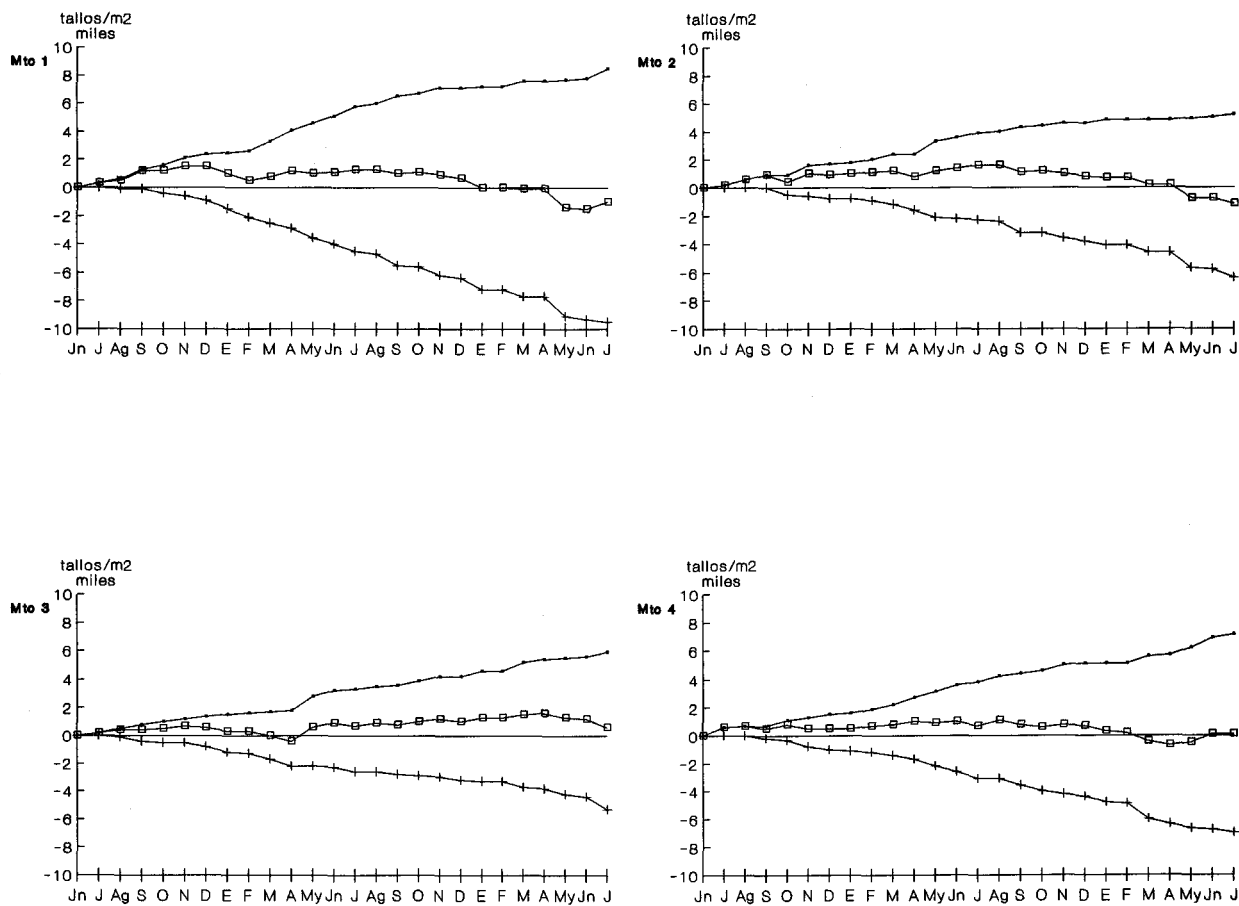
El número medio mensual de tallos (c) para cada período no resultó ser muy diferente, aunque fue mayor la variabilidad mensual durante el segundo año. El cambio neto porcentual (e) volvía a presentarse marcadamente positivo (40.4%) tras el primer ciclo, y negativo (-35.3%) después del segundo, pero el balance neto para el período completo de dos años apenas resultaba ligeramente desfavorable (-9.2%). En junio de 1989 encontrábamos (j) una población 1.4 veces superior a la original, quedando reducida a 0.9 veces un año más tarde.

(a) D.ClaudioParcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa clonización**(b) El Muerto**Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada

Gráfica 6.3. Cambios en el tamaño neto de la población. Media de los registros mensuales (tallos/m²) en cuatro parcelas de (a) D.Claudio y de (b) El Muerto. Se representan los valores registrados a final de cada mes, entre junio de 1988 y julio de 1990.



Gráfica 6.4. Cambios en el tamaño neto de la población en cada una de las parcelas permanentes de la Laguna de D.Claudio. Se representan los valores registrados a final de cada mes.



— ganancias acumuladas + pérdidas acumuladas □ tamaño neto

Gráfica 6.5. Cambios en el tamaño neto de la población en cada una de las parcelas permanentes de la Marisma de El Muerto. Se representan los valores registrados a final de cada mes.

El número de nuevos tallos (i), todos provenientes de crecimiento vegetativo, disminuyó un 37% entre ciclos (155 frente a 98), y la probabilidad de supervivencia (l, expresada en porcentaje) para los nacidos durante el segundo año fue algo más baja. Este porcentaje de supervivencia de nuevos tallos resultaba inferior en cada período al encontrado para Don Claudio, aunque ello se invertía si consideráramos el bienio completo de muestreo. La tasa de renovación (m) disminuía entre el verano de 1989 y el de 1990, pero reflejaba estabilidad en la población tras dos años de estudio. Igualmente, se redujo la probabilidad de supervivencia anual para los tallos existentes al inicio del segundo ciclo (\bar{n}), aunque no tan drásticamente como en Don Claudio, y la mortalidad del total de tallos registrados por período (r), más alta entre junio de 1989 y junio de 1990, fue un 11.5% inferior a la de esta otra localidad.

Se desprendía de todo ello una marcada homogeneidad en la expresión espacial (como densidad de tallos aéreos) de *Spartina maritima* en El Muerto, donde el porcentaje de supervivencia de nuevos tallos resultaba ser el necesario para compensar la mortalidad de los existentes. Los cambios mensuales del tamaño neto de la población, a diferencia de Don Claudio, eran pequeños comparados con el número de plantas perdidas o ganadas durante todo el período (Gráfica 6.3.b), manifestándose un estado estacionario dinámico en el que entradas y salidas del sistema quedaban, en sentido relativo, rápidamente compensadas. Así, mientras que de los 109 tallos originales permanecían dos en junio de 1990, de los 253 nacidos durante los dos años sólo sobrevivirán 97, cifra esta última que, en un alto porcentaje (90%), reponía las pérdidas de tallos adultos de la población (Tabla 6.3.b). Un patrón con incremento de ganancias en los meses primaverales se expresaba suavizado, pero no resultaba apreciable para las pérdidas acumuladas (Gráfica 6.3.b). El examen específico de cada una de las parcelas no ofrecía diferencias a lo analizado globalmente (Gráfica 6.5).

Los incrementos y decrementos registrados a lo largo del muestreo se amortiguaban, y no eran tan evidentes como en los rodales de Don Claudio, aunque el tiempo calculado (con idéntica puntualización a la que se hace notar para esta otra población) para un recambio completo de la población, no varió considerablemente (2.04 años, en tabla 6.3.b).

6.3.3. Evolución de la población original: curvas de agotamiento.

6.3.3.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización.

La gráfica 6.6.a contiene información referente al destino de todos los tallos presentes en el primer registro, al comienzo del estudio, en la localidad de Don Claudio.

La asimetría negativa mostrada en la curva la aproximaba al tipo I de Pearl (1928, en Begon *et al.*, 1986 y en Krebs, 1986) y Deevey (1947), caracterizada por altas mortalidades que se concentraban mayoritariamente durante el segundo ciclo de estudio, manteniéndose con vida el 50% de los tallos originales hasta más de la mitad del tiempo registrado para la decadencia completa de la "cohorte". Tras el primer verano, el conjunto de tallos perdía un 26.5% de sus efectivos, correspondiendo el 63.6% a tallos espigados durante ese verano, el 31.8% a muertes (por otras causas), y sólo un 4.5% a roturas. Este último motivo de pérdidas aumentó considerablemente entre junio y noviembre de 1989, suponiendo un 41.2% de la reducción en dicho período (y un 16.9% del total). Sólo el 26.5% de los tallos morían, entre agosto y octubre, tras espigar (10.8% del total). En el invierno y la primavera siguientes, muertes (92.3%) y roturas (7.7%, un único tallo), agotaban el 98.8% de la población original.

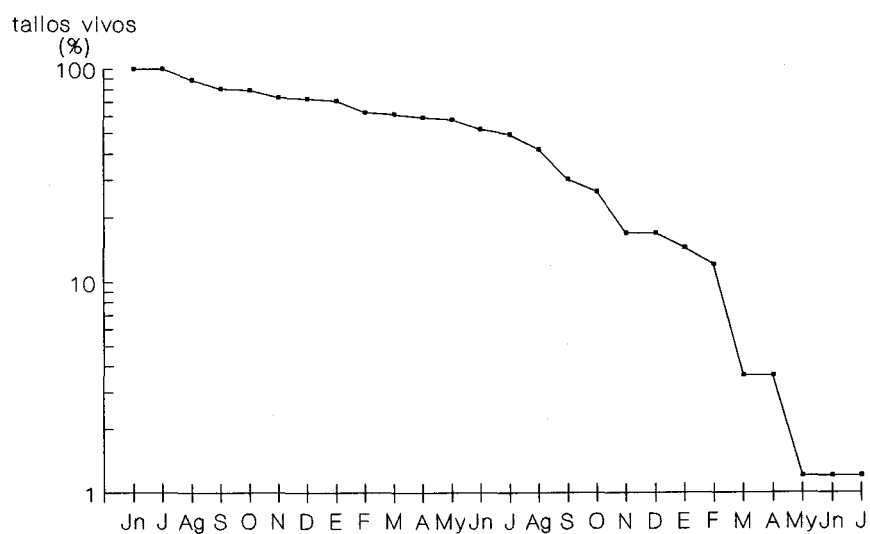
En tres de las cuatro parcelas seguidas (Gráfica 6.7.a) murieron los individuos censados en junio de 1988 antes del final del muestreo, en concreto durante la primavera de 1990. En todas, excepto en la parcela 2 (sin agotar), la población original se había reducido al 50% con posterioridad a la media aritmética del tiempo empleado para el agotamiento completo de las "cohortes". Esto, observado marcadamente en la parcela 1, caracterizaba la asimetría negativa de las curvas, que se aproximaban al tipo I de Pearl y Deevey. En la parcela 1, con un solo registro por rotura, se acumuló más del 50% del agotamiento completo de la "cohorte" en la parte final de la curva, después de un largo período de vida con baja pérdida de tallos. Resultaba aún más evidente si reconocemos que alguno de estos tallos, muertos durante el período entre junio de 1988 y julio de 1990, habían vivido más de dos años, ya que presentaban un tamaño considerable al inicio del muestreo. En el resto de las parcelas, la espigación y las roturas establecían amplios escalones entre julio y noviembre de 1989, acentuando bruscamente la caída de las curvas.

La no linealidad en el gráfico semilogarítmico indicaba que la mortalidad no fue constante.

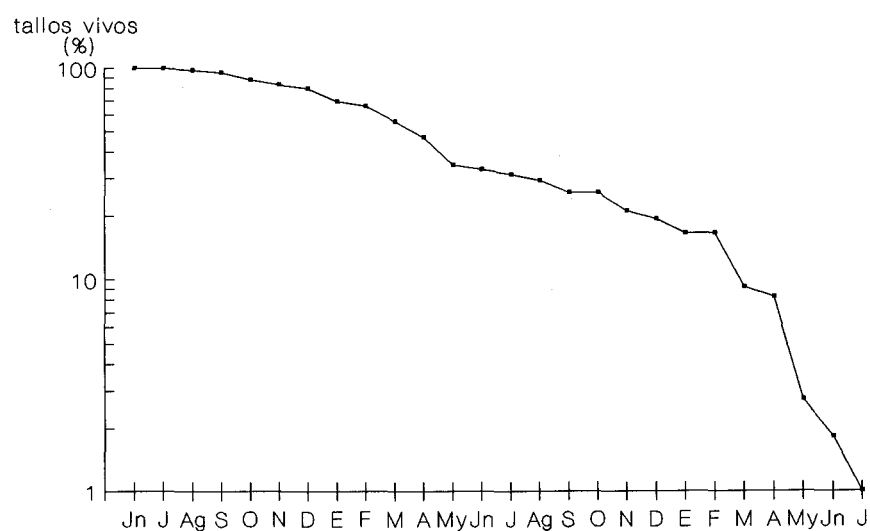
Por lo expuesto anteriormente en el apartado 6.2, no parecía correcto el cálculo de K_x para un conjunto de tallos sin estructura de edad conocida, es decir, de individuos con diferente momento real de origen. Sin embargo, esto nos ofrecía una adecuada imagen de lo acontecido, al tratarse del seguimiento más vasto (en cantidad -número de tallos- y tiempo) controlado durante todo el muestreo.

En la tabla 6.4.a se muestran los valores de la fuerza de mortalidad (K_x) mensual y su expresión porcentual sobre la K_x total (sumatorio de las K_x mensuales hasta el agotamiento completo de la "cohorte"), por parcelas y para la suma de todos los tallos presentes en el primer registro en la localidad de Don Claudio. La posibilidad de sumatorios de este índice de mortalidad (K_x) facilitaba el análisis específico de períodos de interés durante el

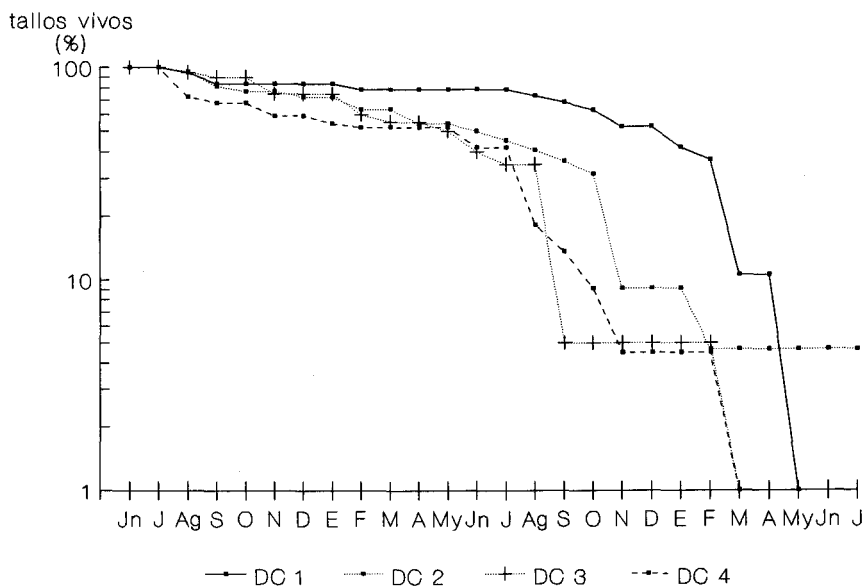
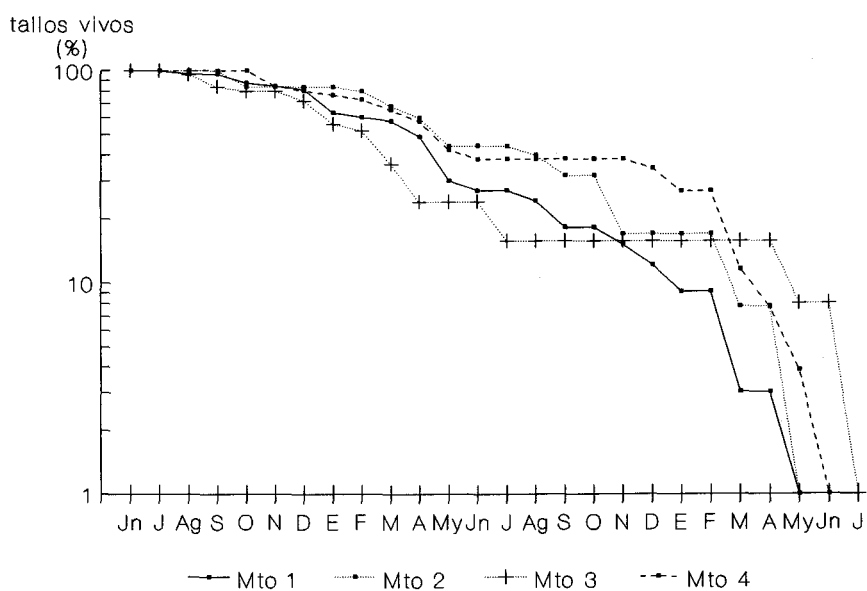
(a) D.Claudio



(b) El Muerto



Gráfica 6.6. Curvas de agotamiento de los tallos aéreos de *Spartina maritima* presentes en el primer muestreo (fin de junio de 1988) en (a) D.Claudio y en (b) El Muerto. Los datos se expresan como porcentaje de individuos de la población inicial (suma de cuatro parcelas de 10x10cm) que permanecen vivos al final de cada mes.

(a) D.Claudio**(b) El Muerto**

Gráfica 6.7. Curvas de agotamiento de los tallos aéreos de *Spartina maritima* registrados en cada parcela en el primer muestreo (fin de junio de 1988) en (a) D.Claudio y en (b) El Muerto. Los datos se representan como porcentaje de individuos de la población inicial que permanecen vivos al final de cada mes.

muestreo.

En cada parcela se aprecia un desigual reparto en el riesgo de mortalidad, resultando llamativa la presencia de meses con ausencia total de muertes. El porcentaje de meses con valores nulos de K_x era similar en las cuatro parcelas para el período completo de agotamiento de cada "cohorte" (Tabla 6.5.a), con un valor medio del 49.55% (SE=3.5). Pero no se repartían por igual, en las distintas parcelas, los meses con tasas de mortalidad cero, que suponían entre el 33.3% y el 75% del primer ciclo anual, y entre el 22.2% y el 85.7% tras el primer año y hasta el agotamiento final de tallos (a lo que llamaremos segundo ciclo). Se observa que cuando el número de meses con $K_x=0$ es alto durante un ciclo, disminuye para el siguiente y viceversa. La tasa de mortalidad durante el mes de julio de 1988 (que no se ha incluido en este análisis) fue nula para las cuatro parcelas.

Un análisis por parcela de la distribución de la mortalidad reflejaba diferencias entre ciclos, siendo la K_x media mensual y la media de las K_x no nulas incluso de hasta un orden inferior de magnitud en el primer ciclo respecto del segundo (Tabla 6.6.a).

La K_x total (sumatorio de las K_x mensuales hasta el agotamiento completo de la "cohorte") no difería entre parcelas, pero sí por ciclos (sumatorio de las K_x mensuales del primer y segundo ciclos). En la parcela 1, con ausencia de pérdidas por rotura (sólo una), tras un largo período de vida con riesgo de muerte suavemente distribuido (en más de 18 meses un 38.4% de K_x total, y sólo un 10.5% en el primer ciclo) una gran parte de los individuos simultaneaba su momento de muerte (en tres meses, el 61.6% de la fuerza de mortalidad total). La media de los sumatorios de K_x de las cuatro parcelas para el primer año (0.322; SE=0.076) suponía un 26% de la fuerza de mortalidad total media para todo el muestreo, mientras la del segundo ciclo (0.918; SE=0.035) representaba el 74% restante (Tabla 6.6.a).

Considerando conjuntamente el total de tallos marcados en el primer muestreo como única "cohorte" (Tabla 6.6.a), se polarizaba aún más la diferencia entre la intensidad de la mortalidad de los primeros doce meses ($K_x=0.307$; 16%) y la de los siguientes hasta el agotamiento completo ($K_x=1.613$; 84%).

6.3.3.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada.

La gráfica 6.6.b presenta la curva de decadencia de todos los tallos aéreos registrados en junio de 1988 en la localidad de El Muerto. Ninguno de ellos floreció antes de morir. Aunque la caída era inicialmente inferior a la percibida para Don Claudio, la "cohorte" original alcanzó el 50% antes de la media aritmética del tiempo empleado en la muerte de todos los individuos. Así, tras el verano de 1988 había disminuído el 16.5% (26.5% para Don

TABLA 6.4

Fuerza de mortalidad mensual (K_x) de tallos aéreos de *Spartina maritima* y su porcentaje sobre el riesgo de mortalidad total (ΣK_x). Se indican los resultados para cada parcela y para todo el conjunto de tallos presentes en cada localidad en el primer muestreo (DC T y Mto T).

(a) Don Claudio

MESES	DC 1		DC 2		DC 3		DC 4		DC T	
	Kx	%	Kx	%	Kx	%	Kx	%	Kx	%
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ag	0.023	2.40	0.020	1.50	0.022	1.71	0.138	10.30	0.050	2.60
S	0.051	5.23	0.067	4.99	0.023	1.80	0.028	2.09	0.043	2.25
O	0	0	0.025	1.85	0	0	0	0	0.007	0.34
N	0	0	0	0	0.079	6.09	0.062	4.63	0.034	1.78
D	0	0	0.026	1.96	0	0	0	0	0.007	0.37
E	0	0	0	0	0	0	0.035	2.59	0.007	0.38
F	0.028	2.87	0.058	4.32	0.097	7.45	0.038	2.82	0.055	2.86
M	0	0	0	0	0.038	2.90	0	0	0.008	0.44
A	0	0	0.067	4.99	0	0	0	0	0.017	0.90
My	0	0	0	0	0.041	3.18	0	0	0.009	0.47
Jn	0	0	0.038	2.82	0.097	7.45	0.087	6.49	0.048	2.49
J	0	0	0.041	3.08	0.058	4.46	0	0	0.021	1.08
Ag	0.030	3.06	0.046	3.41	0	0	0.352	26.23	0.081	4.24
S	0.032	3.29	0.051	3.81	0.845	64.96	0.125	9.31	0.134	6.96
O	0.035	3.56	0.058	4.32	0	0	0.176	13.12	0.056	2.89
N	0.079	8.10	0.544	40.53	0	0	0.301	22.42	0.196	10.23
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E	0.097	9.91	0	0	0	0	0	0	0.067	3.49
F	0.058	5.93	0.301	22.42	0	0	0	0	0.079	4.12
M	0.544	55.65	0	0	-	-	-	-	0.523	27.25
A	0	0	0	0					0	0
My	-	-	0	0					0.477	24.86
Jn			0	0					0	0
J			0	0					0	0
ΣK_x	0.977	100	1.342	100	1.300	100	1.342	100	1.919	100

(b) El Muerto

MESES	M 1		M 2		M 3		M 4		Mto T	
	Kx	%	Kx	%	Kx	%	Kx	%	Kx	%
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ag	0.013	0.88	0	0	0.018	1.62	0	0	0.008	0.46
S	0	0	0	0	0.058	5.29	0	0	0.012	0.71
O	0.043	2.82	0.076	6.90	0.021	1.93	0	0	0.035	2.00
N	0.015	1.00	0	0	0	0	0.073	5.13	0.023	1.34
D	0.016	1.04	0	0	0.046	4.17	0.020	1.43	0.020	1.12
E	0.109	7.19	0	0	0.109	9.95	0.021	1.50	0.059	3.38
F	0.021	1.40	0.021	1.93	0.032	2.94	0.022	1.57	0.023	1.35
M	0.022	1.47	0.071	6.44	0.160	14.56	0.048	3.41	0.065	3.74
A	0.075	4.91	0.054	4.96	0.176	16.05	0.054	3.84	0.076	4.40
My	0.204	13.44	0.135	12.28	0	0	0.135	9.52	0.136	7.84
Jn	0.046	3.01	0	0	0	0	0.041	2.93	0.023	1.35
J	0	0	0	0	0.176	16.05	0	0	0.025	1.43
Ag	0.051	3.37	0.041	3.77	0	0	0	0	0.026	1.52
S	0.125	8.23	0.097	8.84	0	0	0	0	0.058	3.34
O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N	0.079	5.21	0.301	27.44	0	0	0	0	0.085	4.92
D	0.097	6.38	0	0	0	0	0.046	3.23	0.040	2.28
E	0.125	8.23	0	0	0	0	0.109	7.71	0.067	3.86
F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M	0.477	31.42	0.301	27.44	0	0	0.368	26.01	0.255	14.70
A	0	0	0	0	0	0	0.176	12.45	0.046	2.64
My	-	-	-	-	0.301	27.44	0.301	21.27	0.477	27.48
Jn					0	0	-	-	0.176	10.14
J					-	-			-	-
ΣKx	1.518	100	1.097	100	1.097	100	1.414	100	1.735	100

TABLA 6.5

Distribución de meses con tasa de mortalidad nula durante el tiempo de agotamiento de las "cohortes" de tallos aéreos de *Spartina maritima* de junio de 1988.

(a) Don Claudio

	DC 1	DC 2	DC 3	DC 4
Agotamiento completo de la "cohortes" (meses)	21	24	19	19
Nº meses con $K_x=0$	11	11	10	9
% sobre el tiempo de agotamiento	52.4	45.8	52.6	47.4
Nº meses con $K_x=0$ 1º ciclo (meses 1º ciclo)	9 (12)	4 (12)	4 (12)	6 (12)
% sobre meses 1º ciclo	75.0	33.3	33.3	50.0
Nº meses con $K_x=0$ 2º ciclo (meses 2º ciclo)	2 (9)	7 (12)	6 (7)	3 (7)
% sobre meses 2º ciclo	22.2	58.3	85.7	42.8

(b) El Muerto

	M 1	M 2	M 3	M 4
Agotamiento completo de la "cohortes" (meses)	21	21	23	22
Nº meses con $K_x=0$	5	12	13	9
% sobre el tiempo de agotamiento	23.8	57.1	56.5	40.9
Nº meses con $K_x=0$ 1º ciclo (meses 1º ciclo)	2 (12)	7 (12)	3 (12)	4 (12)
% sobre meses 1º ciclo	16.7	58.3	25.0	33.3
Nº meses con $K_x=0$ 2º ciclo (meses 2º ciclo)	3 (9)	5 (9)	10 (11)	5 (10)
% sobre meses 2º ciclo	33.3	55.5	90.9	50.0

TABLA 6.6

Distribución del riesgo de muerte en las "cohortes" de tallos aéreos de *Spartina maritima* de junio de 1988.

(a) Don Claudio

	DC 1	DC 2	DC 3	DC 4	Media (S.E.)	Suma 4 parcelas
ΣK_x	0.978	1.342	1.301	1.342	1.241 (0.088)	1.919
(%)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
ΣK_x 1 ^{er} ciclo	0.103	0.342	0.456	0.388	0.322 (0.076)	0.307
(%)	(10.5)	(25.5)	(35.0)	(28.9)	(26.0)	(16.0)
ΣK_x 2 ^o ciclo	0.875	1.000	0.845	0.954	0.918 (0.035)	1.613
(%)	(89.5)	(74.5)	(65.0)	(71.1)	(74.0)	(84.0)
Media de K_x mensuales 1 ^{er} ciclo	0.008	0.028	0.038	0.032	0.026 (0.006)	0.026
Media de K_x mensuales 2 ^o ciclo	0.097	0.083	0.121	0.136	0.109 (0.012)	0.134
Media de K_x no nulas 1 ^{er} ciclo	0.034	0.043	0.057	0.065	0.050 (0.007)	0.026
Media de K_x no nulas 2 ^o ciclo	0.125	0.200	0.845	0.239	0.352 (0.166)	0.202

(b) El Muerto

	M 1	M 2	M 3	M 4	Media (S.E.)	Suma 4 parcelas
ΣK_x	1.518	1.097	1.097	1.415	1.282 (0.108)	1.736
(%)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
ΣK_x 1 ^{er} ciclo	0.564	0.356	0.796	0.415	0.533 (0.098)	0.506
(%)	(37.2)	(32.5)	(72.6)	(29.3)	(41.6)	(29.1)
ΣK_x 2 ^o ciclo	0.954	0.740	0.301	1.000	0.749 (0.159)	1.230
(%)	(62.8)	(67.5)	(27.4)	(70.7)	(58.4)	(70.9)
Media de K_x mensuales 1 ^{er} ciclo	0.047	0.030	0.066	0.035	0.044 (0.008)	0.042
Media de K_x mensuales 2 ^o ciclo	0.106	0.082	0.301	0.100	0.147 (0.051)	0.112
Media de K_x no nulas 1 ^{er} ciclo	0.056	0.071	0.088	0.052	0.067 (0.008)	0.042
Media de K_x no nulas 2 ^o ciclo	0.159	0.185	0.301	0.200	0.211 (0.031)	0.137

Claudio), siendo durante el invierno y la primavera siguientes cuando el número de muertes aumentó 2.3 veces, y el de roturas fue 6.3 veces superior. El efectivo de tallos se reduce entonces en un 48.6%, y vuelve tras ello a suavizarse la caída, decreciendo sólo un 13.8% entre el verano y el otoño temprano de 1989. Es en el tramo final de la curva (invierno y primavera siguientes) donde se concentra la muerte del 21.1% restante de la población original.

Por parcela (Gráfica 6.7.b), las "cohortes" se agotaron antes de julio de 1990, con una reducción superior al 50% entre los ocho y once primeros meses. En todos los casos, por encima del 30% de la población alcanzaba la muerte durante el segundo ciclo, donde más de la mitad de estos tallos seguían con vida hasta el final del período de estudio.

El porte presentado por los individuos al principio del muestreo permitía determinar longevidades superiores a los dos años para algunos de ellos.

En la parcela 2, en la que sólo se observó una muerte por rotura, la curva de agotamiento no difería en exceso de la de las demás parcelas. En general, durante el tiempo de vida de las "cohortes" aumentó el número de pérdidas entre febrero y mayo de 1989 y 1990, apreciándose un pronunciamiento de la pendiente en todos los casos con independencia del porcentaje de roturas registrado (casi nulo en la parcela 2 y muy fuerte en la 3). Esto, que coincidía con el período de máxima afluencia de nuevos "ramets" (recordar gráfica 6.2.b), no parecía detectarse en Don Claudio. Además, los tallos muertos de forma no violenta resultaron ser en un 63% los de mayor porte (más de 40 cm), probablemente los más longevos, durante febrero a mayo de 1989, y en un 80% en este mismo período para 1990.

La no linealidad de las curvas en el gráfico semilogarítmico reflejaba una tasa de mortalidad que no era constante durante todo el estudio. La tabla 6.4.b muestra los valores mensuales de la fuerza de mortalidad, y su porcentaje sobre la K_x total (sumatorio de K_x mensuales hasta el agotamiento completo de la "cohorte"), por parcelas y para la suma de todos los tallos presentes en el primer registro.

Se aprecia el desigual reparto en el riesgo de mortalidad mensual, y la existencia de meses con ausencia de muertes (Tabla 6.5.b). La distribución de los meses con valor $K_x=0$ era heterogénea, oscilando de un 16.7 a un 58.3% en los primeros doce meses, y entre un 33.3 y un 90.9% desde entonces hasta el agotamiento completo de los tallos (segundo ciclo). Excepto en la parcela 2, más equilibrada, el porcentaje de meses con $K_x=0$ era superior durante el segundo ciclo, en el que las muertes se concentraban al final. La tasa de mortalidad de julio de 1988, que no se incluye en este análisis, fue nula para las cuatro parcelas.

Las diferencias en la distribución de la fuerza de mortalidad, mínimas para las K_x totales (sumatorio de las K_x mensuales hasta el agotamiento completo de cada "cohorte"), aparecían entre ciclos (Tabla 6.6.b), siendo superior la K_x total en el segundo. Sólo la parcela 3, con un porcentaje de roturas entre el invierno tardío y la primavera temprana de 1989 muy

superior al de las demás (lo que supuso un 45% de las muertes registradas en dicha parcela para ese período), se comportó al contrario.

En todos los casos, tanto la K_x media mensual como la media de las K_x no nulas (Tabla 6.6.b) fue siempre inferior en el primer año que en los meses restantes hasta el agotamiento de la población, pero no tan marcadamente como en Don Claudio. Las caídas registradas en las curvas de decadencia entre febrero y mayo (de 1989 y 1990) quedaban reflejadas en el aumento, en todos los casos, del riesgo de muerte mensual para estos períodos, precedidos y sucedidos por momentos de más baja mortalidad.

6.3.4. Curvas de supervivencia: cohortes mensuales y cohortes estacionales.

6.3.4.1. Laguna de Don Claudio. Parcelas sobre la línea perimetral de clones de *Spartina maritima* en activa colonización.

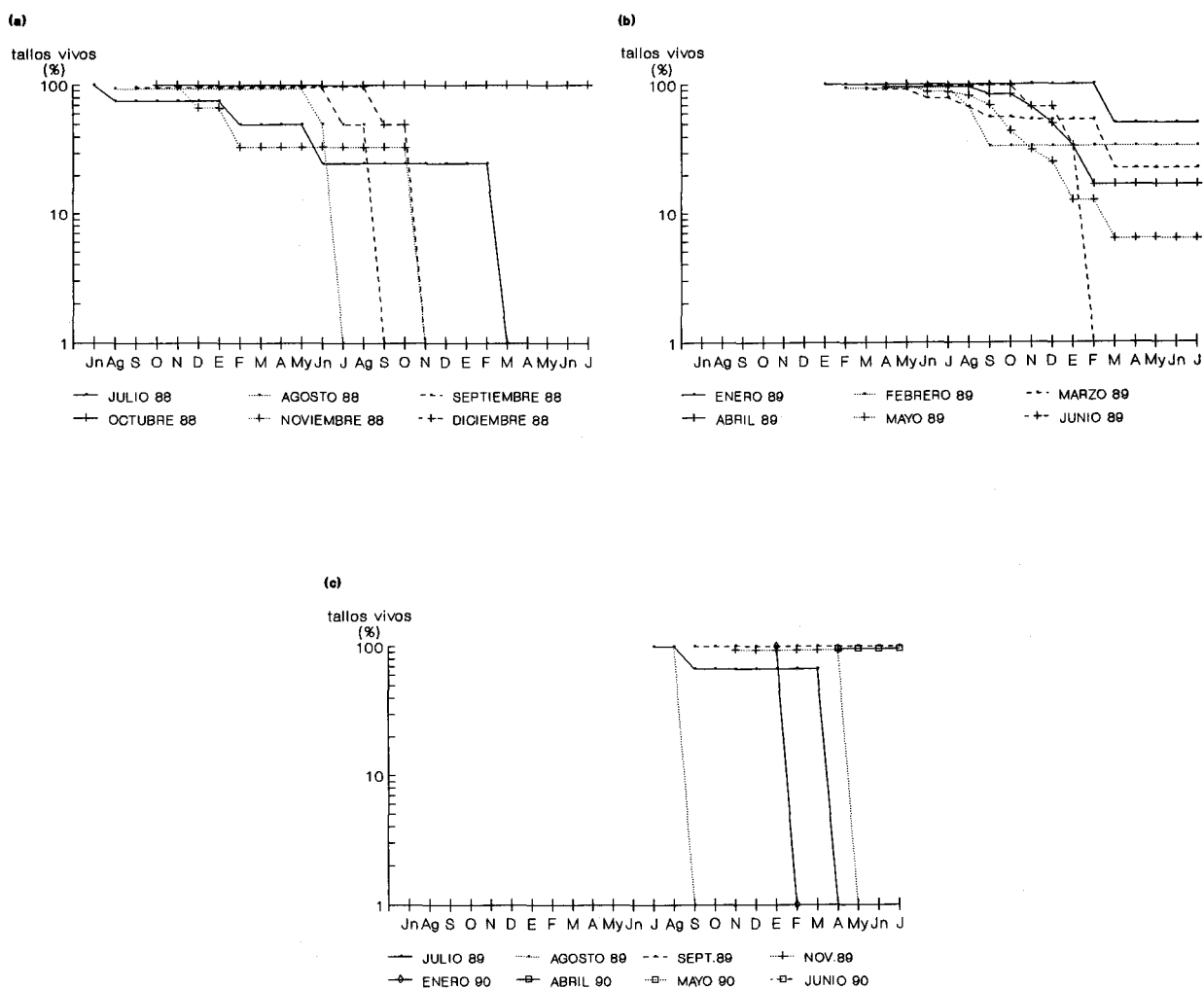
Cohortes mensuales.

Las gráficas 6.8.a, b y c muestran la evolución temporal de las cohortes mensuales de tallos aéreos surgidos entre julio de 1988 y junio de 1990, en la población de *Spartina maritima* de Don Claudio. Los valores iniciales de cada cohorte son la suma de los nuevos tallos encontrados en el conjunto de las cuatro parcelas de 10x10 cm de esta localidad. Un resumen de los resultados obtenidos se presenta en las tablas 6.7.a y 6.8.

Se registraron nuevos "ramets" en 21 de los 25 meses de muestreo, no existiendo emergencia de tallos en octubre y diciembre de 1989 ni en febrero y marzo de 1990. De todas las cohortes, incluida la de julio de 1990, el 47.6% se agotó completamente durante el período de estudio. Entre julio de 1988 y junio de 1989 se observó un aporte continuado de nuevos tallos, mientras que en el siguiente año (julio de 1989 a junio de 1990) sólo hubo nacimientos durante las dos terceras partes de los meses.

Aparece cierta recurrencia al considerar globalmente la serie de individuos nacidos cada mes (recordar gráfica 6.2.a). Siempre, las cohortes con mayor número de tallos fueron las que se produjeron en primavera e inicios del verano, siendo menor la emergencia durante el otoño y principios de invierno (esto último más marcado a lo largo del segundo año). El muestreo realizado en agosto de 1991, con registro de aumento en la densidad de tallos aéreos, puso de manifiesto la fuerte emergencia de nuevos "ramets", presumiblemente durante la primavera de este mismo año.

Se aprecia (Tabla 6.8) una disminución en el número de nacimientos para el segundo año, con un valor medio de 3.0 tallos surgidos durante los meses con aporte, frente



Gráfica 6.8. Supervivencia de las cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en D. Claudio. Se expresa como porcentaje de individuos de cada cohorte (suma de los tallos nacidos en cuatro parcelas de 10x10cm) que sobreviven mensualmente. Se considera momento de origen de las cohortes el final de cada mes con registro de nuevos tallos.

TABLA 6.7

Cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima*. (*)=los tallos nacidos durante ese mes no mueren; (#)=la cohorte no se agota, e_0 se calcula por Sarukhán y Harper (1973); $> n$ =edad máxima (meses) alcanzada por los tallos que sobreviven hasta el final del muestreo.

(a) Don Claudio

Mes de nacimiento	N° de tallos	Agotamiento completo de la cohorte	Esperanza de vida e_0 (días)	Vida media (meses)	Edad del tallo más longevo (meses)	N° de tallos vivos en julio 1990
Julio 1988	4	Marzo 1990	273	7	20	0
Agosto	4	Julio 1989	295	10	11	0
Septiembre	2	Sept. 1989	308	10	12	0
Octubre	1	---	613 (*)	---	>21	1
Noviembre	3	Nov. 1989	145	2.5	12	0
Diciembre	4	Nov. 1989	279	9	11	0
Enero 1989	2	---	926 (#)	14	>18	1
Febrero	3	---	420 (#)	6.5	>17	1
Marzo	9	---	325 (#)	7.5	>16	2
Abril	6	---	306 (#)	8	>15	1
Mayo	16	---	166 (#)	4.5	>14	1
Junio	3	Febrero 1990	182	6.5	8	0
Julio	3	Abril 1990	114	1.5	9	0
Agosto	1	Sept. 1990	15.5	---	1	0
Septiembre	2	---	290 (*)	---	>10	2
Octubre	0	---	---	---	---	---
Noviembre	1	Mayo 1990	160	---	6	0
Diciembre	0	---	---	---	---	---
Enero 1990	1	Febrero 1990	14.5	---	1	0
Febrero	0	---	---	---	---	---
Marzo	0	---	---	---	---	---
Abril	1	---	83 (*)	---	>3	1
Mayo	4	---	56 (*)	---	>2	4
Junio	11	---	28 (*)	---	>1	11
Julio	1	---	---	---	---	1

(b) El Muerto

Mes de nacimiento	N° de tallos	Agotamiento completo de la cohorte	Esperanza de vida e_0 (días)	Vida media (meses)	Edad del tallo más longevo (meses)	N° de tallos vivos en julio 1990
Julio 1988	13	---	416 (#)	11.5	>24	1
Agosto	11	---	285 (#)	6.5	>23	1
Septiembre	13	---	339 (#)	9.5	>22	1
Octubre	9	---	526 (#)	16.5	>21	2
Noviembre	16	---	447 (#)	12	>20	3
Diciembre	8	---	350 (#)	6	>19	1
Enero 1989	4	---	416 (#)	6	>18	1
Febrero	7	---	232 (#)	6.5	>17	1
Marzo	15	---	355 (#)	13.5	>16	1
Abril	14	---	248 (#)	7	>15	1
Mayo	28	---	285 (#)	8	>14	6
Junio	17	---	206 (#)	4.5	>13	3
Julio	13	---	283 (#)	9.5	>12	3
Agosto	9	---	373 (#)	9.5	>11	4
Septiembre	11	---	307 (#)	7.5	>10	4
Octubre	8	---	998 (#)	---	>9	6
Noviembre	13	---	340 (#)	7.5	>8	6
Diciembre	1	---	200 (*)	---	>7	1
Enero 1990	7	---	200 (#)	5.5	>6	2
Febrero	0	---	---	---	---	---
Marzo	15	---	374 (#)	---	>4	11
Abril	3	---	83 (*)	---	>3	3
Mayo	8	---	56 (*)	---	>2	8
Junio	10	---	28 (*)	---	>1	10
Julio	14	---	---	---	---	14

TABLA 6.8

Resumen comparativo de las cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima* registradas en ambas localidades. I=julio 1988 a junio 1990; II=julio 1988 a junio 1989 (primer ciclo); III=julio 1989 a junio 1990 (segundo ciclo); (S.E.)=error estándar; DC=Don Claudio; Mto=El Muerto.

	I		II		III	
	DC	Mto	DC	Mto	DC	Mto
Nº cohortes mensuales	20	23	12	12	8	11
Meses sin nuevos tallos	4	1	0	0	4	1
Cohortes que se agotan (%)	10 (50)	0 0	6 (50)	0 (0)	4 (50)	0 0
Nº medio de tallos/cohorte (S.E.)	4.0 (0.8)	11.0 (1.2)	4.7 (1.2)	12.9 (1.8)	3.0 (1.2)	8.9 (1.3)
Edad tallo más longevo (meses)	>21	>24	>21	>24	9	>12
Edad media tallo más longevo en cohortes que se agotan (meses) (S.E.)	9.1 (1.8)	---	12.3 (1.6)	---	4.2 (2.0)	---

TABLA 6.9

Fuerza de mortalidad mensual (K_x) y su porcentaje sobre el riesgo de mortalidad total ($K_x T$) para las cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima*.

(a) Don Claudio

Meses	Julio 88		Agosto 88		Septiembre 88		Octubre 88		Noviembre 88		Diciembre 88	
	K_x	%	K_x	%	K_x	%	K_x	%	K_x	%	K_x	%
Agosto 88	0.125	20.75										
Septiembre	0	0	0	0								
Octubre	0	0	0	0	0	0						
Noviembre	0	0	0	0	0	0	0	0				
Diciembre	0	0	0	0	0	0	0	0	0.176	36.91		
Enero 89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Febrero	0.176	29.25	0	0	0	0	0	0	0.301	63.69	0	0
Marzo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Junio	0.301	50.00	0.301	50.00	0	0	0	0	0	0	0	0
Julio	0	0	---	---	0.301	100	0	0	0	0	0	0
Agosto	0	0			0	0	0	0	0	0	0	0
Septiembre	0	0					0	0	0	0	0.301	50.00
Octubre	0	0					0	0	0	0	0	0
Noviembre	0	0					0	0	---	---	---	---
Diciembre	0	0					0	0				
Enero 90	0	0					0	0				
Febrero	0	0					0	0				
Marzo	---	---					0	0				
Abril							0	0				
Mayo							0	0				
Junio							0	0				
Julio							0	0				
ΣK_x	0.602	100	0.301	50.00	0.301	100	0	0	0.477	100	0.301	50.00
$K_x T$	0.602	100	0.602	100	0.301	100	---	---	0.477	100	0.602	100

(a) Don Claudio (cont.)

Meses	Enero 89		Febrero 89		Marzo 89		Abril 89		Mayo 89	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Febrero 89	0	0								
Marzo	0	0	0	0						
Abril	0	0	0	0	0	0				
Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0		
Junio	0	0	0	0	0.109	11.44	0	0	0.058	4.82
Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Agosto	0	0	0.176	36.91	0.067	7.02	0	0	0.032	2.67
Septiembre	0	0	0.301	63.09	0.079	8.30	0.079	10.17	0.073	6.02
Octubre	0	0	0	0	0	0	0	0	0.196	16.30
Noviembre	0	0	0	0	0.097	10.16	0.097	12.45	0.146	12.14
Diciembre	0	0	0	0	0	0	0.125	16.06	0.097	8.05
Enero 90	0	0	0	0	0	0	0.176	22.63	0.301	25.00
Febrero	0	0	0	0	0	0	0.301	38.68	0	0
Marzo	0.301	100	0	0	0.301	31.55	0	0	0.301	25.00
Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Junio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ΣK _x	0.301	100	0.477	100	0.653	68.45	0.778	100	1.204	100
K _x T	0.301	100	0.477	100	0.954	100	0.778	100	1.204	100

(a) Don Claudio (cont.)

Meses	Junio 89		Julio 89		Agosto 89		Septiembre 89		Noviembre 89	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Julio 89	0	0								
Agosto	0	0	0	0						
Septiembre	0	0	0.477	100	---	---				
Octubre	0	0	0	0			0	0		
Noviembre	0.176	36.91	0	0			0	0		
Diciembre	0	0	0	0			0	0	0	0
Enero 90	0.301	63.09	0	0			0	0	0	0
Febrero	---	---	0	0			0	0	0	0
Marzo			0	0			0	0	0	0
Abril			---	---			0	0	0	0
Mayo							0	0	---	---
Junio							0	0		
Julio							0	0		
ΣK _x	0.477	100	0.477	100	---	---	0	0	0	0
K _x T	0.477	100	0.477	100	---	---	0.301	100	---	---

Meses	Enero 90		Abril 90		Mayo 90		Junio 90	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Febrero 90	---	---						
Marzo								
Abril								
Mayo			0	0				
Junio			0	0	0	0		
Julio			0	0	0	0	0	0
ΣK _x	---	---	0	0	0	0	0	0
K _x T	---	---	---	---	0.602	100	1.041	100

(b) El Muerto

Meses	Julio 88		Agosto 88		Septiembre 88		Octubre 88		Noviembre 88	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Agosto 88	0	0								
Septiembre	0.073	6.51	0	0						
Octubre	0.041	3.72	0.041	3.97	0	0				
Noviembre	0	0	0.097	9.30	0.035	3.12	0	0		
Diciembre	0.046	4.11	0.125	12.00	0.038	3.39	0.051	5.36	0.028	2.33
Enero 89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Febrero	0	0	0	0	0.138	12.41	0	0	0.030	2.49
Marzo	0	0	0.176	16.91	0	0	0	0	0	0
Abril	0.109	9.80	0.125	12.00	0.058	5.21	0	0	0	0
Mayo	0	0	0	0	0	0	0.058	6.08	0.032	2.67
Junio	0	0	0	0	0	0	0.067	7.02	0.035	2.89
Julio	0.067	6.01	0	0	0.067	6.01	0	0	0	0
Agosto	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Septiembre	0	0	0	0	0.079	7.11	0	0	0.125	10.38
Octubre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noviembre	0	0	0	0	0	0	0	0	0.051	4.25
Diciembre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Enero 90	0	0	0	0	0.097	8.70	0	0	0.125	10.38
Febrero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marzo	0.176	15.81	0	0	0.125	11.22	0.301	31.55	0	0
Abril	0	0	0.176	16.91	0	0	0	0	0	0
Mayo	0.125	11.22	0.301	28.91	0.176	15.81	0.176	18.45	0.176	14.62
Junio	0	0	0	0	0.301	27.02	0	0	0	0
Julio	0.477	42.83	0	0	0	0	0	0	0.125	10.38
ΣK _x	1.114	100	1.041	100	1.114	100	0.653	68.46	0.727	60.38
K _x T	1.114	100	1.041	100	1.114	100	0.954	100	1.204	100

(b) El Muerto (cont.)

Meses	Diciembre 88		Enero 89		Febrero 89		Marzo 89		Abril 89	
	K _x	%	K _x	%	K _x	0	K _x	%	K _x	%
Enero 89	0	0								
Febrero	0.058	6.42	0	0						
Marzo	0.067	7.41	0	0	0	0				
Abril	0	0	0	0	0.146	17.29	0	0		
Mayo	0	0	0.125	20.75	0	0	0	0	0	0
Junio	0.176	19.50	0	0	0	0	0	0	0.032	2.81
Julio	0	0	0.176	29.25	0.097	11.47	0.030	2.55	0	0
Agosto	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Septiembre	0	0	0	0	0.125	14.78	0.032	2.74	0.114	9.94
Octubre	0	0	0	0	0.176	20.84	0	0	0.046	4.00
Noviembre	0	0	0	0	0	0	0.072	6.17	0.109	9.52
Diciembre	0	0	0	0	0.301	35.62	0	0	0.067	5.84
Enero 90	0	0	0	0	0	0	0.041	3.52	0.176	15.36
Febrero	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Marzo	0.125	13.83	0	0	0	0	0.097	8.24	0.125	10.90
Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mayo	0.176	19.50	0.301	50.00	0	0	0.602	51.19	0.477	41.63
Junio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Julio	0.301	33.33	0	0	0	0	0.301	25.60	0	0
ΣK _x	0.903	100	0.602	100	0.845	100	1.175	100	1.146	100
K _x T	0.903	100	0.602	100	0.845	100	1.175	100	1.146	100

(b) El Muerto (cont.)

Meses	Mayo 89		Junio 89		Julio 89		Agosto 89		Septiembre 89	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Junio 89	0.049	3.40								
Julio	0.076	5.23	0.084	6.85						
Agosto	0	0	0	0	0.035	3.12				
Septiembre	0.067	4.63	0.105	8.51	0.079	7.11	0.109	11.44		
Octubre	0	0	0.041	3.36	0	0	0.067	7.02	0.087	8.37
Noviembre	0	0	0.155	12.59	0	0	0	0	0	0
Diciembre	0.051	3.53	0	0	0	0	0	0	0.051	4.91
Enero 90	0.058	4.01	0.146	11.88	0.097	8.70	0	0	0	0
Febrero	0	0	0	0	0.058	5.21	0	0	0	0
Marzo	0.192	13.26	0.097	7.88	0	0	0	0	0.058	5.57
Abril	0.051	3.53	0	0	0	0	0.079	8.30	0	0
Mayo	0.058	4.01	0	0	0.243	21.82	0	0	0.146	14.03
Junio	0	0	0	0	0.125	11.22	0.097	10.16	0	0
Julio	0.067	4.63	0.125	10.15	0	0	0	0	0.097	9.31
ΣK _x	0.669	46.23	0.753	61.22	0.637	57.17	0.352	36.91	0.439	42.19
K _x T	1.447	100	1.230	100	1.114	100	0.954	100	1.041	100

Meses	Octubre 89		Noviembre 89		Diciembre 89		Enero 90		Marzo 90	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Noviembre 89	0	0								
Diciembre	0	0	0.073	5.31						
Enero 90	0	0	0	0	0	0				
Febrero	0	0	0	0	0	0	0	0		
Marzo	0	0	0	0	0	0	0	0		
Abril	0	0	0	0	0	0	0	0	0.030	2.55
Mayo	0.058	6.42	0.182	13.31	0	0	0.067	7.92	0	0
Junio	0	0	0	0	0	0	0.176	20.84	0.032	2.74
Julio	0.067	7.41	0.333	24.40	0	0	0.301	35.62	0.073	6.17
ΣK _x	0.125	13.83	0.588	43.03	0	0	0.544	64.38	0.135	11.45
K _x T	0.903	100	1.366	100	---	---	0.845	100	1.176	100

(b) El Muerto (cont.)

Meses	Abril 90		Mayo 90		Junio 90	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%
Mayo 90	0	0				
Junio	0	0	0	0		
Julio	0	0	0	0	0	0
ΣK _x	0	0	0	0	0	0
K _x T	0.477	100	0.903	100	1.000	100

a los nuevos 4.7 individuos medios mensuales entre julio de 1988 y junio de 1989. En conjunto, desde el verano de 1989 se registró una clara caída en el tiempo máximo de vida para las cohortes que se agotaban completamente, así como un número total menor de emergencias que dejaron de ser continuas.

El cálculo de e_0 y la vida media nos permitió confirmar diferencias en la curva de supervivencia de los tallos, con cohortes de inferior expectativa de vida durante el segundo ciclo (Tabla 6.7.a). A pesar del bajo número de tallos por cohorte y la utilización de diferentes aproximaciones para la estima de e_0 , que impedían una correcta comparación de los resultados, se dejaba entrever una mayor longevidad en aquellos "ramets" nacidos en invierno y principios de primavera de 1989.

El riesgo de mortalidad (K_x) no era constante durante la vida de las cohortes (Tabla 6.9.a). Algunas, desde el primer momento, alejaban la muerte durante un vasto período de tiempo. En general, se apreciaban escalones en las curvas de supervivencia (bruscos, por el bajo número de tallos) y, entre ellos, períodos relativamente amplios con ausencia de mortalidad ($K_x=0$) que, desigualmente distribuidos, conferían cierta asimetría negativa a las gráficas.

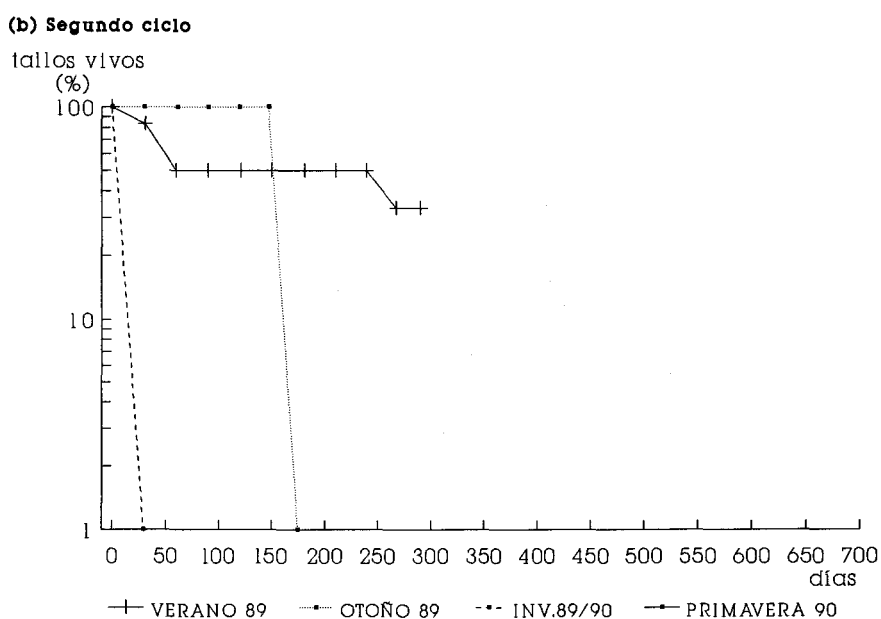
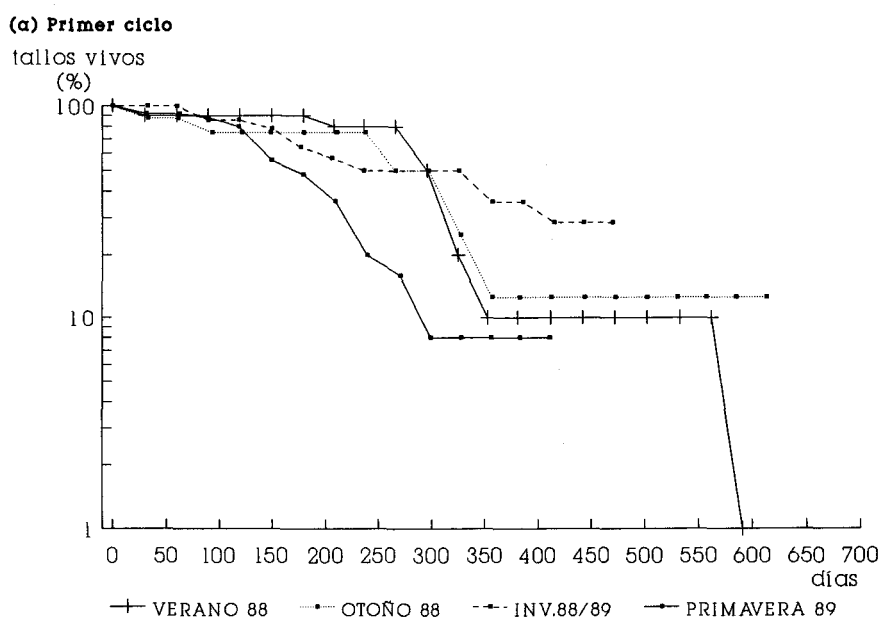
Las cohortes con mayor número de tallos (marzo, abril y mayo de 1989), que mantenían longevos sus uno o dos últimos individuos, no presentaron una fuerza de mortalidad superior al 12% de la K_x total (sumatorio de las K_x mensuales hasta el agotamiento completo) durante los tres primeros meses (fue nula para la cohorte de abril hasta 118 días después del nacimiento de los "ramets"), y concentraron más de la mitad del riesgo total de muerte, entre el 50 y el 71.5%, transcurrido del 65 al 80% del tiempo de vida desde el nacimiento de los tallos hasta la estabilización de las cohortes.

Cohortes estacionales.

Para acentuar las tendencias anteriormente expuestas, se agruparon las cohortes de tallos nacidos en la misma estación del año (Gráfica 6.9.a y b).

Ninguno de los nuevos "ramets" espigó durante el período de muestreo, debiéndose las pérdidas bien a **roturas**, bien a **muerres** por otras causas.

Las cohortes de verano de 1988 mantuvieron con vida el 80% de sus tallos hasta más de 270 días desde su nacimiento, disminuyendo a un 20% entre junio y julio del siguiente año. Al final de primavera, las pérdidas alcanzaban un 50% del total, mientras que durante el verano de 1989 moría un 40% de la población original. El 70% de las muertes registradas entre junio y septiembre de este año, lo fueron por **rotura**. Tras ello, el 10% superviviente del efectivo inicial (sólo un tallo) se estabilizó por un tiempo superior a los 240 días. La cohorte se agotaba completamente en marzo de 1990, tras más de 19 meses de vida.



Gráfica 6.9. Supervivencia de las cohortes estacionales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en D.Claudio. Las curvas representan el porcentaje de individuos de cada cohorte (total de tallos nacidos en cuatro parcelas de 10x10cm durante cada estación) que sobreviven a sucesivos incrementos de edad. Verano: julio, agosto, septiembre; otoño: octubre, noviembre, diciembre; invierno: enero, febrero, marzo; primavera: abril, mayo, junio. (a) Primer ciclo; (b) segundo ciclo.

Los tallos nacidos en otoño de 1988 presentaron una curva de comportamiento similar, con una supervivencia del 75% hasta los 240 días, y pérdidas entre septiembre y noviembre de 1989 (en todos los casos por **rotura**) que afectaban al 62.5% de la población original. El 12.5% restante (un solo tallo) permanecía con vida al final del período de estudio, 270 días más tarde.

Las cohortes de invierno de 1989, aunque sin pérdidas durante los primeros 60 días, presentaron una fuerte disminución (superior al 40% del total de tallos) entre finales de primavera y principios del otoño siguientes. La caída era más suavizada que para las cohortes anteriores, quizás por ausencia de una elevada cantidad de **roturas** (3 tallos, un 21.4%, durante este período; dos de ellos, sólo un 14.3%, entre septiembre y noviembre de 1989), aunque fue mayor el número de **muertes** de ejemplares con menos de seis meses de vida. Hasta marzo de 1990 no se producen nuevas pérdidas, estabilizándose posteriormente la población.

Los "ramets" que surgen durante la primavera de 1989, alcanzan el final del verano con un 76% de supervivencia, la más alta tras el paso de la primera estación estival, para continuar disminuyendo hasta principios de la primavera del siguiente año, en la que la población, un 8% de la original, se estabiliza. El número de tallos **muertos** con menos de 150 días de vida supuso un 36% del total de individuos y un 47% de todos los **muertos**. De septiembre a noviembre de 1989, únicamente un 16% de la cohorte sufrió **roturas**, y entre otoño e invierno, los "ramets" **muertos** (56% del total) se distribuyeron por igual.

La cohorte de verano de 1989, con un bajo número de tallos, se redujo a la mitad antes de finalizar esta misma estación, no sufriendo nuevas pérdidas hasta la primavera siguiente.

Tanto en otoño de 1989 como en invierno de 1990, sólo nació un individuo por estación, que en ambos casos murió antes de concluir el período de muestreo. El tiempo de vida no fue superior a los cinco meses en el primer caso, e inferior a 30 días en el segundo.

Durante la primavera de 1990 volvió a surgir un elevado número de tallos, de los que no se observó mortalidad al menos hasta julio de ese mismo año.

Un resumen de los resultados obtenidos se presenta en la tabla 6.10.a.

El mayor registro estacional se alcanzó en primavera de 1989, y en general fue más bajo para el segundo año de muestreo (verano de 1989 a primavera de 1990), con 6.0 tallos/estación (SE=3.5), que para el primero (verano de 1988 a primavera de 1989), con 14.2 tallos/estación (SE=3.8). La vida media, que decayó progresivamente era, sin embargo, menor durante el primer ciclo para la cohorte de primavera, en la que se detectó un elevado porcentaje de "ramets" con supervivencia inferior a los 150 días.

La esperanza de vida en el momento de nacer (e_0), reveló máxima longevidad para las cohortes de invierno de 1989, aumentando para los tallos que sobrevivían tras agotarse el 50% de la población ($e_{50\%}$). No pudo determinarse la existencia o no de relación entre e_0 y

TABLA 6.10

Cohortes estacionales de tallos aéreos de *Spartina maritima*. e_0 =esperanza de vida al inicio de la cohorte; $e_{50\%}$ =esperanza de vida para el 50% de supervivientes de la cohorte; en las cohortes que no se agotaron completamente, e_0 y $e_{50\%}$ se calcularon por Sarukhán y Harper (1973); (S.E.)=error estándar.

(a) Don Claudio

	Nº de tallos	e_0 (días)	$e_{50\%}$ (días)	Vida media (días)	Tallos vivos a los 360 días	Tallos vivos en julio 1990
Verano 1988	10	290	73	296	1 (10.0%)	0
Otoño 1988	8	311	172	266	1 (12.5%)	1 (12.5%)
Invierno 1989	14	398	437	236	5 (35.7%)	4 (28.6%)
Primavera 1989	25	199	98	179	2 (8.0%)	2 (8.0%)
Verano 1989	6	235	653	60	—	2 (33.3%)
Otoño 1989	1	160	—	—	0	0
Invierno 1990	1	14.5	—	—	0	0
Primavera 1990	16	—	—	—	—	16 (100%)
Media 1º ciclo (S.E.)	14.2 (3.8)					
Media 2º ciclo (S.E.)	6.0 (3.5)					

(b) El Muerto

	Nº de tallos	e_0 (días)	$e_{50\%}$ (días)	Vida media (días)	Tallos vivos a los 360 días	Tallos vivos en julio 1990
Verano 1988	37	372	386	236	14 (37.8%)	3 (8.1%)
Otoño 1988	33	453	194	418	18 (54.5%)	6 (18.2%)
Invierno 1989	26	330	171	326	11 (42.3%)	3 (11.5%)
Primavera 1989	59	255	194	209	14 (23.7%)	10 (16.9%)
Verano 1989	33	314	173	239	—	11 (33.3%)
Otoño 1989	22	803	—	—	—	13 (59.1%)
Invierno 1990	22	461	—	—	—	13 (59.1%)
Primavera 1990	21	—	—	—	—	21 (100%)
Media 1º ciclo (S.E.)	38.7 (7.1)					
Media 2º ciclo (S.E.)	24.5 (2.8)					

TABLA 6.11

Fuerza de mortalidad (K_x) tras incrementos mensuales de edad, y su porcentaje sobre el riesgo de mortalidad total ($K_x T$) para las cohortes estacionales de tallos aéreos de *Spartina maritima*. V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera.

(a) Don Claudio

Meses	V 88		O 88		I 89		P 89	
	K_x	%	K_x	%	K_x	%	K_x	%
1	0.046	4.58	0.058	6.42	0	0	0.036	2.59
2	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.067	7.41	0.067	5.84	0.019	1.38
4	0	0	0	0	0	0	0.041	2.96
5	0	0	0	0	0.038	3.30	0.155	11.08
6	0	0	0	0	0.087	7.60	0.067	4.79
7	0.051	5.11	0	0	0.051	4.46	0.125	8.94
8	0	0	0	0	0.058	5.06	0.255	18.26
9	0	0	0.176	19.50	0	0	0.097	6.93
10	0.204	20.41	0	0	0	0	0.301	21.53
11	0.398	39.80	0.301	33.33	0	0	0	0
12	0.301	30.10	0.301	33.33	0.146	12.75	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0.097	8.45	0	0
15	0	0	0	0	0	0	---	---
16	0	0	0	0	0	0		
17	0	0	0	0	---	---		
18	0	0	0	0				
19	0	0	0	0				
20	---	---	0	0				
21			0	0				
22			---	---				
ΣK_x	1.000	100	0.903	100	0.544	47.47	1.096	78.47
$K_x T$	1.000	100	0.903	100	1.146	100	1.398	100

(a) Don Claudio (cont.)

Meses	V 89		O 89		I 90	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%
1	0.079	10.17	0	0	---	---
2	0.222	28.51	0	0		
3	0	0	0	0		
4	0	0	0	0		
5	0	0	0	0		
6	0	0	---	---		
7	0	0				
8	0	0				
9	0.176	22.63				
10	0	0				
11	---	---				
ΣK _x	0.477	61.31	0	0	---	---
K _x T	0.778	100	---	---	---	---

(b) El Muerto

Meses	V 88		O 88		I 89		P 89	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%	K _x	%
1	0	0	0.013	0.88	0	0	0.047	2.63
2	0.050	3.17	0.028	1.85	0.035	2.46	0.043	2.43
3	0.056	3.58	0.030	1.97	0	0	0.028	1.58
4	0.031	1.98	0	0	0.038	2.67	0.040	2.28
5	0.070	4.44	0	0	0.020	1.43	0.069	3.88
6	0	0	0.049	3.24	0.043	3.07	0.013	0.71
7	0.061	3.87	0.036	2.38	0.023	1.66	0.084	4.76
8	0.022	1.42	0.019	1.27	0.079	5.60	0.049	2.78
9	0.048	3.08	0	0	0	0	0.056	3.13
10	0.026	1.68	0.064	4.19	0.030	2.12	0.112	6.32
11	0	0	0	0	0.032	2.27	0.054	3.07
12	0.058	3.70	0.023	1.55	0.072	5.13	0.030	1.69
13	0	0	0	0	0	0	0.105	5.91
14	0	0	0.051	3.39	0.342	24.18	---	---
15	0	0	0.028	1.85	0	0		
16	0.032	2.05	0	0	0.222	15.68		
17	0	0	0.135	8.87	---	---		
18	0.035	2.22	0.087	5.74				
19	0	0	0.109	7.19				
20	0.176	11.23	---	---				
21	0.058	3.70						
22	0.146	9.32						
23	---	---						
ΣK _x	0.869	55.43	0.672	44.35	0.936	66.27	0.730	41.19
K _x T	1.568	100	1.518	100	1.414	100	1.771	100

(b) El Muerto (cont.)

Meses	V 89		O 89		I 90	
	K _x	%	K _x	%	K _x	%
1	0.071	4.70	0.041	3.08	0.020	1.50
2	0.049	3.24	0	0	0	0
3	0.018	1.17	0	0	0.021	1.58
4	0	0	0	0	0.071	5.26
5	0	0	0	0	---	---
6	0.058	3.82	0.046	3.41		
7	0.021	1.39	0.025	1.85		
8	0.071	4.65	---	---		
9	0	0				
10	0.151	9.96				
11	---	---				
ΣK _x	0.439	28.93	0.112	8.34	0.112	8.34
K _x T	1.519	100	1.342	100	1.342	100

TABLA 6.12

Altura máxima alcanzada por los tallos aéreos de *Spartina maritima* de las cohortes estacionales del primer ciclo antes de romperse o de morir. (S.E.)=error estándar.

(a) Don Claudio

Cohorte	Altura máxima media de los tallos antes de romperse (cm)	Altura máxima media de los tallos antes de morir (cm)
Verano 88	36.4 (S.E.=2.6)	12.3 (S.E.=3.9)
Otoño 88	32.0 (S.E.=3.9)	2.5 (S.E.=0)
Invierno 89	16.8 (S.E.=2.2)	11.3 (S.E.=4.1)
Primavera 89	10.9 (S.E.=1.8)	8.2 (S.E.=1.4)

(b) El Muerto

Cohorte	Altura máxima media de los tallos antes de romperse (cm)	Altura máxima media de los tallos antes de morir (cm)
Verano 88	43.5 (S.E.=1.5)	12.7 (S.E.=2.6)
Otoño 88	35.4 (S.E.=3.7)	15.6 (S.E.=4.2)
Invierno 89	30.9 (S.E.=3.5)	17.1 (S.E.=3.1)
Primavera 89	19.0 (S.E.=2.7)	8.5 (S.E.=1.5)

TABLA 6.13

Distribución en altura de los tallos aéreos de *Spartina maritima* nacidos durante el primer ciclo de estudio, antes de romperse o morir. (*)=con menos de seis meses de vida.

(a) Don Claudio

Altura máxima (cm)	Tallos rotos		Tallos muertos (*)	
	Número	%	Número	%
0 - 9.5	1	5.9	23	69.7
10 - 19.5	5	29.4	5	15.1
20 - 29.5	4	23.5	5	15.1
30 - 39.5	4	23.5	---	
40 - 49.5	3	17.6	---	
TOTAL	17	100	33	100

(b) El Muerto

Altura máxima (cm)	Tallos rotos		Tallos muertos (*)	
	Número	%	Número	%
0 - 9.5	1	3.5	64	62.1
10 - 19.5	4	13.8	18	17.5
20 - 29.5	8	27.6	8	7.8
30 - 39.5	9	31.0	6	5.8
40 - 49.5	5	17.2	4	3.9
50 - 59.5	2	6.9	3	2.9
TOTAL	29	100	103	100

vida media y la densidad al inicio de cada estación.

Solamente en tres de las ocho cohortes murieron todos los tallos durante el período de estudio, aunque los de otoño e invierno del segundo ciclo presentaban un tiempo de vida muy corto.

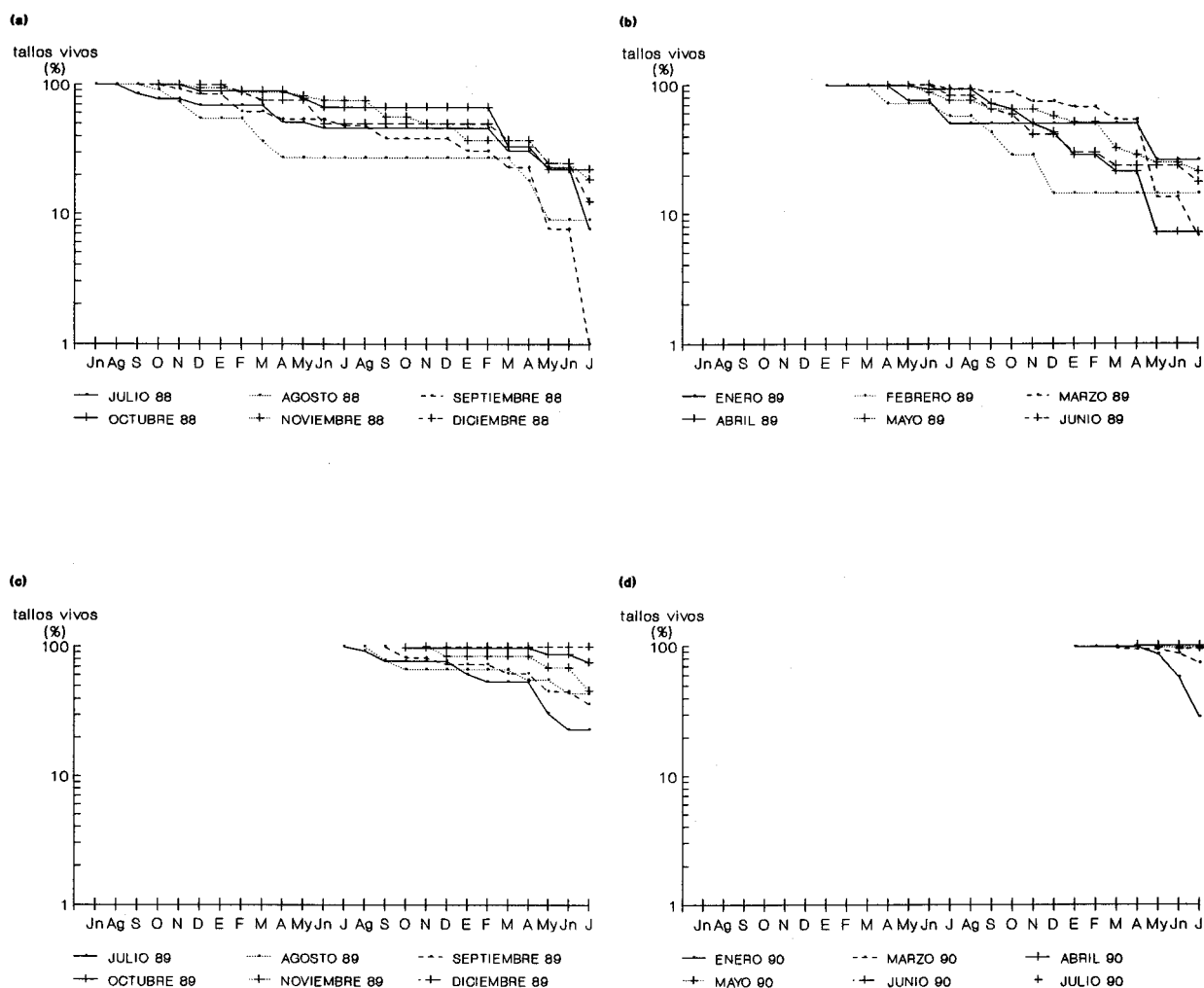
Después de un año de seguimiento de las cohortes estacionales del primer ciclo, en tres de ellas (verano, otoño y primavera) permanecía aproximadamente el 10% del efectivo inicial de tallos aéreos, mientras la cohorte de invierno mantenía más del 35% de la población original. Todas cumplieron una etapa inicial, que osciló desde los 270 días para el verano de 1988 a los 120 en la primavera de 1989, con supervivencia superior al 75%, seguida de una fuerte mortalidad que redujo drásticamente, excepto en los tallos de invierno, el número de "ramets". Los ejemplares aún vivos (de uno a dos) eran bastante más longevos, por encima de los 270 días en algunos casos, que el resto de los componentes de las cohortes. Sin considerar esta parte final de la curva de supervivencia, se apreciaba una señalada asimetría negativa, remarcada cuando el número de muertes por rotura era elevado. Así, por esta causa, para las cohortes de verano y otoño del primer ciclo, el riesgo de muerte como porcentaje de la fuerza de mortalidad total (Tabla 6.11.a), se concentró en un 90.3 y un 86.2% en los tres o cuatro últimos meses del primer año de vida de los tallos. En cambio, en las cohortes de invierno y primavera, con menor cantidad de roturas, sólo el 26.3 y el 25.5% de la K_x total respectivamente se expresó durante el verano y principios de otoño de ese año.

Las alturas medias alcanzadas por los tallos de las cohortes de verano y otoño antes de romperse, resultaron ser el doble de la de los rotos de invierno y primavera (Tabla 6.12.a), y aunque no parecía existir una altura crítica, el 64.7% de estos individuos superaron los 20 cm de longitud (Tabla 6.13.a). El riesgo de muerte de tallos con menos de seis meses de vida, que osciló entre un 4.6 y un 21.2% de la K_x total de cada cohorte (Tabla 6.11.a) no incluía a "ramets" con más de 30 cm, la mayor parte -un 69.7%- inferiores a los 10 cm de altura (Tabla 6.13.a).

6.3.4.2. Marisma de El Muerto. Parcelas sobre pastizal continuo de *Spartina maritima* en una marisma lateral estabilizada.

Cohortes mensuales.

Las gráficas 6.10.a, b, c y d muestran la evolución temporal de las cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en la localidad de El Muerto, entre julio de 1988 y julio de 1990. De nuevo, los valores iniciales de las cohortes son la suma de los tallos nacidos cada mes en las cuatro parcelas de 10x10 cm. Se presenta un resumen de los resultados



Gráfica 6.10. Supervivencia de las cohortes mensuales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en El Muerto. Se expresa como porcentaje de individuos de cada cohorte (suma de los tallos nacidos en cuatro parcelas de 10x10cm) que sobreviven mensualmente. Se considera momento de origen de las cohortes el final de cada mes con registro de nuevos tallos.

obtenidos en las tablas 6.7.b y 6.8.

El aporte de nuevos "ramets", exceptuando el mes de febrero de 1990, fue continuo a lo largo de todo el muestreo. No bastó este plazo, dos años, para el agotamiento completo de ninguna de las cohortes.

Al igual que en Don Claudio, se aprecia cierta recurrencia estacional en los registros, máximos en primavera y mínimos durante el invierno (recordar gráfica 6.2.b), así como una mayor cantidad de nacimientos durante el primer ciclo (12.9 tallos/cohorte; SE=1.8) que durante el segundo (8.9 tallos/cohorte; SE=1.3).

Tanto en 1988 como en 1989, las cohortes del mes de octubre resultaron ser más longevas y, en general, la esperanza de vida en el momento de nacer (e_0) era alta para los tallos surgidos en otoño y mínima para los de primavera y principios de verano.

No se apreciaban marcadas diferencias en las tendencias presentadas por cada cohorte. Existían períodos con ausencia completa de muerte, aunque no homogéneamente distribuidos (Tabla 6.9.b). En 15 de 23 cohortes, el riesgo de muerte para el primer trimestre no superaba el 10% de K_x total, siendo en la mitad de los casos igual a cero.

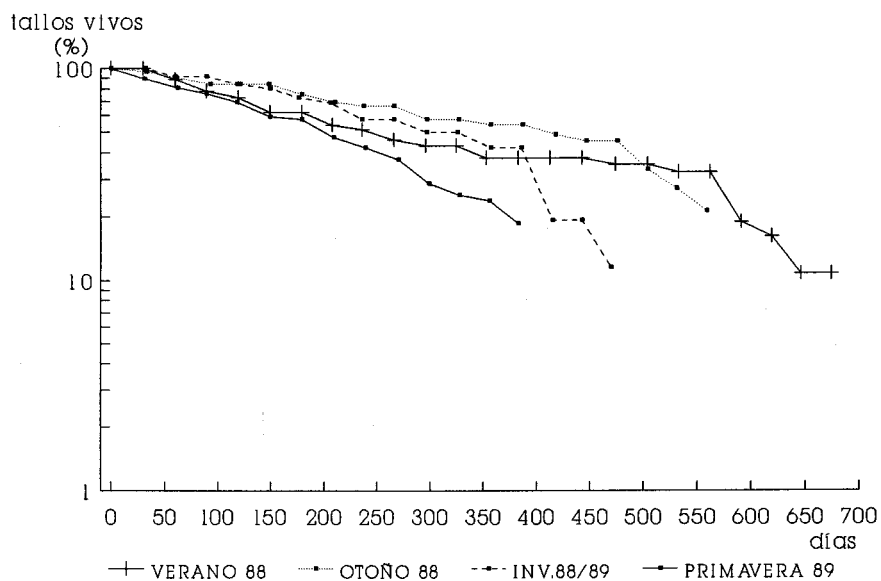
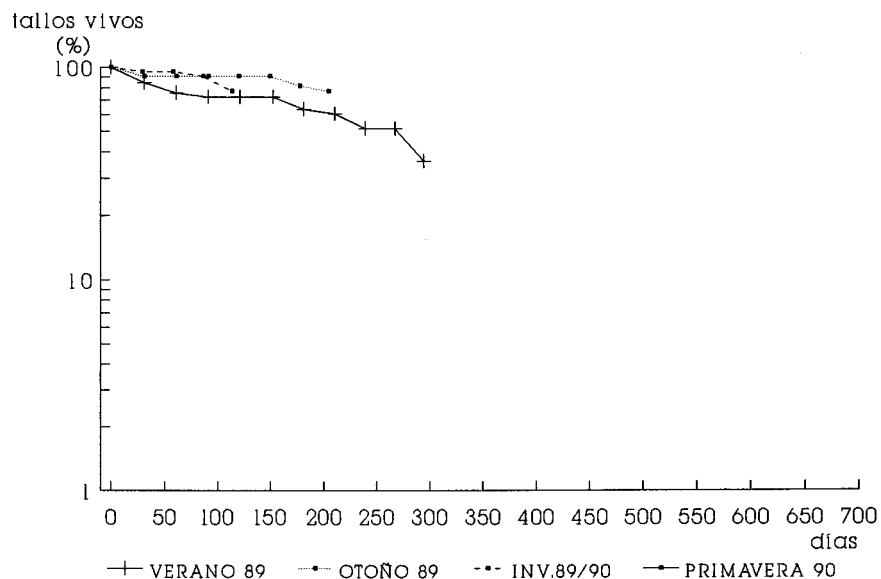
En la mayoría de las cohortes nacidas en el primer semestre de estudio se pudo apreciar un aumento de la fuerza de mortalidad durante el final del invierno y la primavera, tanto en 1989 como en 1990, siendo mayor en el último tramo de las curvas de supervivencia.

Cohortes estacionales.

Para realizar un estudio más detallado, los individuos que surgieron en la misma estación del año se agruparon en curvas compuestas de supervivencia (Gráficas 6.11.a y b), y se analizaron los motivos de decadencia de las cohortes. Ninguno de los "ramets" de esta localidad floreció, y las pérdidas se debieron en todos los casos bien a **rotura** bien a **muerte** por otras causas.

La cohorte de verano de 1988 redujo linealmente, en escala semilogarítmica, su efectivo inicial, hasta quedar con un 32.4% de supervivientes a lo largo de 570 días. Durante este espacio de tiempo, los "ramets" que **murieron** alcanzaban de 1 a 17 meses de edad, y sólo un 54.0% superaba los seis meses de vida. Es entre marzo y mayo de 1990 cuando el 71.4% de las pérdidas que se registran (un 18.9% de la cohorte original) lo son debido a **rotura** de los tallos. Las **roturas** hasta el final del muestreo afectaron a un 13.5% de los "ramets" iniciales. En julio de 1990 sobrevivían tres tallos (8.1%) que, con 22, 23 y 24 meses de vida respectivamente, resultaron ser los más longevos de los nacidos durante los dos años de estudio en esta localidad.

La curva de los individuos marcados en otoño de 1988 presentó un comportamiento similar a la anterior, aunque en la cohorte de verano la mortalidad era mayor.

(a) Primer ciclo**(b) Segundo ciclo**

Gráfica 6.11. Supervivencia de las cohortes estacionales de tallos aéreos de *Spartina maritima* en El Muerto. Las curvas representan el porcentaje de individuos de cada cohorte (total de tallos nacidos en cuatro parcelas de 10x10cm durante cada estación) que sobreviven a sucesivos incrementos de edad. Verano: julio, agosto, septiembre; otoño: octubre, noviembre, diciembre; invierno: enero, febrero, marzo; primavera: abril, mayo, junio. (a) Primer ciclo; (b) segundo ciclo.

Así, tras 150 días, en esta última únicamente sobrevivía el 62.2%, frente a un 84.8% de brotes otoñales, en los que la población con más de seis meses de vida suponía el 69.7% de la original. Una caída, que implicaba a casi el 25% del total de tallos, se producía después de 480 días de seguimiento de la cohorte, significando las pérdidas por **rotura**, observadas entre marzo y mayo de 1990, tres cuartas partes de las pérdidas registradas en este intervalo. Las **roturas** alcanzaron el 33.3% de la cohorte durante todo el estudio, concentrándose más de la mitad de ellas en este breve período (marzo a mayo). En julio de 1990, seis tallos con edades comprendidas entre los 570 y los 630 días permanecían con vida.

En la cohorte de invierno de 1989 como en la del otoño anterior, subsistían a los 150 días más del 80% de los individuos, y el porcentaje de tallos que sobrepasaron los seis meses de vida supuso el 69.2% del total. La curva de supervivencia se redujo linealmente hasta principios de primavera de 1990, sufriendo una brusca caída (34.6%, y de ésta más de la mitad, un 55.6%, por **roturas**) entre marzo y mayo de ese mismo año.

Los "ramets" que surgen durante la primavera de 1989, los más numerosos, presentan desde el comienzo un fuerte descenso, lineal, con supervivencia del 59.3% después de 150 días, e inferior a la mitad (47.5%) para tallos con más de seis meses de vida. Las **roturas**, que sólo afectaron al 11.9% de la cohorte durante el período de muestreo, se concentraban (el 57.1% de éstas) entre marzo y julio de 1990.

A pesar del menor tiempo de seguimiento, las curvas compuestas de supervivencia de los nacidos durante el segundo ciclo (verano de 1989 a primavera de 1990) parecían comportarse de manera similar a las anteriores. A los 150 días persistían, respectivamente, el 72.7% y 90.9% de las cohortes de verano y otoño, así como un 60.6 y 77.3% de tallos con seis meses de vida. Estos porcentajes eran superiores a los del primer ciclo, pero se mantenían las diferencias entre estaciones. De la cohorte de invierno, permanecían un 77.3% de los "ramets" tras 120 días, y en la de primavera no se registraron pérdidas (con más de 90 días de vida para los tallos nacidos en abril de 1990).

Los tallos rotos de la cohorte de verano de 1989 (sólo un 9% del total) volvían a concentrarse durante la primavera siguiente, 300 días después de su nacimiento, mientras en las restantes cohortes únicamente tres de los 65 individuos se vieron afectados por esta causa de muerte hasta julio de 1990.

Un resumen de los resultados obtenidos aparece en la tabla 6.10.b. El mayor registro se observó durante la primavera de 1989. De nuevo, como en Don Claudio, la media estacional para el primer ciclo de muestreo (38.7 tallos/estación; SE=7.1) resultó ser más elevada que para el segundo (24.5 tallos/estación; SE=2.8), aunque siempre fue superior la cantidad de nuevos "ramets" que surgían en El Muerto.

La esperanza de vida en el momento de nacer (e_0) era máxima en las cohortes de otoño; la de 1988 también presentaba el valor de vida media más alto. Por el contrario, los

tallos nacidos en primavera de 1989 tenían el valor de e_0 menor, aunque esta estima de supervivencia de los tallos se equiparaba en todas las cohortes (excepto verano de 1988), una vez reducidas las poblaciones originales al 50%. No se pudo establecer una correlación entre la longevidad de los individuos y la densidad de la población al comienzo de cada cohorte. Ninguna de las cohortes se agotó completamente durante el tiempo de muestreo. En las del primer ciclo, tras un año de seguimiento en cada una, los porcentajes de supervivencia oscilaron entre un 54.5% para los tallos surgidos en otoño y un 23.7% para los de primavera.

En El Muerto todas las curvas de supervivencia parecían comportarse de manera similar, mostrando desde el principio un decremento exponencial en el número de individuos con el tiempo que, en el caso de las cohortes con un seguimiento más amplio (verano y otoño de 1988 e invierno de 1989), se rompía bruscamente llegada la primavera de 1990. Este violento cambio de pendiente reflejaba un importante aumento en la pérdida de tallos, que sugería la influencia de algún componente adicional sobrepuesto a la tasa de declinación existente. Hasta la abrupta variación en las curvas, el modelo exponencial decadente (Deevey tipo II) proporcionaba un ajuste estadísticamente significativo para las cohortes estudiadas durante más tiempo (Tabla 6.14), no apreciándose durante ese período cambios en la supervivencia de los tallos en relación con algún momento estacional determinado. La linealidad en el gráfico semilogarítmico indicaba que los tallos de cada cohorte estaban expuestos a un riesgo de muerte (K_x) de la misma magnitud (Tabla 6.11.b), que resultaba ser ligeramente inferior para los nacidos en otoño. Los escalones registrados en primavera de 1989 en las curvas de supervivencia de las cohortes mensuales del primer semestre de muestreo quedaban amortiguados en este análisis estacional, pero no así los de 1990.

Las alturas medias alcanzadas por los tallos rotos de las cohortes estacionales de seguimiento temporal más amplio (verano y otoño de 1988 e invierno de 1989) superaron los 30 cm. En conjunto, el 82.7% de todos los "ramets" del primer ciclo rotos sobrepasaban los 20 cm, mientras que el 79.6% no alcanzó esta misma altura antes de morir (Tablas 6.12.b y 6.13.b).

6.4. Discusión.

Del análisis de las curvas de agotamiento y de supervivencia, de las variaciones en densidad y de las tasas de mortalidad en ambas localidades, se desprendían similitudes y diferencias en la dinámica poblacional de tallos aéreos de *Spartina maritima*.

En Don Claudio, globalmente, podemos observar dos procesos diferenciados en su escala temporal de aparición, que justifican las tendencias detectadas. Primero, una dinámica estacional de tallos aéreos, con incrementos de densidad por mayor emergencia de

TABLA 6.14

Ajuste exponencial negativo ($y = a \cdot e^{-bx}$) para las curvas compuestas de supervivencia de las cohortes estacionales con seguimiento más amplio en la Marisma de El Muerto. Se indica el período de tiempo en meses ajustado para cada cohorte.

Cohorte	Meses	a	b	r ²	p<
Verano 88	19	1.996	0.015	0.9518	0.001
Otoño 88	16	2.040	0.012	0.9832	0.001
Invierno 89	13	2.084	0.017	0.9702	0.001
Primavera 89	12	2.120	0.032	0.9693	0.001
Verano 89	9	2.016	0.018	0.9097	0.001

nuevos individuos durante la primavera e inicios del verano, y disminuciones en otoño e invierno, aunque no parece apreciarse un patrón estacional concreto, debidas principalmente al ligero incremento en el número de muertes (que incluye la muerte postespigación), y a la reducción o ausencia de nuevos tallos. Todo esto queda ampliamente enmascarado en el segundo ciclo anual por un proceso diferente, la dinámica anular de crecimiento auxoclónico, expresada en las parcelas permanentes como importantes cambios en la distribución temporal de la densidad a lo largo del período de estudio, así como en la variación de la disposición relativa de éstas en el rodal de *Spartina maritima*. Las parcelas, originalmente situadas en el borde del clon, en un anillo de alta densidad en activa expansión, modificaron con el tiempo su posición relativa, quedando ubicadas a lo largo del segundo ciclo en uno de los anillos de baja densidad descritos con anterioridad (apartado 5.1.3.2), no sin antes haber generado un nuevo anillo externo de alta densidad. El frente rizomatoso de avance de los clones circulares de *Spartina maritima* se expresaba externamente, conforme invadía el área desnuda adyacente, como densidad de tallos aéreos, que alcanzaba un máximo y decaía con posterioridad. Quedaban así estas zonas, que incluían a nuestras parcelas, expuestas a una posible recolonización, faltando por saberse si realmente ello ocurriría, como parecía desprenderse de la ligera recuperación del número de tallos que en los últimos meses de seguimiento (primavera de 1990) se había observado. Un nuevo muestreo, llevado a cabo en agosto de 1991 en estas mismas parcelas permanentes, así lo confirmó. Se registraron densidades que, en tres de los cuatro casos, alcanzaron o superaron las densidades máximas del período junio 1988-julio 1990, y que en general distaban de los valores mínimos encontrados al final del segundo ciclo.

En la Marisma de El Muerto, en conjunto, podemos volver a diferenciar dos procesos superpuestos que, en distinta escala temporal, condicionan la expresión numérica de tallos aéreos de *Spartina maritima*. Una dinámica estacional, claramente observable durante el primer año de estudio, en el que sólo los meses invernales ofrecen un balance favorable a la muerte de tallos, registrándose el máximo aporte de nuevos individuos durante la primavera. Aquí, al contrario de lo que se aprecia en Don Claudio, este incremento de nuevos "ramets" viene acompañado de un aumento de las pérdidas durante ese mismo período. En el segundo ciclo en cambio, existe un marcado predominio en el número de muertes frente a nacimientos, posible reflejo de una dinámica de crecimiento con alternancia de alta y baja densidad de tallos aéreos como *modus operandi* de la expresión en el espacio de *Spartina maritima* que, sin embargo, la evolución fisiográfica de la zona parece haber confundido. Es quizás por ello por lo que no se encontraron diferencias significativas, para tres de las cuatro parcelas, en la distribución mensual de la densidad entre el primer y el segundo ciclos de estudio. El análisis del flujo de población reafirma una "dinámica de densidades" en El Muerto semejante a la de Don Claudio, aunque el equilibrio del medio físico por el balance de los procesos de erosión/sedimentación, la ocupación de todo el espacio disponible y la coalescencia de clones,

limiten su expresión e impidan su apreciación. Así, los clones, desarrollados y fusionados hasta ocupar todo el espacio disponible que supone esta franja mareal, constituyen un amplio pastizal en el que si bien no es posible distinguir una estructura anular de crecimiento (apartado 5.1.3.2), sí se observan, sobre parcelas permanentes, variaciones en los patrones de distribución del número de tallos aéreos expresados en el tiempo, aunque con un carácter menos marcado que en Don Claudio. Igualmente, el proceso de recolonización no pudo entenderse en los términos discretos que para Don Claudio han sido descritos con anterioridad, dado que las parcelas nunca quedaron casi o completamente vacías, quizás debido a la expresión modular de auxoclones diferentes que comparten un mismo espacio y se sustituyen en el tiempo, y que confieren a la zona un aspecto de pastizal homogéneo y permanente. A pesar de ello, en agosto de 1991, las parcelas que iniciaron su recuperación durante el verano anterior volvían a registrar densidades elevadas, en uno de los casos con una mayor ocupación del espacio que la reflejada durante el período continuo de estudio (junio, 1988 a julio, 1990). Mientras tanto, la "baja" densidad de las otras dos parcelas parecía obedecer a fenómenos erosivos, predominantes en algunas zonas de El Muerto al final de este período (apartado 4.3.3) y que, habiéndose mantenido hasta el verano de 1991, afectaban al espacio sobre el que estas dos parcelas estaban dispuestas.

Las diferencias entre localizaciones se reflejaban más en el espacio que en el tiempo. El espacio, que en Don Claudio quedaba desnudo o con muy baja densidad durante períodos de tiempo tras los que se recolonizaba de nuevo por *Spartina maritima* u otras especies (apartado 5.1.3.2), parecía estar mejor aprovechado por esta gramínea en El Muerto, donde la sustitución se realizaba, aparentemente, de forma continuada. La imposibilidad de *Spartina maritima* de avanzar hacia nuevos espacios adyacentes (salvo los ofrecidos por los fenómenos cíclicos de erosión/sedimentación en el límite con las planicies mareales de fangos desnudos, descritos para este tipo de zonas estabilizadas, apartado 4.3.3.3), y la no diferenciación de individuos auxoclónicos aislados (claramente apreciables en Don Claudio), eran motivo de la supuesta variación en el patrón espacial visualizable para ambas poblaciones.

Los resultados mostraban para Don Claudio, con inferior aporte de nuevos tallos, un menor riesgo de muerte en éstos, desde su nacimiento y durante un relativamente amplio período de tiempo, que podía verse alterado de forma importante por algún factor (o factores) adicional que no llegó a establecerse, determinante del elevado porcentaje de pérdidas por rotura. Alguna de las "cohortes" de junio de 1988, con ausencia de muerte por esta causa, aproximó su curva de agotamiento a la de tipo I de Deevey, reflejando cierta simultaneidad final en la pérdida de la mayor parte de los individuos.

En esta localidad, en las cohortes estacionales de invierno y primavera de 1989, igualmente con bajo número de roturas, se apreció una muerte generalizada de tallos. Ello, asociado a una escasa regeneración de la población durante el segundo ciclo y a la abundante

fragmentación de tallos en verano y otoño de 1989 (que afectó a los individuos más longevos), se manifestó como una drástica reducción de la densidad, llegando a ser nula la presencia de "ramets" en alguno de los espacios muestreados. La variación de la posición relativa de las parcelas de estudio, inicialmente en el borde del rodal de *Spartina maritima*, e incluídas en él dos años más tarde, así como la recuperación de la densidad de tallos aéreos observada en agosto de 1991, parecían confirmar la dinámica de crecimiento anular de los auxoclones.

En El Muerto, del nacimiento ininterrumpido de tallos resultaba un solapamiento intensivo de cohortes a través del tiempo. El continuo aporte de "ramets" compensaba el riesgo de muerte de igual magnitud encontrado para éstos en cada cohorte, coincidiendo el considerable aumento de registros durante la primavera con los apreciables cambios de pendiente de las curvas de reducción y de supervivencia. En las "cohortes" de junio de 1988, los tallos rotos y muertos, tanto en primavera de 1989 como de 1990, eran los de mayor longitud, probablemente los más longevos,. Los nacidos durante el primer año de estudio, agrupados en cohortes estacionales, sólo disminuyeron bruscamente en primavera de 1990, pero no en la anterior. Un análisis general de la mortalidad de tallos muestra claramente el aumento de las tasas de muerte durante esta estación del año. Para Waite (1984) el riesgo de mortalidad no está igualmente repartido entre los individuos de una población, siendo dependiente del tamaño de cada individuo, de la edad, del genotipo y de la posición espacial relativa con respecto a sus vecinos potencialmente competitivos (Mack y Harper, 1977; Harper, 1977; Cook, 1979; Law, 1981).

En este incremento de pérdidas localizado en el tiempo, que afectaba a los individuos de mayor edad en El Muerto, debemos distinguir ciertos aspectos. Por un lado, la influencia de algún componente adicional sobreimpuesto a la tasa de declinación existente, expresada por la concentración de rotura de tallos. Las mareas equinocciales y la proliferación de algas (apartado 4.3.3.3) parecen tener en ello una notable incidencia. Por otro, la coincidencia del aumento del riesgo de muerte y del aporte máximo de nuevos hijos vegetativos, que sugería la regulación de la mortalidad por algún recurso limitado (¿espacio?), y sobre la que las variaciones climáticas estacionales más rigurosas únicamente repercutían elevando el número de pérdidas por rotura. Diferentes estudios (Lamp, 1952; Langer, 1956; Langer, Ryle y Jewiss, 1964; Robson, 1968; citados en Sarukhán y Harper, 1973; Sagar, 1959; Harper y White, 1971; Tamm, 1972a, b; Sarukhán y Harper, 1973; Hawthorn y Cavers, 1976; citados en Waite, 1984), sugieren que el riesgo de muerte entre los individuos establecidos es más elevado durante los períodos de crecimiento rápido en primavera y verano temprano, cuando la competencia por los recursos está en su punto máximo (Harper y White, 1974), relacionando la mortalidad con algún parámetro de la tasa de crecimiento de los supervivientes. Para *Spartina maritima*, en El Muerto, la ocasión en que el máximo de mortalidad afecta a una cohorte varía con el momento en el que los tallos se han producido. De entre todos los

individuos, los existentes antes de julio de 1988 registraron el mayor riesgo de muerte en primavera de 1989 y de 1990. Aquéllos nacidos desde julio de 1988 durante las estaciones de verano, otoño e invierno, aparentemente se escapaban a los efectos del crecimiento activo de la primavera de 1989 y mostraban un máximo de mortalidad entre marzo y mayo del siguiente año.

Como señalan Sarukhán y Harper (1973), la mortalidad, las tasas de nacimiento y la longevidad son elementos críticos de los ciclos de vida de las especies, y si la población de una especie se mantiene estable debe existir un equilibrio en las complejas interacciones entre las tres. A pesar de la estabilidad encontrada en la población de tallos aéreos de *Spartina maritima* en El Muerto, de nuestros datos no se dedujo si la mortalidad se producía como resultado de los nuevos aportes o si esto último obedecía a la muerte de los individuos. Tampoco si la longevidad de los tallos venía regulada por la densidad de la población en el momento del nacimiento. Aunque todas las cohortes decaían exponencialmente durante un amplio período de tiempo, la esperanza de vida al nacer y la vida media parecían específicas para cada una. El estudio no aportaba ninguna evidencia que indicase que ambas estaban directamente relacionadas con la estación de nacimiento, pero sugería que las cohortes de otoño resultaban ser las de mayor longevidad en esta localidad.

En ambas poblaciones los tamaños de las cohortes de tallos y sus proporciones relativas variaban durante el año, a la vez que su supervivencia oscilaba entre aquéllas con distribución negativamente sesgada (Deevey tipo I) encontradas para las poblaciones de clones en activo crecimiento y colonización de nuevas áreas desnudas y las que se aproximaban a un riesgo de muerte constante (Deevey tipo II) encontradas en poblaciones estabilizadas en un estado estacionario dinámico en el que las nuevas estructuras sustitufan con gran rapidez a las estructuras senescentes.

En las dos poblaciones, el nacimiento de hijos vegetativos estuvo restringido en las parcelas de estudio durante el segundo año de seguimiento, pero mientras que en El Muerto existió siempre un aporte continuo de tallos, en Don Claudio llegó a ser prácticamente nulo entre el verano de 1989 y la primavera siguiente. Sin embargo, en esta última localidad, a medida que disminuía en las parcelas el nacimiento de "ramets", se colonizaba el espacio adyacente a ellas, apareciendo un nuevo anillo externo de alta densidad de tallos. Globalmente se apreciaba aquí, como en El Muerto, un crecimiento clonal continuo en el tiempo, en este caso diferenciable, además, en el espacio. Paralelamente, en Don Claudio, dentro de las parcelas parecía registrarse un aumento generalizado del riesgo de muerte de los tallos, alcanzándose las densidades mínimas entre marzo y mayo de 1990, probablemente por un estrecho acoplamiento de las muertes con el crecimiento clonal, máximo en primavera, en un medio físico (en continua variación por predominio de la acreción de sedimentos) donde la posibilidad de expansión se presentaba como una necesidad.

En El Muerto, dentro de las parcelas, el incremento en el riesgo de muerte de los tallos coincide con el pico primaveral de nuevos hijos vegetativos, contrariamente a lo que ocurre en Don Claudio. Esto es quizás un índice de la limitación del recurso espacio. Thomas y Dale (1975) encontraron que la ausencia de floración en *Hieracium florilandum* era reflejo de la competencia por el espacio. Durante nuestro estudio, solamente se registró espigación de "ramets" en los auxoclones de Don Claudio, siempre en continua expansión y colonización de los espacios adyacentes desnudos.

7. DISCUSSION.

7. DISCUSION

El estuario del que forman parte las Marismas del Odiel constituye un buen ejemplo de estuario juvenil de alta dinámica donde, paralelamente, puede verse de forma clara la incidencia en los procesos geomorfológicos de actividades perturbadoras generadas por acciones humanas. En este último sentido es notorio el papel modificador del Dique Juan Carlos I y sus accesos y, secundariamente, del Dique de Punta Umbría. El funcionamiento de poblaciones y comunidades de marismas puede verse influido por dichas actuaciones.

Spartina maritima, actualmente en regresión en la mayor parte de Europa, es una de las especies más características de este espacio natural. Las Marismas del Odiel constituyen uno de los pocos enclaves donde aún existen vastas poblaciones, en el límite meridional de su distribución en el continente. Esta especie, que aparece de manera discontinua sobre las marismas del Golfo de Cádiz, ofrece en el estuario del Odiel la expresión cuantitativa más importante de las costas atlánticas europeas, aunque su extensión aquí ha disminuido durante los últimos treinta años, y también parece encontrarse en regresión (Figuroa, comunicación personal).

Nuestra investigación ha puesto de manifiesto aspectos inéditos de la ecología de esta especie, y reafirmado su papel fundamental en estas marismas como precursora de las mismas.

Su importancia desde un punto de vista fisiográfico se confirma en nuestros estudios, al comparar las variaciones en el nivel de sedimentos de zonas desnudas intermareales y de espacios adyacentes colonizados por *Spartina maritima*. A su vez, se comprueba como el balance entre erosión y sedimentación depende tanto de la localización y posición topográfica de cada enclave en el estuario como de las características geomorfológicas que definen a cada zona.

Al final del período de estudio, veintiocho meses, en enclaves protegidos por ganchos arenosos, el nivel del sustrato en fangos colonizados por *Spartina maritima* registra un incremento dos veces superior al de los espacios desnudos más próximos. Las diferencias en las tasas anuales de deposición oscilan ligeramente en torno a este valor.

En marismas laterales de orilla de caños, la posición en el gradiente topográfico y la variación de la densidad de tallos aéreos en las poblaciones de *Spartina maritima* (con rodales dispersos y baja densidad de tallos hacia el límite inferior de distribución, e incremento en la densidad hasta ocupar todo el espacio disponible al acercarnos al límite superior de distribución) se reflejan en el balance neto erosión/deposición, siempre positivo a la acreción de sedimentos en la zona Alta y favorable a la erosión en la zona Baja (más expuesta a la

energía de mareas y olas potenciada por el tráfico portuario).

La metodología detallada empleada detecta un patrón estacional en la dinámica de acreción/erosión de sedimentos similar para las localidades seleccionadas en el estuario, con independencia del balance neto anual de cada una.

Se aprecian incrementos del nivel del sustrato en áreas desprovistas de vegetación entre primavera y verano, tanto en enclaves al abrigo de ganchos arenosos como en marismas de márgenes de caños. Al final del verano se registran períodos erosivos que, si bien se continúan fuertemente durante otoño e invierno (coincidiendo con los mayores valores de precipitación mensual y los caudales del río más elevados) en zonas expuestas de marismas de orilla de caños estuarinos, se alteran en las áreas protegidas por ganchos arenosos que constituyen lagunas litorales, donde se registra un segundo pico de deposición. Aquí quedan atrapados sedimentos que durante el otoño se movilizan en zonas de marisma menos protegidas.

Los espacios colonizados por *Spartina maritima* experimentan los mayores valores de acreción durante el período de remoción de sedimentos otoño-invernal, y su principal fuente de aportes parece ser las zonas desnudas adyacentes. La presencia de esta especie minimiza considerablemente los períodos erosivos y estabiliza los sustratos sobre los que se establece.

En general, el registro de valores en cortos intervalos de tiempo refleja un complejo espectro de variaciones intra e interanuales con diferencias entre los distintos lugares considerados.

Mientras que en lagunas litorales hemos detectado continuos incrementos en la deposición de sedimentos, en marismas laterales de caños el cambio desde una situación predominante de acreción a una de erosión y viceversa es bastante rápido. En el primer caso, ello conlleva a la implantación en las planicies intermareales desnudas iniciales de una vegetación caracterizada por su zonación "dinámica" (Chapman, 1977). En el segundo caso, el equilibrio en los procesos de acreción/erosión en amplios períodos de tiempo permite cierta estabilidad en la vegetación que se dispone en zonación "estática" (Chapman, 1977), situación alterada solamente por factores ambientales determinantes; en la actualidad, el incremento cuantitativo de algas detectado en las Marismas del Odiel puede ser un claro ejemplo de esto último. Los acúmulos de algas sobre poblaciones de *Spartina maritima* provocan rotura y mortandad de tallos aéreos. Esto posibilita el incremento de episodios erosivos a niveles más elevados de la marisma baja. La eutrofización del estuario tendría un efecto muy negativo en este sentido.

Spartina maritima en nuestra marisma aparece en extensas formaciones continuas con alta densidad de tallos aéreos y como rodales de tamaño variable en puntos de nueva colonización.

Los fenómenos erosivos facilitan su dispersión, al desprender bloques de sustrato con fragmentos de vegetación, bien como rizomas sueltos bien como pequeñas matas de tallos aéreos con rizomas que, desplazados a la deriva, llegan a quedar anclados ocasionalmente en nuevas áreas desnudas emergidas a lo largo de la línea de marea.

Una vez implantada, *Spartina maritima* inicia su expansión por crecimiento vegetativo. La estructuración mediante el crecimiento de clones de esta especie constituye un paso importante en la diversificación de las comunidades de marisma. El desarrollo espacial de sus tallos aéreos, arraigados en el sustrato tras la colonización, se caracteriza por un predominio de la componente horizontal de crecimiento sobre la vertical -altura- (Castellanos *et al.*, 1992).

El crecimiento de las colonias de *Spartina maritima* en nuestras latitudes se acompaña de cambios en la distribución de densidades y del desarrollo de patrones concéntricos, añadiéndose anillos de alta densidad e incrementando los clones su diámetro. Los resultados demuestran la relación lineal positiva que existe entre el tamaño (diámetro) del auxoclón y el número de anillos circulares de alta densidad que componen su estructura.

Estos sucesos dispersos son el inicio, dependiendo de la localización y características geomorfológicas del área colonizada, de distintas vías de consolidación de las poblaciones de *Spartina maritima* en el estuario. Se encuentran rodales diseminados al abrigo de ganchos arenosos que incrementan su tamaño con la edad y establecen el patrón de drenaje en la planicie fangosa intermareal; estos, acelerando aún más la acreción de sedimentos que ocurre en estas zonas, garantizan una rápida diversidad específica. Aparecen también formaciones continuas de *Spartina maritima* en la orilla de caños estuarinos que estabilizan estas márgenes y constituyen amplios pastizales a lo largo de la línea de marea. Existen además poblaciones residuales en zonas deprimidas de marisma alta con marcado encharcamiento. Ocasionalmente *Spartina maritima*, con baja abundancia relativa, se mezcla con otras especies, y es frecuente verla en formaciones de tallos dispersos y en baja densidad en los bordes de caños y esteros en marisma alta.

La ausencia de establecimiento por cariopsis en esta especie limita sus posibilidades de dispersión y colonización, quedando desfavorecida frente a otras especies perennes de rápido crecimiento capaces de implantación por semillas (*Sarcocornia perennis perennis* y *Spartina densiflora*).

El modelo expuesto de desarrollo auxoclónico de anillos de alta y baja densidad de tallos aéreos de *Spartina maritima* se observa claramente en las fases colonizadoras de esta especie.

En enclaves altamente protegidos, con altas tasas de sedimentación, se dan situaciones de competencia que se deciden con pequeños márgenes espacio-temporales de

variación, apoyando la idea del predominio de un carácter sucesional inicialmente clementiano, con facilitación de unas especies hacia otras (Connell y Slatyer, 1977). El asentamiento de *Spartina maritima* sobre limos desnudos en planicies mareales protegidas, la consiguiente consolidación de una marisma baja con rodales monoespecíficos de ella y el aumento de la capacidad de retención de sedimentos en estos puntos de vegetación, incrementan las probabilidades de implantación de semillas o tallos enraizantes de *Sarcocornia perennis perennis*. Esto sólo ocurre en la parte central y culminante de los rodales de la gramínea, aprovechando anillos de baja densidad de tallos aéreos o áreas degeneradas en clones de avanzada edad. La persistencia de *Spartina maritima* dependerá de su tolerancia a un medio que ella misma ha ido transformando (red de drenaje que imposibilita su expansión hacia espacios desnudos adyacentes, disminución del período de inundación) y de la competencia por los recursos (recolonización del espacio perdido). *Sarcocornia perennis perennis*, aprovechando la estructura ya organizada (información) impedirá (interferencia y dominancia competitivas) la recuperación del espacio por la especie desplazada.

Las poblaciones de *Sarcocornia perennis perennis* constituyen pues una fase sucesional que, en muchos casos, ha sustituido mediante procesos de facilitación a extensas poblaciones de *Spartina maritima* en las Marismas del Odiel.

El estudio de la dinámica de tallos aéreos de *Spartina maritima* ha permitido avanzar en aspectos poco conocidos del crecimiento y desarrollo clonal de esta especie.

En las poblaciones seleccionadas, rodales de *Spartina maritima* en activa colonización y pastizal continuo sobre la orilla de un caño estuarino, se presentan similitudes y diferencias que se reflejan en el espacio y en el tiempo, dimensiones que resultan de gran importancia en su desarrollo y estructuración.

En ambos casos podemos observar una dinámica estacional de tallos aéreos, con un máximo de emergencia de nuevos individuos durante la primavera e inicios del verano. A su vez, el balance nacimientos/muertes es favorable a las últimas durante los meses de otoño e invierno, aunque sin apreciarse para las pérdidas un patrón estacional concreto. Sin embargo, el incremento en las muertes existente con posterioridad al registro máximo de emergencia de "ramets" en el borde de clones aislados de *Spartina maritima* (que incluye muerte postespigación), se adelanta en las poblaciones de pastizal continuo, superponiéndose al pico de nacimientos.

Durante el segundo año de muestreo, la dinámica de alternancia de anillos de alta y baja densidad dificulta la apreciación del patrón estacional. Esta forma de crecimiento, claramente visualizable en los rodales en activa colonización, queda enmascarada cuando los clones, desarrollados y fusionados, ocupan todo el espacio disponible en la margen de un caño estuarino. El análisis del flujo poblacional, que refleja un incremento generalizado de muerte

de tallos aéreos y disminución en el número de nacimientos para ambos enclaves, parece confirmar su similar comportamiento en este sentido.

De la comparación entre poblaciones de las curvas de agotamiento y supervivencia, fuerza de mortalidad y esperanza de vida de los individuos existentes al inicio del estudio y de las cohortes establecidas durante éste (mensuales y estacionales), se deduce una mayor longevidad para los tallos en borde creciente de rodales de *Spartina maritima*, que tienden a aproximar sus curvas de agotamiento y supervivencia a las de tipo I de Deevey, aunque la dinámica anular de crecimiento auxoclónico en estas poblaciones incide negativamente sobre la vida media de los tallos cuando el espacio que ocupan progresa hacia un anillo de baja densidad. Los "ramets" de las cohortes de pastizal continuo en la margen de caños estuarinos presentan en cambio un riesgo de muerte constante desde su nacimiento y asemejan sus curvas de supervivencia a las de tipo II de Deevey; este riesgo de muerte aumenta bruscamente hacia el final de la vida de los tallos supervivientes. Sobre ambas poblaciones actúa algún factor (o factores) adicional, que no llegó a establecerse, determinante de un elevado número de roturas de tallos, y que altera el comportamiento esperado en las curvas de agotamiento y supervivencia.

El nacimiento de nuevos tallos aéreos en las parcelas de estudio estuvo restringido tras el máximo primaveral durante el segundo año de seguimiento. Sin embargo, mientras que en el pastizal siempre existió un aporte continuo de "ramets", en los rodales aislados de *Spartina maritima* éste llegó a ser prácticamente nulo cuando las parcelas constituyeran parte de un anillo de baja densidad, aunque a medida que disminuía el número de nacimientos en el interior de las parcelas, se colonizaba el espacio desnudo adyacente a ellas, apareciendo un nuevo anillo externo de alta densidad de tallos aéreos. El crecimiento clonal en poblaciones de *Spartina maritima*, continuo en el tiempo, es claramente diferenciable en el espacio en rodales aislados en activa colonización, y físicamente confuso en formaciones extensas de márgenes de caños por la ocupación de todo el espacio disponible y la coalescencia de clones.

Existe un estrecho acoplamiento entre mortalidad de tallos y crecimiento clonal. En clones dispersos de *Spartina maritima* el riesgo de muerte se incrementa con la variación de alta a baja densidad, que es mínima en sincronía con el elevado número de nacimientos de tallos aéreos en un nuevo anillo adyacente de alta densidad. En pastizales de *Spartina maritima* el continuo aporte de "ramets" compensa el riesgo de muerte de igual magnitud encontrado para éstos en cada cohorte, coincidiendo durante la primavera el considerable aumento de registro de nuevos tallos aéreos con los apreciables cambios de pendiente (por pérdida de los tallos de mayor edad) en las curvas de reducción y supervivencia; las nuevas estructuras ocupan con gran rapidez el espacio liberado por las estructuras senescentes.

El proceso de recolonización de áreas de baja densidad no ocurre de igual modo

en ambas poblaciones. Discreto en espacio y tiempo en auxoclones aislados, es continuo en poblaciones que ocupan todo el espacio disponible donde los individuos clonales en coalescencia recuperan ininterrumpidamente los espacios con menor densidad de tallos aéreos.

La disponibilidad de espacio y el balance de los procesos de erosión/deposición de sedimentos condicionan el patrón espacio-temporal de desarrollo de cada población. En pastizales continuos en las márgenes de caños estuarinos el equilibrio del medio físico y el solapamiento de clones (con ocupación de todo el espacio efectivo) determina un estado estacionario dinámico para estas poblaciones; la ausencia de espigación puede ser aquí reflejo de competencia intraespecífica por el recurso espacio. En rodales aislados de *Spartina maritima* sobre fangos desnudos intermareales protegidos, en continua variación por predominio de acreción de sedimentos, la posibilidad de expansión se presenta como una necesidad.

En definitiva, resalta de esta especie su estricto carácter colonizador y su importancia en la consolidación, estabilización y estructuración de marismas. Su permanencia en extensas poblaciones en el estuario presenta una interesante componente espacial al inducir con su papel facilitador en la sucesión su sustitución por *Sarcocornia perennis perennis*.

Existen además en el estuario otras especies que en determinadas circunstancias podrían competir masivamente con *Spartina maritima*. La gran versatilidad dispersiva de *Spartina densiflora*, junto con su elevada biomasa y compacta estructura vertical (Figuroa y Castellanos, 1988), la convierten en un importante competidor potencial. El crecimiento en "falange" de *Spartina densiflora* y su capacidad para vivir en sustratos compactos (Jiménez Nieva, comunicación personal) le permiten una alta eficiencia en nuestras marismas. La mayor "dependencia" de *Spartina maritima* de sustratos encharcadizos y sueltos haría peligrar su presencia en un posible ambiente favorable a la erosión, que mundialmente se presume en relación con la subida del nivel del mar debida al calentamiento global de la atmósfera. Su regresión aconseja no desatender medidas eficaces para protegerla en nuestros estuarios.

8. CONCLUSIONES.

8. CONCLUSIONES

1. *Spartina maritima* es una especie altamente eficiente como estabilizadora de sustratos sobre niveles topográficos de marisma muy bajos, debido a su forma de crecimiento y a su capacidad para soportar situaciones fuertes de reducción en los sedimentos sobre los que se establece (hasta -300 mV en la porción del suelo donde desarrolla rizomas y raíces).

2. Contrastando la tasa de variación del nivel de sedimentos entre diferentes enclaves se pone de manifiesto la dependencia del balance entre erosión y acreción tanto de la localización en el estuario como de las características geomorfológicas que definen a cada zona.

Las zonas altamente protegidas, al abrigo de ganchos arenosos (Laguna de Don Claudio), muestran mayor acreción que las marismas de la orilla de caños estuarinos (Marisma de El Muerto), más expuestas y sometidas a fases erosivas.

3. Con independencia de la ubicación geomorfológica, la presencia de *Spartina maritima* favorece la acreción de sedimentos en comparación con los espacios desnudos adyacentes.

En las zonas localizadas al abrigo de ganchos arenosos, al final del período de muestreo (28 meses), se registra un valor de deposición doble para enclaves con *Spartina maritima* (5.65, SE=0.60 cm) en relación con el encontrado en espacios desprovistos de vegetación (2.78, SE=1.39 cm); durante los dos primeros años de estudio, las tasas anuales de acreción fueron entre 1.5 y 2.2 veces superiores (2.13, SE=0.25 y 2.85, SE=0.44 cm/año, con un valor medio de 2.49 cm/año) en áreas colonizadas que en zonas desnudas (1.43, SE=0.76 y 1.27, SE=0.22 cm/año, con un valor medio de 1.35 cm/año).

En las marismas de la orilla de caños estuarinos se encuentra relación entre balance y tasa de acreción/erosión y el gradiente de densidad de tallos aéreos de *Spartina maritima*, que a su vez está en clara dependencia con la posición topográfica ocupada por poblaciones que se desarrollan en una extensión de hasta 30 metros desde su límite superior de distribución. En las zonas Media y Alta se registraron valores de hasta 4600 tallos aéreos/m² que configuraban un pastizal continuo, a diferencia de los rodales dispersos de la zona Baja. En cualquier caso, esta última zona está fuertemente expuesta a la energía de mareas y olas en momentos intermedios del ciclo mareal, en especial en los espacios desnudos sin protección por cobertura de la vegetación. La variación en el nivel del sustrato al final del período de estudio (28 meses) fue, respectivamente para las zonas Alta, Media y Baja, de 2.40 (SE=0.29) cm, 0.85 (SE=0.68) cm y -6.57 (SE=2.44) cm, con tasas anuales de 1.45 (SE=0.06) cm/año, 0.88 (SE=0.17) cm/año y -1.45 (SE=1.14) cm/año tras el primer ciclo anual, y 1.05 (SE=0.39) cm/año, 0.02 (SE=0.48) cm/año y -3.20 (SE=0.79) cm/año para el segundo, y tasas anuales medias de 1.25, 0.45 y -2.35 cm/año.

4. Para los dos enclaves estudiados se detecta un patrón estacional similar en la dinámica de deposición/erosión con independencia del balance neto anual.

En zonas desprovistas de vegetación, tanto en espacios protegidos por ganchos arenosos como en áreas expuestas de orillas de caños estuarinos, los mayores niveles de acreción se registran entre primavera y verano y a partir del momento de máxima deposición se detecta una marcada tendencia erosiva. Este período erosivo alcanza su máximo en los lugares desnudos de bordes de caños estuarinos durante los meses de otoño e invierno, iniciándose en la primavera siguiente un nuevo ciclo deposicional. Paralelamente, en zonas desnudas de enclaves protegidos, tras un máximo erosivo a finales del verano, se detecta un segundo pico de acreción coincidente con el seno erosivo de los espacios sin vegetación de la orilla de caños. La causa de ello podría explicarse por el fuerte carácter protector de los "spits" arenosos sobre el agua remansada durante el período de inundación, que permite la deposición de sedimentos movilizados en el estuario durante otoño e invierno. Los períodos de máxima erosión en zonas expuestas y el segundo pico de acreción en áreas protegidas coinciden con los períodos de mayor precipitación mensual y caudal del río más elevado.

En espacios colonizados por *Spartina maritima* en márgenes de caños estuarinos, los máximos deposicionales coinciden con las fuertes movilizaciones de sedimentos de las áreas desnudas próximas. En lagunas litorales, al abrigo de ganchos arenosos, el agua remansada

durante amplios períodos y el efecto pantalla de *Spartina maritima* son determinantes para la continua deposición de sedimentos en estos espacios colonizados, y presentan su máximo coincidiendo con el segundo pico de acreción en los fangos desnudos adyacentes.

5. El crecimiento y dispersión de *Spartina maritima* en el estuario son exclusivamente vegetativos.

En ningún momento del período de estudio se ha encontrado implantación por cariopsis de la especie en cuestión. Tampoco existen registros anteriores a este respecto.

Los fenómenos erosivos desprenden fragmentos de vegetación que se desplazan a la deriva, bien como rizomas sueltos, bien como pequeñas matas de tallos con rizomas, pudiendo quedar anclados ocasionalmente en nuevas áreas desnudas emergidas a lo largo de la línea de marea.

6. Los clones de *Spartina maritima* en lugares de colonización primaria presentan una estructura espacial que se caracteriza por cambios concéntricos de distribución en la densidad de tallos aéreos.

El número de anillos concéntricos es proporcional al diámetro del rodal de vegetación. En clones de avanzada edad esta proporcionalidad se dificulta, apareciendo paralelamente áreas degeneradas en la parte central de los rodales de *Spartina maritima*.

7. Los anillos de baja densidad de tallos aéreos y las áreas centrales degeneradas son lugares apropiados para la colonización y el crecimiento de otras especies de marisma (*Sarcocornia perennis perennis*, *Salicornia ramosissima*).

8. El aumento de deposición de sedimentos propiciado por las poblaciones de *Spartina maritima* induce una elevación del sustrato que motiva una disminución de las horas de sumersión y una clara subida de los valores de potencial redox, lo que parece ser el determinante del mecanismo de facilitación en la sucesión entre *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis perennis*.

En las partes centrales culminantes de auxoclones de *Spartina maritima*, colonizadas por *Sarcocornia perennis perennis*, se alcanzan registros de 175 mV, en fuerte contraste con los valores altamente negativos del nivel del sustrato inmediatamente inferior (hasta -185 mV) y de los espacios adyacentes ocupados por *Spartina maritima* (hasta -220 mV).

9. Una vez establecida *Sarcocornia perennis perennis*, se inicia una fuerte competencia interespecífica entre ambas, que lleva a la sustitución de *Spartina maritima* por la anterior.

Sarcocornia perennis perennis, con un tipo de crecimiento rastrero, aprovecha la disminución por senescencia de la densidad de tallos en anillos interiores de *Spartina maritima* para enviar módulos por encima del sustrato hacia niveles topográficos inferiores, que rompen y aplastan las estructuras aéreas vivas y las estructuras degeneradas de la gramínea. El incremento simultáneo por acreción en el nivel de sedimentos permitirá la modificación de los parámetros físicos del sustrato, facilitando a *Sarcocornia perennis perennis* el desarrollo posterior de su denso y superficial sistema radicular sobre los rizomas de *Spartina maritima*, con el que dificulta el que surjan nuevos tallos aéreos de esta especie. Una vez que *Sarcocornia perennis perennis* ocupe el nuevo espacio superficial, impedirá que la luz llegue a los escasos brotes de *Spartina maritima* que superan la barrera anterior.

10. La elevación del nivel del sustrato tras el establecimiento de *Spartina maritima* genera una incipiente pero tupida red de drenaje que erosiona los bordes de auxoclones en expansión, limitando así su propio crecimiento lateral.

Sarcocornia perennis perennis, que le impide la recolonización interior, acabará ocupando todo el espacio disponible.

11. En las poblaciones estudiadas de *Spartina maritima* se observa una dinámica estacional de tallos aéreos.

Se registra un máximo de emergencia de nuevos "ramets" durante la primavera y comienzos del verano, y un incremento de las muertes (aunque sin un claro patrón estacional) durante otoño e invierno. Existe un aumento en las pérdidas de tallos aéreos con posterioridad al máximo de nacimientos en el borde de clones aislados de *Spartina maritima* en activa colonización, y superpuesto a este mismo máximo en las poblaciones de pastizal continuo.

12. Se detecta una dinámica de crecimiento clonal con alternancia de alta y baja densidad de tallos aéreos, con predominio de la componente horizontal de crecimiento sobre la vertical (altura), que dificulta la apreciación del patrón estacional.

Esta forma de crecimiento, claramente visualizable como anillos concéntricos en rodales en activa colonización, queda enmascarada cuando los clones fusionados ocupan todo el espacio disponible.

13. Los tallos aéreos de bordes crecientes de rodales que colonizan espacios desnudos resultan ser más longevos que los que constituyen pastizales continuos.

Los primeros aproximan sus curvas de supervivencia a las de tipo I de Deevey; los segundos a una curva exponencial negativa tipo II de Deevey.

14. El crecimiento clonal es en las poblaciones estudiadas continuo en el tiempo, pero claramente diferenciable en el espacio en rodales aislados en activa colonización y de expresión confusa en formaciones extensas de márgenes de caños (por la ocupación de todo el espacio disponible y la coalescencia de clones).

15. Se registra un estrecho acoplamiento entre mortalidad de tallos aéreos y crecimiento clonal, aunque con variaciones espaciales entre poblaciones.

En clones dispersos, el riesgo de muerte aumenta con la variación de alta a baja densidad, y es máximo en sincronía con el elevado número de nacimientos de tallos aéreos en un nuevo anillo adyacente de alta densidad. En pastizales de *Spartina maritima*, las nuevas estructuras ocupan con gran rapidez el espacio liberado por las estructuras senescentes, y el continuo aporte de "ramets" compensa el riesgo de muerte constante encontrado para los tallos en cada cohorte; durante la primavera coincide el máximo de nacimientos con los apreciables cambios de pendiente (por pérdida de tallos de mayor edad) en las curvas de agotamiento y supervivencia.

16. El balance de los procesos de erosión/acreción de sedimentos y la disponibilidad de espacio como recurso condicionan el patrón espacio-temporal de desarrollo de cada población y sus probabilidades para continuar.

En rodales aislados de enclaves protegidos (con elevada acreción) la posibilidad de expansión (progresivamente limitada por la red de drenaje) ofrece el único sentido a la persistencia de la especie. En pastizales de márgenes de caños estuarinos el equilibrio del medio físico permite la estabilidad y persistencia de la población.

9. BIBLIOGRAFIA.

9. BIBLIOGRAFIA.

- ABRAHAMSON, W.G. (1980). Demography and vegetative reproduction. En *Demography and Evolution in Plant Populations* (Ed. por O.T. Solbrig), pp. 89-106. Blackwell. Oxford.
- ADAM, P. (1978). Geographical variation in British saltmarsh vegetation. *Journal of Ecology*, **66**: 339-366.
- ADAM, P. (1981). The vegetation of British (UK) salt marshes. *New Phytologist*, **88**: 143-196.
- ADAM, P. (1990). *Saltmarsh Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ADAMS, D.A. (1963). Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. *Ecology*, **44**: 445-456.
- ANUARIO DE MAREAS. (1989). Instituto Hidrográfico de la Marina, Sección de Oceanografía. Servicio de publicaciones de la Armada. Talleres del Instituto Hidrográfico de la Marina. Cádiz.
- ARMSTRONG, W.; WRIGHT, E.J.; LYTHE, S.; GAYNARD, J.T. (1985). Plant zonation and the effects of the spring-neap tidal cycle on soil aeration in a Humber salt marsh. *Journal of Ecology*, **73**: 323-339.
- ASHBY, W.R. (1956). *An Introduction to Cybernetics*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- BARCLAY, G.W. (1958). *Techniques of Population Analysis*. Wiley & Sons. Nueva York.
- BARNES, R.S.K. (ed.) (1977). *The Coastline*. John Wiley & Sons. Londres.
- BASCAND, L.D. (1970). The role of *Spartina* species in New Zealand. *Proceedings of the New Zealand Ecological Society*, **17**: 33-40.
- BEEFTINK, W.G. (1965). De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen*, **65**: 1-167.
- BEEFTINK, W.G. (1966). Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south-western part of the Netherlands. *Wentia*, **15**: 83-108.
- BEEFTINK, W.G. (1977a). The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. En *Wet Coastal Ecosystems* (Ed. por V.J. Chapman), pp. 109-155. Elsevier. Amsterdam.
- BEEFTINK, W.G. (1977b). Salt marshes. En *The Coastline* (Ed. por R.S.K. Barnes), pp. 93-121. John Wiley & Sons. Londres.
- BEEFTINK, W.G.; GÉHU, J.M. (1973). *Spartinetea maritima*. *Prodrome des Groupements Végétaux d'Europe*, vol. 1. Cramer. Leire.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. (1986). *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BEGON, M.; MORTIMER, M. (1981). *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

- BELL, A.D. (1974). Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. *Journal of the Arnold Arboretum*, **55**: 458-468.
- BELL, A.D. (1976). Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. En *Automata, Languages, Development, at the Cross Roads of Biology, Mathematics and Computer Science* (Ed. por A. Kindenmayer y G. Rozenberg), pp. 3-14. North-Holland Publishing Co. Amsterdam.
- BILLARD, J.P.; BINET, P.; BOUCAUD, J.; COUDRET, A.; LE SAOS, J. (1976). Halophilie et résistance au sel. Réflexions sur l'halophilie et quelques-uns de ses aspects physiologiques. *Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard*. R. Jacques. Paris.
- BIRD, E.C.F.; RANWELL, D.S. (1964). *Spartina* salt marshes in Southern England. IV. The physiography of Poole Harbour, Dorset. *Journal of Ecology*, **52**: 355-366.
- BISHOP, G.F.; DAVY, A.J.; JEFFERIES, R.L. (1978). Demography of *Hieracium pilosella* in a breck grassland. *Journal of Ecology*, **66**: 615-629.
- BMDP. (1987). BMDP Statistical Software, Inc. Regents of University of California. Los Angeles. California.
- BOSTON, K.G. (1981). The introduction of *Spartina townsendii* (s.l.) to Australia. *Occasional Paper - Melbourne State College*, **6**: 1-57.
- BOUWSEMA, P.; BOSSINADE, J.H.; DIJKEMA, K.S.; VAN MEEGEN, J.W.TH.M.; REENDERS, R.; VRIELING, W. (1986). De ontwikkeling van de hoogte en van de omvang van de kwelders in de landaanwinningswerken in Friesland en Groningen. Rijkswaterstaat Directie Groningen, Nota ANA-86.05. *Rijksinstituut voor Natuurbeheer, RIN-rapport 86/3*: 1-58.
- BUCH, H. (1951). Ueber die Flora und Vegetation Nordwest-Spaniens. *Soc. Fenn. Comment. Biol.*, **10**: 1-98.
- BURDICK, D.M. (1989). Root aerenchyma development in *Spartina patens* in response to flooding. *American Journal of Botany*, **76**: 777-780.
- BURDICK, D.M.; MENDELSSOHN, I.A. (1990). Relationship between anatomical and metabolic responses to soil waterlogging in the coastal grass *Spartina patens*. *Journal of Experimental Botany*, **41**: 223-228.
- 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.
- CALDWELL, P.A. (1957). The spatial development of *Spartina* colonies growing without competition. *Annals of Botany*, **21**: 203-214.
- CALLAGHAN, T.V. (1988). Physiological and demographic implicatios of modular construction in cold environments. En *Plant Population Ecology* (Ed. por A.J. Davy, M.J. Hutchings y A.R. Watkinson), pp. 111-135. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- CAPEL MOLINA, J.J. (1980). *Los climas de España*. Oikos-Tau. Barcelona.
- CASTELLANOS, E.M.; FIGUEROA, M.E.; LUQUE, T. (1992). Diversificación de la estructura clonal de *Spartina maritima* en la colonización primaria de marismas mediterráneas. *Symposium sobre diversidad biológica, 1989*. Fondo Mundial para la Naturaleza-ADENA. Fundación Ramón Areces. Madrid. En prensa.

- CASTROVIEJO, S. (1975). La vegetación halófito costera del suroccidente gallego. *Documents phytosociologiques*, **9-14**: 51-62.
- CATARINO, F.M.; CAÇADOR, M.I. (1981). Produção de biomassa e estratégia do desenvolvimento em *Spartina maritima* e outros elementos da vegetação dos sapais do estuário do Tejo. *Boletim da Sociedade Broteriana*, **54**: 387-403.
- CHAPMAN, V.J. (1940). Succession on the New England salt marshes. *Ecology*, **21**: 279-282.
- CHAPMAN, V.J. (1974). *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*. Segunda edición. V. von J. Cramer. Lehre.
- CHAPMAN, V.J. (1976). *Coastal Vegetation*. Segunda edición. Pergamon Press. Oxford.
- CHAPMAN, V.J. (1977). Introduction. En *Wet Coastal Ecosystems* (Ed. por V.J. Chapman), pp. 1-29. Elsevier. Amsterdam.
- CHAPMAN, V.J.; RONALDSON, J.W. (1958). The mangrove and salt marsh flats of the Auckland Isthmus, N.Z. *Dept. Sci. and Indust. Res. Bull.*, **125**: 1-79.
- CHEVALIER, A. (1923). Note sur les *Spartina* de la flore française. *Bulletin de la Société de Botanique Française*, **70**: 54-63.
- CHUNG, C.H. (1990). Twenty-five years of introduced *Spartina anglica* in China. En *Spartina anglica - a Research Review* (Ed. por A.J. Gray y P.E.M. Benham), pp. 72-76. Institute of Terrestrial Ecology. Natural Environment Research Council.
- CLEMENTE, L.; MENANTEAU, L.; RODRIGUEZ VIDAL, J. (1985). Los depósitos holocenos en el estuario de los ríos Odiel y Tinto. (Huelva). En *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*, pp. 339-354. Lisboa.
- CLEMENTS, F.E. (1916). *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication, n° 242. Washington D.C.
- CONNELL, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**: 661-696.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- COOK, R.E. (1979). Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. En *Topics in Plant Population Biology* (Ed. por O.T. Solbrig, S.Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven), pp. 207-231. Columbia University Press. Nueva York.
- COOK, R.E. (1985). Growth and development in clonal plant populations. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (Ed. por J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook), pp. 259-296. Yale University Press. New Haven.
- COOPER, A. (1982). The effects of salinity and waterlogging on the growth and cation uptake of salt-marsh plants. *New Phytologist*, **90**: 263-275.
- CORILLION, R. (1953). Les halipèdes du Nord de la Bretagne. *Rev. Gén. Bot.*, **60**: 609-658 y 707-775.

- CORKHILL, P. (1984). *Spartina* at Lindisfarne NNR and details of recent attempts to control its spread. En *Spartina anglica in Great Britain* (Ed. por P. Doody), pp. 60-63. Nature Conservancy Council. Attingham Park.
- CORRÉ, J.J. (1979). L'équilibre des biocénoses végétales salées en basse Camargue. En: *Ecological Processes in Coastal Environments* (Ed. por R.L. Jefferies y A.J. Davy), pp. 65-76. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- COSTA, C.S.B.; SEELIGER, U. (1988). Demografia de folhas de *Spartina ciliata* Brong. em dunas e brejos costeiros. *Revta. Brasil. Bot.*, 11: 85-94.
- COX, T.S. (1984). *Curve-Fitting. A Public Domain Program*. Versión 1.0.
- DARWIN, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Reimpreso por The Modern Library. Random House. Nueva York.
- DEEVEY, E.S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- DIKEMA, K.S. (1983). The salt-marsh vegetation of the mainland coast, estuaries and Halligen. En *Flora and Vegetation of the Wadden Sea Islands and Coastal Areas* (Ed. por K.S. Dijkema y W.J. Wolf), pp.185-220. Balkema. Rotterdam.
- DIKEMA, K.S. (1987). Geography of salt marshes in Europe. *Z. Geomorph. N. F.*, 31: 489-499.
- DIKEMA, K.S.; VAN DEN BERGS, J.; BOSSINADE, J.H.; BOUWSEMA, P.; DE GLOPPER, R.J.; VAN MEEGEN, J.W.TH.M. (1988). Effecten van rijzendammen op de opslibbing en de omvang van de vegetatiezones in de Friese en Groninger landaanwinningswerken. Rijkswaterstaat Directie Groningen, Nota GRAN 1988-2010; *Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel, RIN-rapport 88/66*. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad, RIJP-rapport 1988-33 Cbw: 1-119.
- DIKEMA, K.S.; BOSSINADE, J.H.; BOUWSEMA, 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* (Ed. por J.J. Beukema), pp. 173-188. Kluwer Academic Publishers. Holanda.
- DILLON, W.R.; GOLDSTEIN, M. (1984). *Multivariate Analysis. Methods and applications*. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics. John Wiley & Sons. Londres.
- DOODY, J.P. (ed.) (1984). *Spartina anglica in Great Britain*. Nature Conservancy Council. Attingham Park.
- EGLER, F.E. (1954). Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 14: 412-417.
- EILERS, H.P. (1979). Production ecology in an Oregon coastal salt marsh. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 8: 399-410.
- FERNANDEZ-PALACIOS, A.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M.; GIL GOMEZ, B.J. (1988). *Guías naturalistas de la provincia de Cádiz. I. El Litoral*. Libros de la Diputación de Cádiz.
- FIGUEROA, M.E. (1987). Ecología de las Marismas del Odiel y del Tinto. En *Bases científicas para la protección de los humedales en España*, pp. 269-282. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.

- FIGUEROA, M.E.; CASTELLANOS, E.M. (1988). Vertical Structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in Mediterranean Marshes. En *Plant Form and Vegetation Structure* (Ed. por M.J.A. Werger y otros), pp. 105-108. La Haya. Holanda.
- FIGUEROA, M.E.; CLEMENTE, L. (1979). Dinámica geomorfológica del estuario de los ríos Tinto y Odiel (Huelva). En *Actas de la IV Reunión Nacional para el Estudio del Cuaternario*, pp. 79-95. Bañolas.
- FIGUEROA, M.E.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M.; CASTELLANOS, E.M.; CLEMENTE, L.; SILJESTRÖM, P. (1987). Estuarios y marismas del litoral de Huelva (SO. España). En *AEQUA*, pp. 211-214. Santander.
- FIGUEROA, M.E.; MARTOS, M.J.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M.; GONZALEZ VILCHES, M.C. (1986). Biomass and Production in *Spartina maritima* Marshes (SW Spain). *Annual Meeting British Ecological Society*. Universidad de Londres.
- FIGUEROA, M.E.; MARTOS, M.J.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M.; RUBIO GARCIA, J.C. (1985). Papel geomorfológico de *Spartina maritima* (Curt.) Fern. y *Spartina densiflora* Brong. en las Marismas del Río Odiel. En *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*, pp. 367-378. Lisboa.
- FIGUEROA, M.E.; MARTOS, M.J.; RODRIGUEZ LIÑAN, M.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M. (1988). Aspectos bioclimáticos de la ecología de *Spartina maritima* (Curt.) Fern. y *Spartina densiflora* Brong. en las Marismas de Huelva (SO. España). En *Avances de la Investigación en Bioclimatología* (C.S.I.C.), pp. 243-250. Madrid.
- FIGUEROA, M.E.; RUBIO GARCIA, J.C. (1981). Las Marismas del Odiel. Descripción de la vegetación y medio físico. En *Coloquio Hispano-Francés sobre Espacios Litorales*, pp. 115-129. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.
- FIGUEROA, M.E.; RUBIO GARCIA, M.E. (1984). Las Marismas del Odiel (Huelva). III. Evolución del uso del territorio e impacto ambiental. En *Las Zonas Húmedas de Andalucía*, pp. 151-159. M.O.P.U.
- FLOWERS, T.J.; TROKE, P.F.; YEO, A.R. (1977). The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Reviews of Plant Physiology*, **28**: 89-121.
- FRASCO, B.A.; GOOD, R.E. (1982). Decomposition dynamics of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens* in a New Jersey salt marsh. *American Journal of Botany*, **69**: 402-406.
- GALLAGHER, J.L.; HULL, R.J. (1980). Underground biomass profiles and productivity in Atlantic coastal marshes. *American Journal of Botany*, **66**: 156-161.
- GALLAGHER, J.L.; REIMOLD, R.J.; LINTHURST, R.A.; PFEIFFER, W.J. (1980). Aerial production, mortality, and mineral accumulation-export dynamics in *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus* plant stands in a Georgia salt marsh. *Ecology*, **61**: 303-312.
- GAUDET, C.L.; KEDDY, P.A. (1988). Predicting competitive ability from plant traits: a comparative approach. *Nature*, **334**: 242-243.
- GAUSE, G.F. (1932). Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology*, **9**: 389-402.
- GAUSE, G.F. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins. Baltimore. (Reimpreso en 1964 por Hafner, Nueva York).

- GÉHU, J.M. (1984a). France and Northwest Iberian Peninsula. En *Salt Marshes in Europe* (Ed. por K.S. Dijkema), pp. 119-128. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources. Estrasburgo.
- GÉHU, J.M. (1984b). Mediterranean salt marshes and salt steppes. En *Salt Marshes in Europe* (Ed. por K.S. Dijkema), pp. 129-142. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources. Estrasburgo.
- GOODMAN, P.J. (1969). *Spartina* Schreb. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, **57**: 285-287.
- GOODMAN, P.J.; BRAYBROOKS, E.M.; MARCHANT, C.J.; LAMBERT, J.M. (1969). *Spartina x townsendii* H. y J. Groves *sensu lato*. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, **57**: 298-313.
- GRAY, A.J. (1985). Adaptation in perennial coastal plants - with particular reference to heritable variation in *Puccinellia maritima* and *Ammophila arenaria*. *Vegetatio*, **61**: 179-188.
- GRAY, A.J.; BENHAM, P.E.M. (eds.) (1990). *Spartina anglica - a Research Review*. Institute of Terrestrial Ecology. Natural Environment Research Council. Londres.
- GREENSMITH, J.T.; TUCKER, E.V. (1966). Morphology and evolution of inshore shell ridges and mud-mounds on modern intertidal flats, near Bradwell, Essex. *Proc. Geol. Ass.*, **77**: 329-346.
- GREENWAY, H. (1973). Salinity, plant growth and metabolism. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, **39**: 24-34.
- GRIME, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons. Chichester.
- HACKNEY, C.T.; DE LA CRUZ, A.A. (1980). In situ decomposition of roots and rhizomes of two tidal marsh plants. *Ecology*, **61**: 226-231.
- HALDANE, J.B.S. (1949). Disease and evolution. Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali. *Rio. Sci.*, **19**: 3-11.
- HARDIN, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, **131**: 1292-1297.
- HARPER, J.L. (1977). *The Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- HARPER, J.L. (1985). Modules, branches, and the capture of resources. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (Ed. por J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook), pp.1-33. Yale University Press. New Haven.
- HARPER, J.L.; BELL, A.D. (1979). The population dynamics of growth form in organisms with modular constructions. En *Population Dynamics* (Ed. por R.M. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor), pp. 29-52. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HARPER, J.L.; LOVELL, P.H.; MOORE, K.G. (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 327-356.

- HARPER, J.L.; WHITE, J. (1971). The dynamics of plant populations. *Dynamics of Numbers in Populations: Proceedings of the Conference at Oosterbeek, 1970* (Ed. por P.J. den Boer y G.R. Gradwell), pp. 41-43. Advanced Study Institute. Wageningen.
- HARPER, J.L.; WHITE, J. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 419-463.
- HARRISON, E.Z.; BLOOM, A.L. (1977). Sedimentation rates on tidal salt marshes in Connecticut. *Journal of Sedimentary Petrology*, **47**: 1484-1490.
- HAWTHORN, W.R.; CAVERS, P.B. (1976). Population dynamics of the perennial herbs *Plantago major* and *P. rugelii*. *Journal of Ecology*, **64**: 511-527.
- HAYNES, F.N.; COULSON, M.G. (1982). The decline of *Spartina* in Langstone Harbour, Hampshire. *Proceedings of the Hampshire Field Club and Archaeological Society*, **38**: 5-18.
- HEMMINGA, M.A.; KOK, C.J.; DE MUNCK, W. (1988). Decomposition of *Spartina anglica* roots and rhizomes in a salt marsh of the Westerschelde Estuary. *Marine Ecology - Progress Series*, **48**: 175-184.
- HILL, M.I. (1987). *Population Studies of Spartina anglica (C.E. Hubbard) in the Dee Estuary*. Tesis Doctoral. Universidad de Liverpool.
- HOPKINSON, C.S.; GOSSELINK, J.G.; PARRONDO, R.T. (1978). Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology*, **59**: 760-769.
- HUBBARD, J.C.E. (1965). *Spartina* marshes in Southern England. VI. Pattern of invasion in Poole Harbour. *Journal of Ecology*, **53**: 799-813.
- HUBBARD, J.C.E. (1969). Light in relation to tidal immersion and the growth of *Spartina townsendii* (s.l.). *Journal of Ecology*, **57**: 795-804.
- HUBBARD, J.C.E.; STEBBINGS, R.E. (1968). *Spartina* marshes in Southern England. VII. Stratigraphy of the Keysworth Marsh, Poole Harbour. *Journal of Ecology*, **56**: 707-722.
- HUISKES, A.H.L. (1980). The effects of habitat perturbations of *Ammophila arenaria* (L.) Link. *Acta Bot. Nierl.*, **29**: 443-450.
- HUISKES, A.H.L.; HARPER, J.L. (1979). The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. *Oecologia Plantarum*, **14**: 435-446.
- HUSKINS, C.L. (1931). The origin of *Spartina townsendii*. *Genetica*, **12**: 531-538.
- HUTCHINGS, M.J.; BARKHAN, J.P. (1976). An investigation of shoot interactions in *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *Journal of Ecology*, **64**: 723-743.
- INGLIS, C.C.; KESTNER, F.J.T. (1958a). The long-term effects of training walls, reclamation, and dredging on estuaries. *Proc. Instn. Civ. Engrs.*, **9**: 193-216.
- INGLIS, C.C.; KESTNER, F.J.T. (1958b). Changes in the Wash as affected by training walls and reclamation works. *Proc. Instn. Civ. Engrs.*, **11**: 435-466.
- INMAN, D.L. (1957). Wave generated ripple in nearshore sands. B.E.B. *Tech. Memo.*, **100**: 42. Washington.

- JAKOBSEN, B. (1954). The tidal area in south-western Jutland and the process of the salt marsh formation. *Geografisk Tidsskrift*, **53**: 49-61.
- JAKOBSEN, B.; JENSEN, K.M.; NIELSEN, N. (1955). Forlag til landvindingsarbejder langs den somderjyske vadehavskyst. *Geografisk Tidsskrift*, **55**: 62-87.
- JEFFERIES, R.L. (1977). Growth responses of coastal halophytes to inorganic nitrogen. *Journal of Ecology*, **65**: 847-865.
- JEFFERIES, R.L.; DAVY, A.J.; RUDMIK, T. (1979). The growth strategies of coastal halophytes. En *Ecological Processes in Coastal Environments* (Ed. por R.L. Jefferies y A.J. Davy), pp. 243-268. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- JENSEN, A. (1974). A method of measuring salt marsh inundation. *Oikos*, **25**: 252-254.
- JOENJE, W.; WOLFF, W.J. (1983). Functional aspects of salt marshes in the Wadden Sea area. Marine Botany. En *Ecology of the Wadden Sea I* (Ed. por W.J. Wolff y A.A. Balkema). Rotterdam.
- JOHNSON, D.W. (1919). *Shore Processes and Shoreline Development*. Wiley. Nueva York.
- KAMPS, L.F. (1962). Mud distribution and land reclamation in the eastern wadden shallows. *Rijkswaterstaat comm.* **4**, pp. 1-73. La Haya.
- KAYS, S.; HARPER, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, **62**: 97-105.
- KEDDY, P.A. (1989). *Competition*. Population and Community Biology Series. Chapman and Hall. Londres.
- KERSHAW, K.A. (1973). *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Segunda edición. Edward Arnold. Londres.
- KESTNER, F.J.T. (1961). Short term changes in the distribution of fine sediments in estuaries. *Proc. Instn. Civ. Engrs.*, **19**: 185-208.
- KESTNER, F.J.T. (1963). The supply and circulation of silt in the Wash. *10th Congr. International Association Hydraulic Research*, pp. 231-238. Londres.
- KINDLE, E.M. (1930). Report of the Committee on Sedimentation 1928-29, Reprint and Circular. *Series of the National Research Council Number 92*, National Academy of Sciences-National Research Council, Washington, D.C. 1930.
- KING, C.A.M. (1975). *Technique in Geomorphology*. Edward Arnold Publishers. Londres.
- KLEIN, G. de V.; SANDERS, J.E. (1964). *J. Sedim. Petrol.*, **34**: 18-24.
- KREBS, C.J. (1986). *Ecología. Análisis experimental de la distribución y abundancia*. Ediciones Pirámide, S.A. Madrid.
- LAMBERT, J.M. (1964). The *Spartina* story. *Nature (London)*, **204**: 1136-1138.
- LAMOTTE, M. (1976). *Estadística Biológica. Principios fundamentales*. Quinta edición. Toray-Mason. Barcelona.

- LAMP, H.F. (1952). Reproductive activity in *Bromus inermis* in relation to phases of tiller development. *Bot. Gazette*, **113**: 413-438.
- LANGER, R.H.M. (1956). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). I. The life history of individual tillers. *Annual of Applied Biology*, **44**: 166-187.
- LANGER, R.H.M.; RYLE, S.M.; JEWISS, O.R. (1964). The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards. I. Plant survival and the pattern of tillering. *Journal of Applied Ecology*, **1**: 197-208.
- LAW, R. (1981). The dynamics of a colonizing population of *Poa annua*. *Ecology*, **62**: 1267-1277.
- LEOPOLD, A.C.; KRIEDEMANN, P.E. (1975). *Plant Growth and Development*. Tata McGraw-Hill Publishing Company, Ltd. Nueva Delhi.
- LEVERICH, W.J.; LEVIN, D.A. (1979). Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*. *The American Naturalist*, **113**: 881-903.
- LONG, S.P.; MASON C.F. (1983). *Saltmarsh Ecology*. Blackie. Glasgow.
- LONG, S.P.; WOOLHOUSE, H.W. (1979). Primary production in *Spartina* marshes. En *Ecological Processes in Coastal Environments* (Ed. por R.L. Jefferies y A.J. Davy), pp. 333-352. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- LORIENTE, E. (1975). Sobre la vegetación de las clases "*Zosteretea*" y "*Spartinetea maritima*" de Santander. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, **31**: 179-189.
- LOTKA, A.J. (1925). Relation between birth rates and death rates. *Science (New York)*, **26**: 21-22.
- LOVETT DOUST, L. (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **69**: 743-755.
- LUGO, A.F. (1980). Mangrove ecosystems: successional or steady state? *Biotropica Special Issue - Tropical Succession*, pp. 65-72.
- MacARTHUR, R.H.; LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**: 377-385.
- MACK, R.N.; HARPER, J.L. (1977). Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology*, **65**: 354-363.
- MACOMBER, R.H. (1983). Salt marshes. *Underwater Naturalist*, **12**: 1-7.
- MAHALL, B.E.; PARK, R.B. (1976). The ecotone between *Spartina foliosa* Trin. and *Salicornia virginica* L. in salt marshes of Northern San Francisco Bay. II. Soil water and salinity. *Journal of Ecology*, **64**: 793-809.
- MARCHANT, C.J. (1963). Corrected chromosome numbers for *Spartina x townsendii* and its parent species. *Nature (London)*, **199**: 929.
- MARCHANT, C.J. (1967). Evolution in *Spartina* (Gramineae). I. The history and morphology of the genus in Britain. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, **60**: 1-24.

- MARCHANT, C.J. (1968). Evolution in *Spartina* (Gramineae). II. Chromosomes, basic relationships and the problem of the *S. x townsendii* agg. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, **60**: 381-409.
- MARCHANT, C.J. (1975a). The introduction and spread of *Spartina* in the United Kingdom. *Spartina in the solent*. Rothschild Symposium. Exbury. Hampshire.
- MARCHANT, C.J. (1975b). *Spartina* Schreb. En *Hybridization and the Flora of the British Isles* (Ed. por C.A. Stace), pp. 586-587. Academic Press. Londres.
- MARCHANT, C.J. (1977). Hybrid characteristics in *Spartina x neyrautii* Fouc., a taxon rediscovered in Northern Spain. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, **74**: 289-296.
- MARCHANT, C.J.; GOODMAN, P.J. (1969a). *Spartina maritima* (Curtis) Fernald. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, **57**: 287-291.
- MARCHANT, C.J.; GOODMAN, P.J. (1969b). *Spartina alterniflora* Loisel. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, **57**: 291-295.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1980). *La Biosfera entre la Termodinámica y el Juego*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1981). *Ecología*. Editorial Planeta, S.A. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1983). *Limnología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1991). *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. Publicaciones de la Universidad de Barcelona. Barcelona.
- MARINUCCI, A.C. (1982). Trophic importance of *Spartina alterniflora* production and decomposition to the marsh-estuarine ecosystem. *Biological Conservation*, **22**: 35-58.
- MARTOS, M.J. (1987). *Ecología de Spartina maritima (Curtis) Fernald en la Marisma del Odiel*. Tesina de Licenciatura. Universidad de Sevilla.
- MARVIZON, J.; FERNANDEZ, J. (1980). Clasificación climática de Andalucía. *VII Simposium en Bioclimatología*. C.S.I.C. Sevilla.
- MAY, R.M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press. Princeton.
- MAY, R.M. (1981). Models for two interacting populations. En *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (Ed. por R.M. May), pp. 78-104. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- McGRAIL, S. (1981). The environment. En *The Brigg Raft and Her Prehistoric Environment* (Ed. por S. McGrail), pp. 271-274. British Archaeological Reports. Oxford.
- McKEE, K.L.; PATRICK, W.H. Jr. (1988). The relationship of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) to tidal datums: A review. *Estuaries*, **11**: 143-151.
- McMILLAN, C. (1974). Salt tolerance of mangroves and submerged aquatic plants. En *Ecology of Halophytes* (Ed. por R.J. Reimold y W.H. Queen), pp. 379-390. Academic Press. Nueva York.

- McNAUGHTON, S.J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, **111**: 515-525.
- McNAUGHTON, S.J. (1978). Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, **274**: 251-253.
- McNAUGHTON, S.J.; WOLF, L.L. (1984). *Ecología General*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- MENDELSSOHN, I.A. (1979). Nitrogen metabolism in the height forms of *Spartina alterniflora* in North Carolina. *Ecology*, **60**: 574-584.
- 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.
- MERINO, B. (1909). *Flora descriptiva e ilustrada de Galicia*, vol. III. Tipografía Galaica. Santiago de Compostela.
- MICROSTAT. (1984). *Programa Estadístico*. Ecosoft, Inc.
- MILLER, W.R.; EGLER, F.E. (1950). Vegetation of the Wequetequock-Pawcatuck tidal marshes, Connecticut. *Ecological Monographs*, **20**: 143-172.
- MITCHLEY, J.; GRUBB, P.J. (1986). Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. I. Constancy of rank order and results of pot- and field-experiments on the role of interference. *Journal of Ecology*, **74**: 1139-1166.
- MOBBERLEY, D.G. (1956). Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. *Iowa State College Journal of Science*, **30**: 471-574.
- MOORE, P.D.; CHAPMAN, S.B. (eds.) (1986). *Methods in Plant Ecology*. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- MORLEY, J.V. (1973). Tidal immersion of *Spartina* marsh at Bridgwater Bay, Somerset. *Journal of Ecology*, **61**: 383-386.
- NEWELL, S.Y.; FALLON, R.D.; MILLER, J.D. (1989). Decomposition and microbial dynamics for standing, naturally positioned leaves of the salt-marsh grass *Spartina maritima*. *Marine Biology*, **101**: 471-481.
- NEWELL, S.J.; SOLBRIG, O.T.; KINCAID, D.T. (1981). Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. *Journal of Ecology*, **69**: 997-1016.
- NIERING, W.A.; WARREN, R.S. (1980). Vegetation patterns and processes in New England salt marshes. *Bioscience*, **30**: 301-307.
- NIXON, S.W. (1982). *The Ecology of the New England High Salt Marshes: A Community Profile*. M.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services. Washington D.C.
- NOBLE, J.C.; BELL, A.D.; HARPER, J.L. (1979). The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **67**: 983-1008.
- OLIVER, F.W. (1929). Blakeney Point Reports. *Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc.*, **12**: 630-653.

- ORTIGUEIRA, M. (1984). *La corporación cibernética*. Centro de Estudios Municipales y de Cooperación Interprovincial de las Exmas. Diputaciones Provinciales de Almería, Granada, Jaén y Málaga.
- PACKHAM, J.R.; LIDDLE, M.J. (1970). The Cefni saltmarsh and its recent development. *Field Studies*, **3**: 331-356.
- PATTEN, B.C.; ODUM, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. *The American Naturalist*, **118**: 886-895.
- PEARL, R. (1928). *The Rate of Living*. Knopf. Nueva York.
- PERKINS, E.J. (1974). *The Biology of Estuaries and Coastal Waters*. Academic Press. Londres, Nueva York.
- PEZESHKI, S.R.; DE LAUNE, R.D. (1988). Carbon assimilation in contrasting streamside and inland *Spartina alterniflora* salt marsh. *Vegetatio*, **76**: 55-61.
- PEZESHKI, S.R.; DE LAUNE, R.D.; PATRICK, W.H. Jr. (1989). Effect of fluctuating rhizosphere redox potential on carbon assimilation of *Spartina alterniflora*. *Oecologia*, **80**: 132-135.
- PIERCE, S.M. (1982). What is *Spartina* doing in our estuaries? *South Africa Journal of Science*, **78**: 229-230.
- POMEROY, L.R.; IMBERGER, J. (1981). The Physical and Chemical Environment. En *The Ecology of a Salt Marsh* (Ed. por L.R. Pomeroy y R.G. Wiegert), pp. 21-36. Springer-Verlag. Nueva York.
- PRICE, P.W. (1984). Alternative paradigms in community ecology. En *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems* (Ed. por P.W. Price, C.N. Slobodchikoff y W.S.A. Gaud), pp. 354-383. Wiley. Nueva York.
- QUEEN, W.H. (1974). Physiology of coastal halophytes. En *Ecology of Halophytes* (Ed. por R.J. Reimold y W.H. Queen), pp. 345-353. Academic Press. Nueva York.
- RAGOTSKIE, R.A. (1959). Drainage patterns in a salt marsh. En *Proc. Salt Marsh Conference, Marzo 1958*. Marine Institute. University of Georgia, pp. 22-28.
- RANDERSON, P.F. (1979). A simulation model of salt-marsh development and plant ecology. En *Estuarine and Coastal Land Reclamation and Water Storage* (Ed. por B. Knights y A.J. Phillips), pp. 48-67. Saxon House. Farnborough.
- RANWELL, D.S. (1961). *Spartina* salt marshes in Southern England. I. The effect of sheep grazing at the upper limits of *Spartina* marsh in Bridgwater Bay. *Journal of Ecology*, **49**: 325-340.
- RANWELL, D.S. (1964a). *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*. (Ed. por Chapman y Hall). Londres.
- RANWELL, D.S. (1973). Aspects of salt marsh sedimentation. *Journal of the Geological Society*, **129**: 454-456.

- RANWELL, D.S. (1980). Marshland, a valuable resource. *Jornadas de estudio sobre el futuro de las marismas*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Huelva.
- RANWELL, D.S. (1981a). Introduced coastal plants and rare species in Britain. En *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (Ed. por H. Syge), pp. 413-419. John Wiley. Chichester.
- RANWELL, D.S. (1981b). Saltmarsh - uses and restoration. En *Solent Saltmarsh Symposium* (Ed. por F. Stranack y J. Coughlan), pp. 14-21. Solent Protection Society. Winchester.
- RANWELL, D.S. (1981c). *Spartina*. En *The Brigg Raft and Her Prehistoric Environment* (Ed. por S. McGrail), p. 275. British Archaeological Reports. Oxford.
- RANWELL, D.S.; BIRD, E.C.F.; HUBBARD, J.C.E.; STEBBINGS, R.E. (1964). *Spartina* salt marshes in Southern England. V. Tidal submergence and chlorinity in Poole Harbour. *Journal of Ecology*, **52**: 627-641.
- RAPOPORT, A. (1970). *N-Person Game Theory. Concepts and Applications*. University of Michigan Press. Ann Arbor.
- REDFIELD, A.C. (1959). The Barnstable Marsh. En *Proc. Salt Marsh Conference, Marzo 1958*. Marine Institute. University of Georgia, pp. 37-42.
- REDFIELD, A.C. (1972). Development of a New England salt marsh. *Ecological Monographs*, **42**: 201-237.
- RICHARD, G.A. (1978). Seasonal and environmental variations in sediment accretion in a Long Island salt marsh. *Estuaries*, **1**: 29-35.
- RICHARDS, F.J. (1934). The salt marshes of the Dovey estuary. IV. The rates of vertical accretion, horizontal extension and scarp erosion. *Annals of Botany*, **48**: 225-259.
- RICHARDS, L.A. (ed.) (1973). *Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos*. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América. Editorial Limusa. México.
- ROBSON, M.J. (1968). The changing tiller population of spaced plants of S.170 tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Journal of Applied Ecology*, **5**: 575-590.
- RODRIGUEZ VIDAL, J.; MAYORAL, E.; PENDON, J.C. (1985). Aportaciones paleoambientales al tránsito plópleistoceno en el litoral de Huelva. En *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*, pp. 447-460. Lisboa.
- ROHLF, F.J.; SOKAL, R.R. (1981). *Statistical Tables*. Segunda edición. W.H. Freeman and Company. Nueva York.
- ROZEMA, J.; BIJWAARD, P.; PRAST, G.; BROEKMAN, R. (1985). Ecophysiological strategies of coastal halophytes from sand dunes and salt marshes. En *Ecology of Coastal Vegetation* (Ed. por W.G. Beetsink, J. Rozema y A.H.L. Huiskes), pp. 499-522. Junk. Dordrecht.
- ROZEMA, J.; SCHOLTEN, M.C.T.; BLAAUW, P.A.; DIGGELEN, J. (1988). Distribution limits and physiological tolerances with particular reference to the salt marsh environment. En *Plant Population Ecology* (Ed. por A.J. Davy, M.J. Hutchings y A.R. Watkinson), pp. 137-164. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

- RUBER, E.; GILLIS, G; MONTAGNA, P.A. (1981). Production of dominant emergent vegetation and of pool algae on a Northern Massachusetts, U.S.A., salt marsh. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **108**: 180-188.
- RUBIO GARCIA, J.C. (1985a). *Ecología de las Marismas del Odiel*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- RUBIO GARCIA, J.C. (1985b). Dinámica geomorfológica actual de las Marismas del Odiel (Huelva). II. Régimen mareal, características fisiográficas y drenaje. En *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*, pp. 393-406. Lisboa.
- RUBIO GARCIA, J.C.; FIGUEROA, M.E. (1983). Medio físico, vegetación y evolución de las marismas de los ríos Odiel y Tinto. *Estudios Territoriales*, **9**: 59-86.
- RUBIO GARCIA, J.C.; FIGUEROA, M.E.; CLEMENTE, L.; GARCIA NOVO, F. (1984a). Las Marismas del Río Odiel (Huelva). I. El marco ecológico. Unidades ambientales. En *Las zonas húmedas en Andalucía*, pp. 119-138. M.O.P.U.
- RUBIO GARCIA, J.C.; FIGUEROA, M.E.; DEVESA, J.A. (1983). Ecología del Género *Limonium* Miller en el SW de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **40**: 405-413.
- RUBIO GARCIA, J.C.; FIGUEROA, M.E.; DIAZ ANTUNEZ, M.C.; GARCIA NOVO, F. (1984b). Las Marismas del Río Odiel (Huelva). II. Ecología de la vegetación. En *Las zonas húmedas en Andalucía*, pp. 139-150. M.O.P.U.
- RUBIO GARCIA, J.C.; FIGUEROA, M.E.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M.; CLEMENTE, L. (1985). Dinámica geomorfológica actual de las Marismas del Odiel (Huelva). I. Tipología, desarrollo y evolución reciente. En *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*, pp. 379-392. Lisboa.
- SAGAR, G.R. (1959). *The Biology of some Sympatric Species of Grassland*. Tesis Doctoral. Universidad de Oxford.
- SARUKHÁN, J. (1974). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, **62**: 151-177.
- SARUKHAN, J.; HARPER, J.L. (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, **61**: 675-716.
- SCHOENER, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, **122**: 240-285.
- SHARITZ, R.R.; McCORMICK, J.F. (1972). Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*, **54**: 723-740.
- SILANDER, J.A.; ANTONOVICS, J. (1982). Analysis of interspecific interactions in a coastal plant community - a perturbation approach. *Nature*, **298**: 557-560.
- SILVERTOWN, J. (1987). *Introduction to Plant Population Ecology*. Segunda edición. Longman Scientific & Technical. Essex.
- SMITH, R.T.; ATKINSON, K. (1975). *Techniques in Pedology. A handbook for environmental and resource studies*. Elek Science. London.

- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. (1981). *Biometry*. Segunda edición. W.H. Freeman and Company. Nueva York.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**: 337-365.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. (1985). *Bioestadística. Principios y procedimientos*. McGraw-Hill Latinoamericana, S.A. Bogotá.
- STEERS, J.A. (1964). *The Coastline of England and Wales*. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge.
- STEERS, J.A. (1977). Physiography. En *Wet Coastal Ecosystems* (Ed. por V.J. Chapman), pp. 31-60. Elsevier. Amsterdam.
- STEEVERS, E.Z.; WARREN, R.S.; NIERING, W.A. (1976). Tidal energy subsidy and standing crop production of *Spartina alterniflora*. *Estuar. Coastal Mar. Sci.* **4**: 473-478.
- STROGONOV, B.P. (1964). *Physiological Basis of Salt Tolerance of Plants (As Affected by Various Types of Salinity)*. Traducido por A. Poljakoff-Mayber y A.M. Mayer. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalén.
- TAMM, C.O. (1972a). Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos*, **23**: 23-28.
- TAMM, C.O. (1972b). Survival and flowering of some perennial herbs. III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. *Oikos*, **23**: 159-166.
- THOMAS, A.G.; DALE, H.M. (1975). The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. *Canadian Journal of Botany*, **53**: 3022-3031.
- THOMPSON, J.D. (1990). *Spartina anglica*, characteristic feature or invasive weed of coastal salt marshes? *Biologist*, **37**: 9-12.
- THOMPSON, J.D.; McNEILLY, T.; GRAY, A.J. (1991a). Population variation in *Spartina anglica* C.E. Hubbard. I. Evidence from a common garden experiment. *New Phytologist*, **117**: 115-128.
- THOMPSON, J.D.; McNEILLY, T.; GRAY, A.J. (1991b). Population variation in *Spartina maritima* C.E. Hubbard. II. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytologist*, **117**: 129-139.
- THOMPSON, J.D.; McNEILLY, T.; GRAY, A.J. (1991c). Population variation in *Spartina maritima* C.E. Hubbard. III. Response to substrate variation in a glasshouse experiment. *New Phytologist*, **117**: 141-152.
- TILMAN, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton.
- USDA (1975). *Soil Taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. Soil Survey Staff. Soil Conservation Service. United States Department of Agriculture. Handbook n° 436.

- VALIELA, I.; TEAL, J.M.; WARREN, J.S. (1975). Production and dynamics of salt marsh vegetation and the effects of experimental treatment with sewage sludge. *Journal of Applied Ecology*, **12**: 973-981.
- VAN ARMAN, J.; GOODRICK, R. (1979). Effects of fire on a Kissimmee river marsh. *Environmental Sciences*, **4**.
- VAN DIGGELEN, J. (1987). *A Comparative Study on the Ecophysiology of Salt Marsh Halophytes*. Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam.
- VAN DOBBEN, W.H.; LOWE-McCONNELL, R.H. (1980). *Conceptos unificadores en Ecología*. Editorial Blume. Barcelona.
- VAN LEEUWEN, C.G. (1966). A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia*, **15**: 25-46.
- VARLEY, G.C.; GRADWELL, G.R. (1970). Recent advances in insect population dynamics. *Annual Review of Entomology*, **15**: 1-24.
- VINCE, S.W.; SNOW, A.A. (1984). Plant zonation in an Alaskan salt marsh. I. Distribution, abundance and environmental factors. *Journal of Ecology*, **72**: 651-667.
- VOGL, R. (1966). Salt marsh vegetation of upper Newport Bay, California. *Ecology*, **47**: 80-87.
- VON NEUMANN, J.; MORGENSTERN, O. (1953). *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press. Princeton.
- VON WEIHE, K. (1979). Morphologische und ökologische Grundlagen der Vorlandsicherung durch *Puccinellia maritima* (Gramineae). *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **32**: 239-254.
- WAISEL, Y. (1972). *Biology of Halophytes*. Academic Press. Nueva York.
- WAITE, S. (1984). Changes in the demography of *Plantago coronopus* at two coastal sites. *Journal of Ecology*, **72**: 809-826.
- WATKINSON, A.R.; HARPER, J.L. (1978). The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology*, **66**: 15-33.
- WATKINSON, A.R.; HUISKES, A.H.L.; NOBLE, J.C. (1979). The demography of sand dune species with contrasting life cycles. En *Ecological Processes in Coastal Environments* (Ed. por R.L. Jefferies y A.J. Davy), pp. 95-112. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- WEISS, T.E.; WHITE, D.A.; THIEN, L.B. (1979). Seasonal dynamics of salt marsh plant associations in Louisiana. *Contr. in Mar. Sci.*, **22**: 41-52.
- WELDON, C.W.; SLAUSON, W.L. (1986). The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *The Quarterly Review of Biology*, **61**: 23-44.
- WEST, R.C. (1956). Mangrove swamps of the Pacific coast of Colombia. *Ann. Ass. Am. Geogr.*, **46**: 98-121.
- WESTHOFF, V. (1987). Salt marsh communities of three Westfrisian Islands, with some notes on their long-term succession during half century. En *Vegetation between land and sea* (Ed. por A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Blom y J. Rozema), pp. 16-40. Junk. Dordrecht.

- WHITE, D.A.; WEIS, T.E.; TRAPANI, J.M.; THIEN, L.B. (1978). Productivity and decomposition of the dominant salt marsh plants in Louisiana. *Ecology*, **59**: 751-759.
- WIEGERT, R.G. (1979). Ecological processes characteristic of coastal *Spartina* marshes of the south-eastern U.S.A. En *Ecological Processes in Coastal Environments* (Ed. por R.L. Jefferies y A.J. Davy), pp. 467-490. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- WILSON, S.D.; KEDDY, P.A. (1986). Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology*, **67**: 1236-1242.
- WOHLENBERG, E. (1933). Das Andelpolster und die Entstehung einer charakteristischen Abrasionsform im Wattenmeer. *Wiss. Meeresunters. NF. Abt. Helgoland*, **19**: 1-3.
- WOHLENBERG, E. (1953). Sinkstoff, Sediment und Anwachs am Hindenburgdam. *Die Küste*, **2**: 31-94.
- WOLMAN, M.G. (1959). Factors influencing erosion of a cohesive river bank. *American Journal of Science*, **257**: 204-216.
- ZEDLER, (1982). *The Ecology of Southern California Coastal Salt Marshes: A Community Profile*. U.S. Fish and Wildl. Serv. Biol. Ser. Prog. Washington D.C.

Eloy Costellano Verdugo
Colmización, Simón Bolívar, 7 Papaf
en la sección de Sportium monitium (Certi)
Firmado en los momentos del O.d.-ef
Apto. con laude

15 Julio 92

[Handwritten signature]

[Handwritten signature]

[Handwritten signature]

[Large handwritten signature]

[Handwritten signature]

[Handwritten signature]



500415217

FBI E TD-256

415217