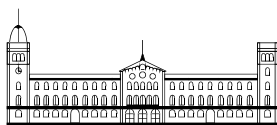




2007

**"SITUACIONS D'ANÒXIA EN ZONES ESTUÀRIQUES
SENSE FORÇAMENT MAREAL:
una aproximació als balanços producció/consum d'oxigen"**

Tesi doctoral
Xavier de Pedro Puente



TESI DOCTORAL

DEPARTAMENT D'ECOLOGIA –FACULTAT DE BIOLOGIA

UNIVERSITAT DE BARCELONA

Programa de Doctorat: Ecologia. Bienni: 1996-1998.

"SITUACIONS D'ANÒXIA EN ZONES ESTUÀRIQUES SENSE FORÇAMENT MAREAL: una aproximació als balanços producció/consum d'oxigen"

Memòria presentada per Xavier de Pedro Puente per optar al títol de doctor per la Universitat de Barcelona, sota la direcció del Dr. Javier Romero Martinengo i del Dr. Jordi Camp Sancho.

Dr. Javier Romero Martinengo
Departament d'Ecologia
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Dr. Jordi Camp Sancho
Institut de Ciències del Mar.
Centre Mediterrani d'Investigacions Marines i
Ambientals, CMIMA-CSIC.
Barcelona

Xavier de Pedro Puente
Barcelona, 25 de setembre de 2007



**Capítol 5. El paper del bentos i dels seus
macròfits**

Capítol 5 . El paper del bentos i dels seus macròfits

Introducció general

Els macròfits bentònics són peces clau en els fluxos de matèria i energia de les aigües costaneres, on són responsables, per terme mig, de prop del 40% de la producció primària (Charpy-Robaud i Sournia 1990). Les comunitats de macròfits poden assolir valors molt alts de producció i/o de biomassa (Valiela 1995), i per tant la seva presència afecta de manera decisiva els cicles de nutrients, les xarxes tròfiques i els balanços d'oxigen, entre d'altres aspectes importants de la dinàmica ecològica i biogeoquímica del sistema.

Podem considerar, al menys en termes organitzatius de l'aparell vegetatiu, dos grans grups de macròfits marins: les algues¹¹ i les fanerògames marines. Tradicionalment, es considera que les primeres són pròpies de substrats rocosos, mentre que les segones colonitzen substrats sedimentaris. Aquesta distinció no és, però, més que indicativa, doncs hi ha tant espècies de fanerògames marines que poden viure sobre roca com algues capaces de colonitzar sediments, bé per posseir estructures de fixació adients (el cas del gènere *Caulerpa*, per exemple), bé per ser capaces de fixar-se a petits còdols o closques, o bé per poder viure simplement "dipositades" sobre el fons sense fixació especial, com és el cas d'alguns cloròfits (*Ulva*) o d'algues d'altres grups, sobre tot a indrets no gaire exposats a l'hidrodinamisme.

Als sistemes estuaris hi dominen clarament els fons sedimentaris, i són per tant les fanerògames marines i algues com les descrites els macròfits dominants, quan n'hi ha. La presència o no de macròfits sembla estar controlada per factors relativament senzills, com ara la profunditat i la llum, modulada aquesta per l'abundància de plàncton, i per tant depenent del grau d'eutròfia (Duarte 1995). A la vegada, i en cas d'haver vegetació bentònica, la naturalesa d'aquesta pot resultar important pel conjunt del sistema, segons les seves propietats, per exemple de taxa de renovació (P/B), molt relacionada amb altres característiques ecològicament rellevants (Cebrian i Duarte 1995). Així, les fanerògames, amb òrgans perdurants, baixes taxes de renovació i fulles més o menys riques en substàncies refractàries, representarien una situació extrema; i a l'altre extrem tindriem les algues de creixement més ràpid i oportunistes, amb temps de generació curts i amb teixits relativament més rics (índex C/N més baix), com ara *Ulva*. En qualsevol cas, sembla evident que els macròfits bentònics

¹¹ Les classificacions més recents dels grups d'éssers vius (posteriors a la classificació en 5 Regnes de Whittaker 1969) inclouen les algues en diferents regnes entre els 8 del domini d'organismes eucariotes, segons si són vermelles o verdes (Regne *Plantae*, al qual pertanyen també les fanerògames), o si són brunes (Regne *Heterokonta*). De totes formes, aquesta nova classificació no afecta massa les apreciacions fetes en el marc d'aquesta tesi doctoral, doncs les algues vermelles i verdes estudiades, tot i poder pertanyer al mateix Regne d'organismes que les fanerògames marines (segons la classificació emprada), mostren particularitats histològiques i ecològiques pròpies que justifiquen considerar-les aquí encara com a grup a part de les fanerògames marines. I, ademés, com bé s'ha dit anteriorment, "potser les algues no existeixen, però sens dubte.... n'hi ha" (Romero 2004).

són actors prou importants com per dedicar-hi una part de la tesi esbrinant, tant d'una banda, la extensió i composició de les seves comunitats, com d'altra, les seves característiques productives.

En el cas de la badia dels Alfacs, la situació és una mica peculiar a aquest respecte. Efectivament, treballs fets sobre tot durant els anys vuitanta havien permès un coneixement bastant precís de la seva vegetació bentònica. Així, Pérez i Camp (1986) havien cartografiat les plataformes someres, a on es trobaven sobre tot praderies més o menys extenses de la fanerògama *Cymodocea nodosa*, barrejada en alguns punts amb l'alga *Caulerpa prolifera*. D'altra banda, Martínez (1990) havia quantificat les acumulacions de macroalgues (*Ulva*, rodòfits, algun feòfit) a les plataformes, especialment a la plataforma nord; aquesta autora esmentava també la presència de macroalgues a zones més fondes de la cubeta, però molt localitzades a la seva banda nord. La resta de la cubeta central, estudiada per aquests autors i visitada repetidament durant els anys vuitanta (per exemple: Camp *et al.* 1991; Vidal 1994, Vidal *et al.* 1997, Vidal *et al.* 1989) no tenia cap mena de vegetació macroscòpica. Ara bé, quan es van començar les preses de mostres per la present tesi, al 1996, i tal com ja s'ha comentat en altres apartats, es va detectar una cobertura quasi contínua de la cubeta central per macroalgues. L'aparició d'aquests nous actors era, sens dubte, un fet prou important en el marc dels nostres objectius com per invertir un mínim esforç per conèixer-los. Per tant, es van plantejar els objectius següents:

- 1) documentar i descriure la "nova" vegetació de la cubeta, tot identificant les espècies principals i avaluant la seva abundància i distribució;
- 2) estimar la contribució de la vegetació bentònica (de fet, del bentos en general) de la cubeta als balanços d'oxigen de la badia dels Alfacs.

Cada un dels dos objectius es tracta en cada un dels dos grans apartats d'aquest capítol.

Subcapítol 5.A. Canvis en la vegetació submergida de la badia dels Alfacs en la dècada dels 90

Subcapítol 5.A. Canvis en la vegetació submergida de la badia dels Alfacs en la dècada dels 90

5.1. Introducció

Els macròfits aquàtics són en general molt sensibles a canvis ambientals (Kemp *et al.* 1983) fet que sovint ha provocat canvis temporals o espacials en composició d'espècies i abundància. Els exemples que es poden trobar a la literatura inclouen, entre molts altres, una colonització ràpida de fanerògames marines després d'una regressió sobtada (Ilac Grevelingen; Nienhuis 1984), la substitució en dominància d'espècies de fanerògames marines després d'una reducció de salinitat en una llacuna costanera hipersalina (Laguna Madre; Quammen i Onuf 1993), l'extensió de l'alga *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux en una llacuna costanera mediterrània hipersalina (Mar Menor, Pérez-Ruzafa *et al.* 1989) i canvis en la composició d'espècies macroalgals i la cobertura de fanerògames marines en una llacuna costanera mediterrània eutròfica (Llacuna de Venècia, Sfriso i Marcomini 1996). Un canvi apareix esmentat amb certa freqüència: la substitució de fanerògames marines de creixement lent per macroalgues de creixement ràpid o formadores de "blooms", substitució que ha estat atribuïda generalment a l'eutrofització (Sand-Jensen i Borum 1991, Duarte 1995), encara que les interaccions entre nutrients, característiques hidrodinàmiques (per exemple, temps de residència) i els processos biològics (per exemple, herbivoria) són en general complexes (Valiela *et al.* 1997). En qualsevol cas, els controls sobre la distribució, la composició específica i l'abundància de la vegetació bentònica són lluny de ser dilucidats plenament.

Independentment de la causa que els origini, els canvis de la vegetació bentònica poden tenir conseqüències importants per a l'ecosistema. Així, el desenvolupament algal massiu canvia profundament els cicles dels elements, interceptant, per exemple, els nutrients alliberats pel sediment i emmagatzemant-los en forma de biomassa (Astill i Lavery 2001, Valiela *et al.* 1997). A més, els "blooms" algals, encara que poden proporcionar menjar per una gamma de consumidors, també augmenten fortament la demanda d'oxigen (per exemple, de nit o a l'època de l'any en que la respiració i la degradació excedeixen la producció) i finalment poden provocar esdeveniments hipòxics o anòxics, amb l'eventual mortalitat massiva d'animals, entre d'altres efectes (Diaz i Rosenberg 1995). La descripció dels canvis en la vegetació bentònica, i de les conseqüències que provoquen, ha generat una vasta literatura pel seu ampli interès tant bàsic com aplicat (veure revisions de Schramm i Nienhuis 1996, Morand i Briand 1996). Per últim, algunes macroalgues són portadores de substàncies tòxiques per a altres organismes, inclosos els humans, i afegeixen altres efectes potencials sobre l'ecosistema (Impellizzeri *et al.* 1975, Iverson i Truelove 1994, Sato *et al.* 1996, Higa i Kuniyoshi 2000).

Disposar d'una bona caracterització de la vegetació bentònica, de la seva abundància i de la seva distribució és sens dubte indispensable per estimar els seus efectes sobre l'ecosistema. Així doncs, en aquest subcapítol es pretén descriure la "nova" vegetació apareguda a la part més fonda de la

Badia dels Alfacs, en termes de distribució espacial de la biomassa i els seus canvis estacionals, tot analitzant les possibles causes d'aquesta colonització. Per la naturalesa de les espècies trobades, es fa un cert èmfasi en la seva possible toxicitat.

5.1. Metodologia

Presa i processament de mostres

Es van analitzar la cobertura i biomassa de la vegetació bentònica de la badia dels Alfacs. Es presenten aquí els resultats per la part central i més profunda (l'anomenada "cubeta central") per la seva major incidència en el balanç d'oxigen de la badia, mentre que els de les plataformes estan exposats en un altre treball (Pérez *et al.* in prep).

Per estimar la cobertura es van visitar 23 punts durant la primavera de 1997 (Figura 5.1), posicionats per GPS, uniformement distribuïts sobre la cubeta i inspeccionats amb l'ajut d'escafandre autònom. A la tardor de 1997 i l'hivern de 1998 es van visitar 8 llocs nous. A cada un d'aquests punts, es van anotar les espècies dominants i la seva cobertura, entesa com a percentatge de sediment ocupat per macròfits i estimada visualment sobre un àrea de 10 m².

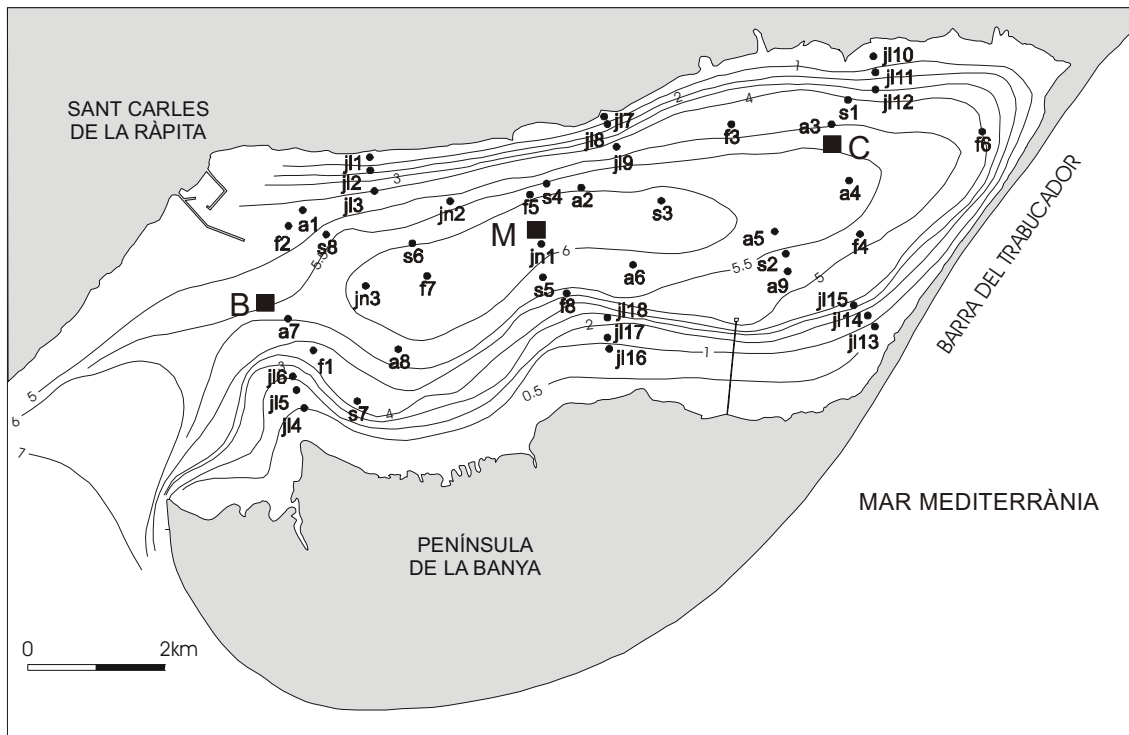


Figura 5.1. Punts de mostreig del mapa de distribució de macroalgues bentòniques. Els cercles corresponen al mostreig espacial i les lletres dels codis fan referència a la data de mostreig (a=14/04/97, jn=9/06/97, jl=9/07/97, s=25/09/97, f=17/feb/98). Els quadrats indiquen els llocs de mostreig de la dinàmica temporal (B=Boca, M=Mig, C=Cua).

Per conèixer els canvis estacionals de biomassa algal es van mostrejar les estacions habituals de *Boca*, *Mig* i *Cua*. A cada una d'elles es van agafar 6 rèpliques en 7 moments diferents entre 1997 i 1998 (març, abril, juny, juliol i octubre de 1997, i febrer i juliol de 1998). Cada mostra va ser agafada amb l'ajut d'un cilindre metàl·lic de 500 cm² de superfície interna (Figura 5.2), tot recollint totes les algues presents al seu interior. Les mostres es van guardar en fred per transportar-les al laboratori, on

van ser congelades fins el seu processament. Posteriorment es van separar les principals espècies trobades i es va obtenir el seu pes sec després de 24h a 75 °C. El resultat va ser finalment expressat en g PS m⁻².



Figura 5.2. Cilindre mostrejador de biomassa macroalgal (àrea interna 500 cm²).

Per descriure la distribució espacial de la biomassa de les macroalgues dominants a la badia es van prendre mostres de biomassa addicionals a les dels punts per al seguiment estacional, a fi i efecte d'ampliar mínimament l'abast espacial del mostreig fins sobrepassar la desena de punts de mostreig georeferenciats amb les seves coordenades UTM.

Tractament de les dades

Per tenir una visió sintètica de la distribució de biomassa algal a la badia, es van representar gràficament els valors el mes d'Abril. Per tal de completar aquestes dades, es van utilitzar també resultats d'altres punts mostrejats en altres mesos (veure més amunt). Per fer les dades comparables, es va estimar la biomassa d'abril mitjançant ajusts analítics de les dades estacionals de les tres estacions bàsiques (veure resultats). Això pot introduir un cert biaix, però és l'única manera d'obtenir una cartografia de la biomassa raonable. D'altra banda, aquesta cartografia no s'utilitza ni a la resta del capítol ni als balanços que es presenten al capítol següent.

Les biomasses obtingudes a les mostres ("biomassa puntual") van ser corregides per la cobertura, per tal d'obtenir una estimació més acurada de la biomassa real ("biomassa global"), emprant-se la següent fórmula per a la conversió:

$$Biomassa\ global = \frac{biomassa\ puntual * cobertura}{100} \quad <5.1>$$

5.1. Resultats

Els poblaments de macroalgues de la part central de la Badia dels Alfacs estan bàsicament dominats per dues espècies: *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V.Lamouroux, cloròfit laminar amb rizoides i *Alsidium corallinum* C.Agardh, rodòfit filiforme de l'ordre de les Ceramials (Figura 5.3). Una tercera espècie, *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss, pot ser també abundant de forma ocasional, trobant-se barrejada amb l'anterior en alguns punts; es tracta també d'un rodòfit ramificat, aquest de l'ordre de les Gigartinals. Aquestes dues rodofícies, encara que de morfologia força semblant, es diferencien amb relativa facilitat; en efecte, la primera (*A. corallinum*) presenta una cèl·lula central observable en tall transversal, així com, eventualment, bandes anellades als àpexs joves, mentre que la segona (*G. verrucosa*) no presenta cap d'aquestes dues característiques. Esporàdicament es va trobar *Ulva* sp. i *Rytiphloea tinctoria* (Clemente y Rubio) C. Agardh, en quantitats modestes.

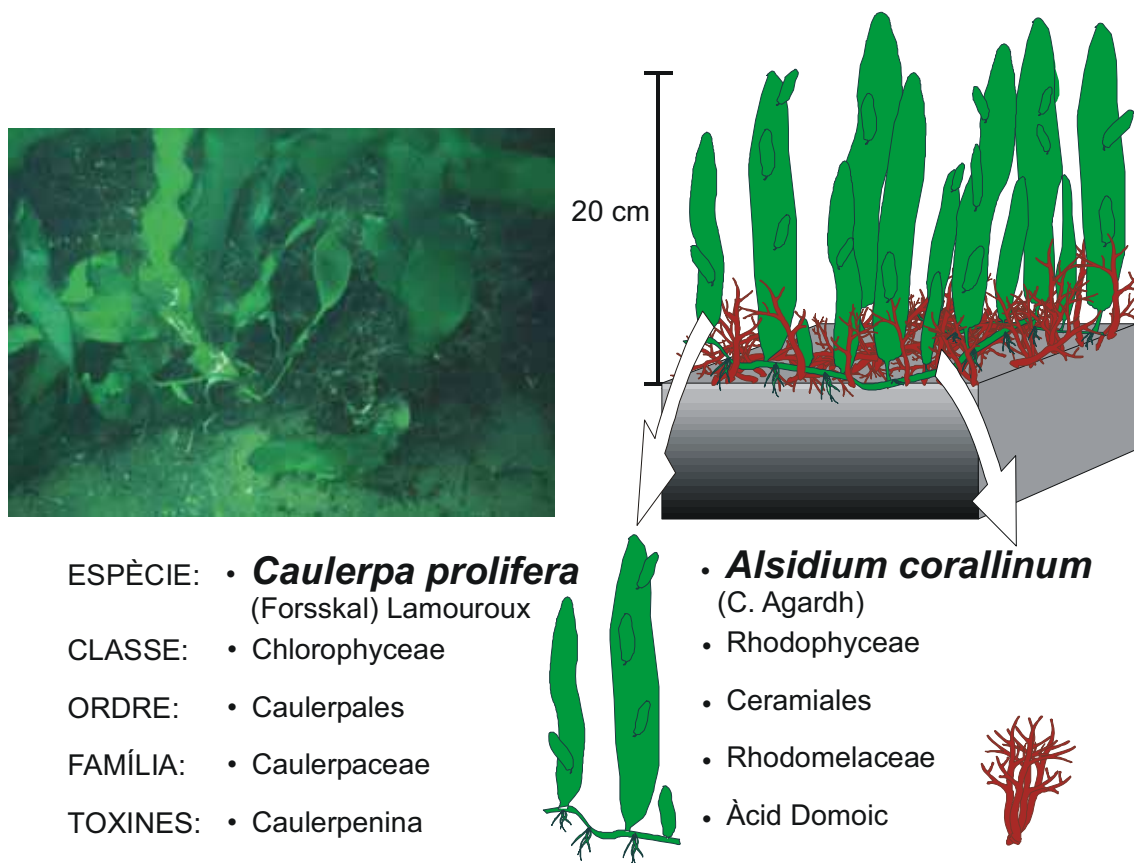


Figura 5.3. Foto i característiques de les dues espècies de macroalgues bentòniques que han colonitzat recentment la badia dels Alfacs.

Distribució

Les macroalgues recobreixen la major part de la cubeta, fet que contrasta amb la baixa cobertura existent al 1987 (Figura 5.4a, b, per 1987 i 1997 respectivament). Només trobem dues grans àrees amb cobertura inferior al 100%. La primera és just a l'entrada de la badia, amb cobertures d'entre el

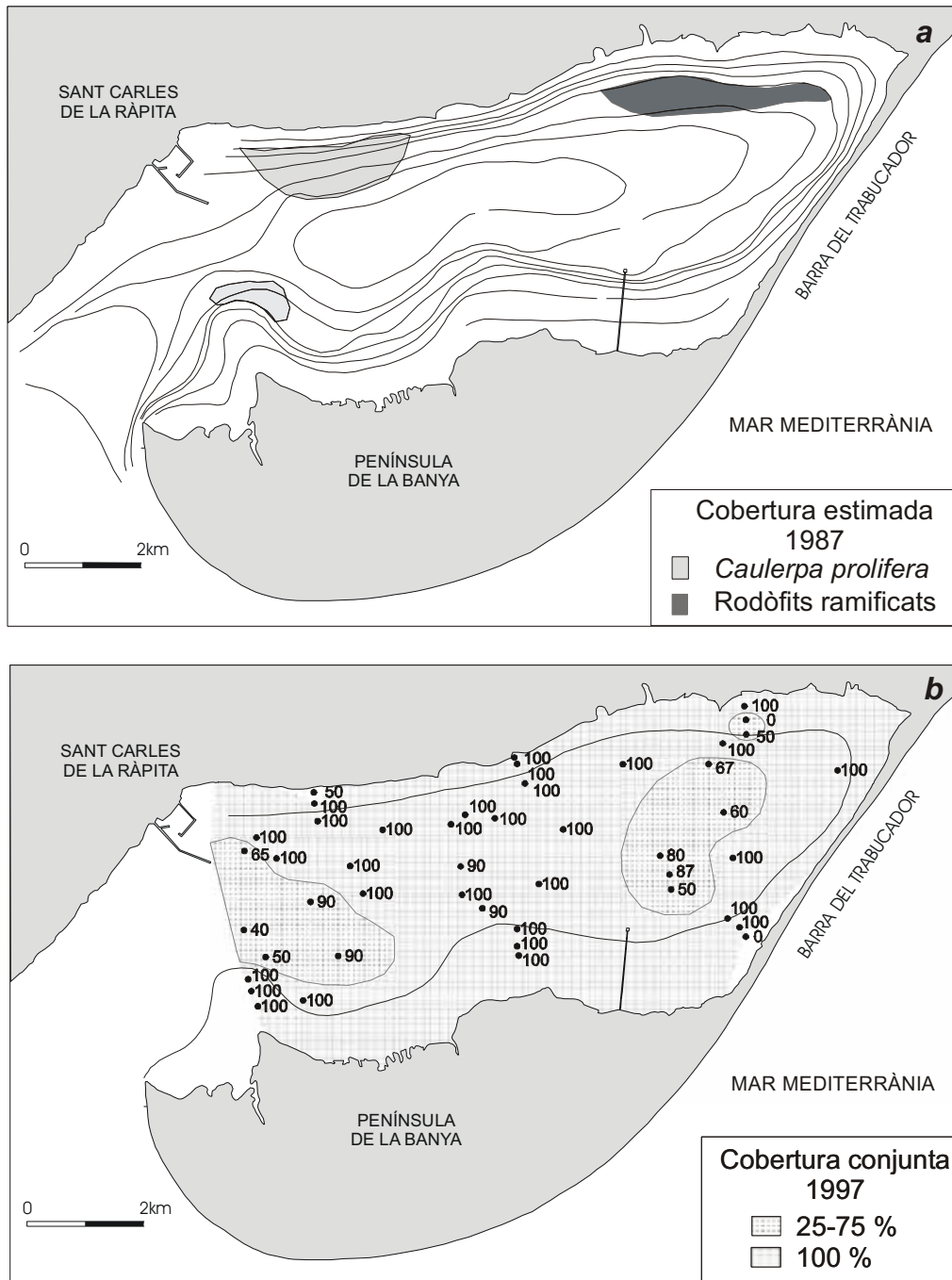


Figura 5.4. Distribució i cobertura de les macroalgues a la badia dels Alfacs: (a) possible extensió i distribució de la cobertura de les macroalgues bentòniques en 1987 a la cubeta central, a partir d'observacions puntuals durant l'anterior projecte de recerca a la badia dels Alfacs (J. Romero, *com, pers.*), (b) cobertura bentònica conjunta de les dues espècies de macroalgues *Caulerpa prolifera* i *Alsidium corallinum* en 1997.

40 i el 90%, essent *Caulerpa prolifera* l'espècie dominant. La segona zona és a la part més interior de la cubeta, on predomina *Alsidium corallinum*, que assoleix cobertures entre 50 i 90%.

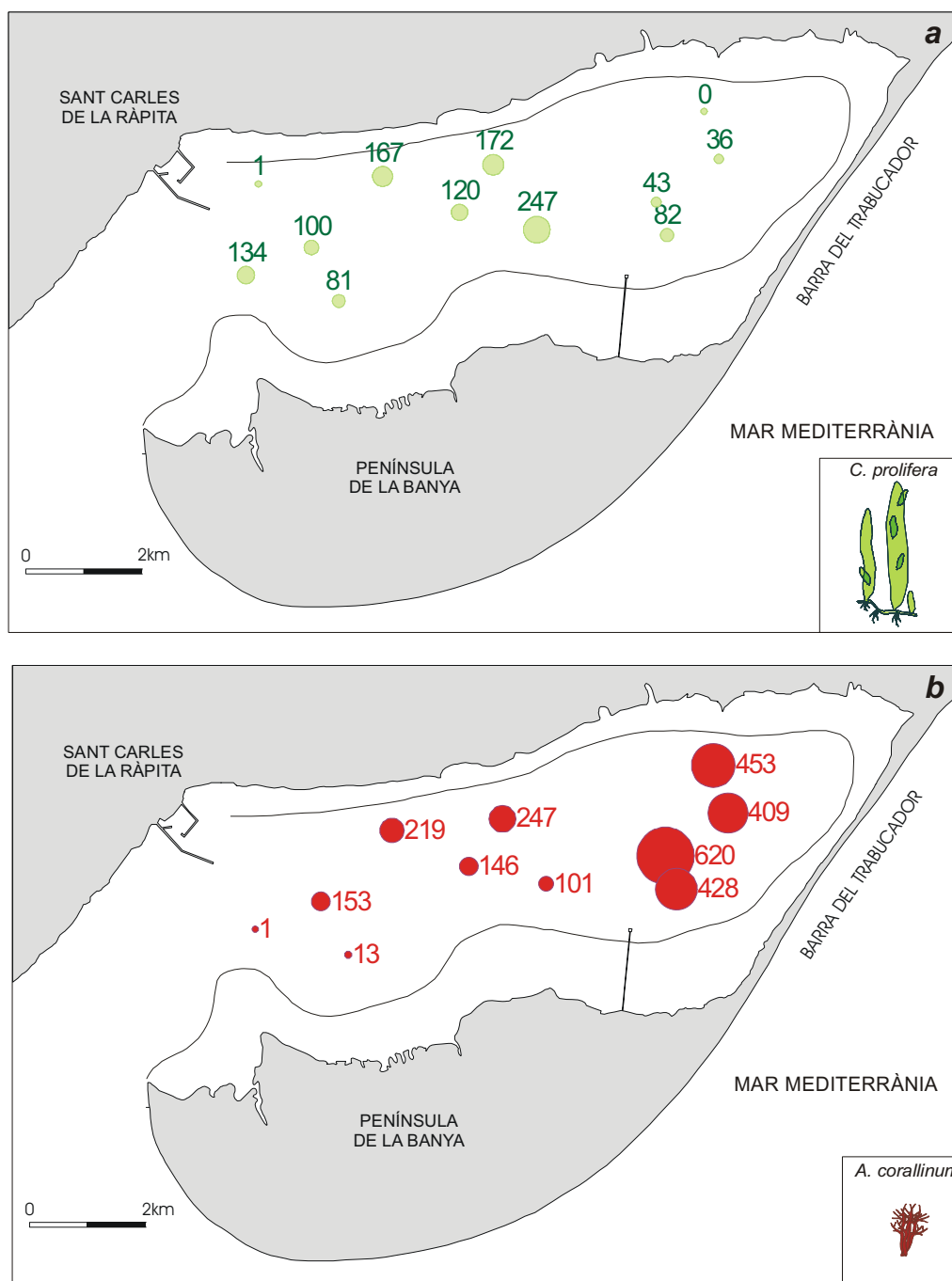


Figura 5.5. Biomassa de macroalgues (g PS m⁻²) a l'Abril de 1997: (a) cloròfit laminar *Caulerpa prolifera*, (b) rodòfits ramificats, fonamentalment *Alsidium corallinum*.

Pel que fa a la biomassa, ajustada a la biomassa d'abril (Taula 5.1) i expressada com a biomassa "global" (equació <5.1>), les dues macroalgues presenten distribucions de biomassa pràcticament complementàries (Figura 5.5). L'extrem oest està dominat en exclusiva per poblacions de *Caulerpa prolifera* amb valors al voltant dels 100 g PS m⁻², mentre que l'extrem est està dominat fonamentalment per *Alsidium corallinum* amb valors d'entre 400 i 620 g PS m⁻², eventualment amb alguns filaments de *Gracilaria verrucosa*. En aquesta zona est, *C. prolifera* presenta unes biomasses d'entre 30 i 80 g PS m⁻², mentre que les d'*A. corallinum* a la zona oest són entre 0 i 200 g PS m⁻². Als

voltants de l'estació *Mig*, totes dues espècies coexisteixen amb biomasses d'entre 100 i 250 g PS m⁻² cadascuna.

Taula 5.1. Coeficients dels polinomis de 3r ordre que descriuen la dinàmica temporal de biomassa de les dues espècies de macroalgues, per compartiments. La funció general és $B(T) = B_{m\grave{a}x} (B_0 + aT + bT^2 + cT^3)$.

	Boca	Mig		Cua
	C/C _{màx}	C/C _{màx}	RR/RR _{màx}	RR/RR _{màx}
B _{màx}	128	181	272	700
B ₀	-0,5757	0,0264	0,5930	0,1890
a	0,0115	8,77e-3	-2,5921	5,38e-3
b	-4,26e-5	-4,03e-5	5,5347	-2,73e-5
c	4,31e-8	4,52e-8	-3,0830	3,53e-8
R ²	0,510	0,613	0,291	0,520

C correspon a *Caulerpa prolifera*. RR correspon a Rodòfits ramificats, fonamentalment *Alsidium corallinum*.

Evolució temporal de Biomassa

La biomassa de les macroalgues mostra una evolució estacional característica, amb màxims primaverals de prop de 200 g PS m⁻² de *C. prolifera* a l'estació *Mig* i prop de 600 g PS m⁻² per *A. corallinum* a l'estació *Cua*, i mínims de tardor-hivern del cloròfit de prop d'una desena de g PS m⁻² a l'estació *Boca* i de 60 g PS m⁻² del rodòfit a l'estació *Mig* (Figura 5.6a i b).

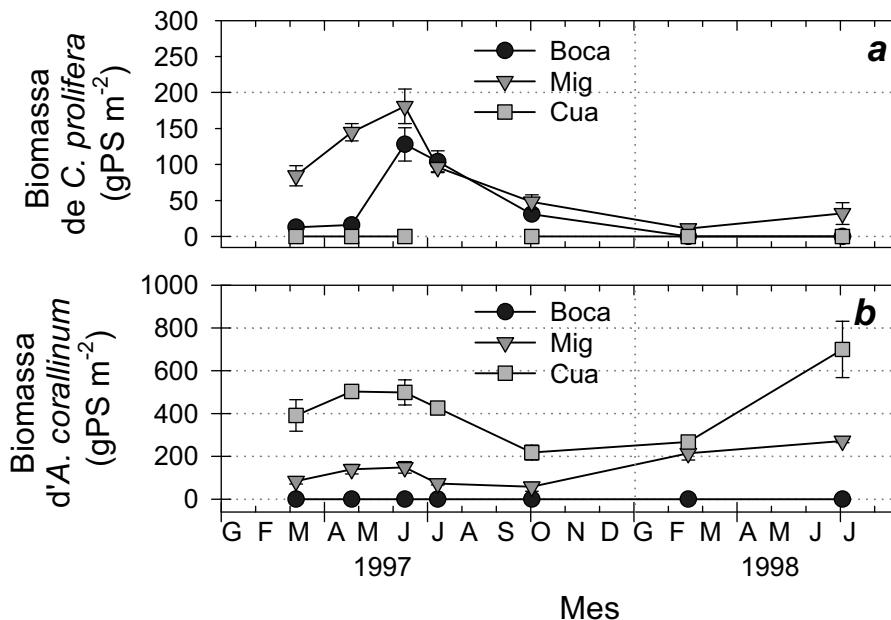


Figura 5.6. Evolució temporal de la biomassa de macroalgues en cadascuna de les estacions de mostreig de la dinàmica temporal (veure Figura 5.1): (a) *Caulerpa prolifera*, (b) Rodòfits ramificats, fonamentalment *Alsidium corallinum*, i ocasionalment amb escassa contribució d'acúmul barrejats de *Gracilaria verrucosa*.

5.1. Discussió

Biomasses

Les biomasses assolides a la badia dels Alfacs són dins el rang natural descrit en altres indrets, però amb una distribució temporal diferent. Per exemple, les poblacions de *C. prolifera* del Mar Menor presenten valors màxims de prop de 170 g PS m⁻² a l'estiu, valors mantinguts a la tardor, i valors mínims entre 0 i 57 g PS m⁻² durant finals d'hivern i inici de primavera (Terrados i Ros 1995). Altres poblacions, com la de la badia d'Algesires, presenten màxims de l'ordre dels 200 g PS m⁻² a setembre i mínims entre les poques unitats de gram i uns 90 g PS m⁻² al maig (Sánchez-Moyano *et al.* 2001). La població dels Alfacs presenta el seu màxim al voltant dels 200 g PS m⁻², similar a les altres poblacions descrites a la literatura, però el seu pic de biomassa apareix precisament a finals de primavera, de tal manera que a l'inici de la tardor es troben més a prop dels mínims anuals per sota dels 50 g PS m⁻² que a prop dels màxims. Es podria atribuir aquesta diferent distribució del pic estacional de màxima biomassa al fet que la llum disminueixi en el fons de la columna d'aigua a partir de maig-juny (Figura 2.4 i Figura 2.5) i, alhora, la demanda respiratòria pugi, lligada a les majors temperatures de l'aigua en aquests mesos (Figura 2.8b i Figura 2.12b). El balanç de carboni se'n veuria ressentit, fent disminuir l'abundància (biomassa i cobertura).

Estratègies ecològiques i associacions d'espècies

Tradicionalment s'ha cregut que *Caulerpa prolifera* podria actuar com una espècie pionera en la successió ecològica que porta al desenvolupament d'una comunitat de fanerògames marines, tal i com s'ha citat a altres espècies del mateix gènere (Williams 1981). Aquest podria ser el cas de les plataformes someres de la badia dels Alfacs, on es troben poblacions barrejades de *Caulerpa prolifera* i la fanerògama *Cymodocea nodosa*, relativament estables ambdues, de totes formes, fins a la data (Mascaró *et al.* 2006), tot i que a fondàries superiors (> 3 m), només hi sol habitar *C. prolifera*, probablement per que no hi ha prou llum per a que la fanerògama pugui sobreviure (Pérez *et al.* in press).

Els rodòfits ramificats bentònics, per la seva banda, són colonitzadors habituals dels fons somers estuaris. Algunes de les espècies més freqüents en aquests ambients pertanyen al gènere *Gracilaria*, com *G. comosa*, a Austràlia Occidental, *G. tickvahiae* a la costa est del continent nord-americà o *Gracilaria verrucosa* al Mediterrani, a Namíbia, Sudàfrica i Florida (Morand i Briand 1996).

L'associació de *Caulerpa prolifera* amb poblacions de rodòfits ramificats no és nova i ja ha estat citada per exemple a les illes Canàries amb espècies del gènere *Gracilaria* i *Spyridia* (Børgesen 1925). Com ja s'ha dit, als Alfacs també s'hi troben de forma freqüent filaments de *Gracilaria verrucosa* entre la comunitat d'*Alsidium corallinum*, encara que no gaire abundants; és possible que la major palatabilitat de la primera respecte la segona influeixi en la seva menor abundància.

La coexistència de dos tipus de productors primaris, uns de tipus laminar amb capacitat d'agafar substàncies del sediment (per la presència d'arrels o rizoides), i uns altres de filiformes és prou freqüent i permet una certa distribució dels recursos potencialment més limitants del mateix hàbitat (fonamentalment llum i nutrients). Els productors laminars primis i els finament ramificats semblen ser els més eficients fotosintèticament, a partir de la *hipòtesi de forma-funcional* (Littler i Littler 1980, Littler 1980, Littler i Arnold 1982). A més, els primers poden agafar llum per sobre dels segons gràcies a mantenir els fronds o fulles erectes, mentre que aquests últims són molt atapeïts per sota, amb el que aconseguen filtrar el màxim de llum que arriba fins el sediment. Respecte els nutrients, els primers els agafen, al menys en part, directament de l'aigua intersticial del sediment, mentre que els segons podrien beneficiar-se, per la seva proximitat al sediment, dels nutrients alliberats per aquest, en part gràcies a les condicions anòxiques (nocturnes o cròniques) que es poden generar en presència de grans biomasses de macròfits marins. Aquest sembla ser, per exemple, el cas de la fanerògama *Halophila ovalis* i *Gracilaria comosa* a l'estuari del Riu Swan, Austràlia occidental (Hillman *et al.* 1995, Astill i Lavery 2001), o fins i tot el del cas citat a les Canàries, de *C. prolifera* amb altres rodòfits ramificats. El cas de la badia dels Alfacs seria, potser, un altre exemple que afegir. Això no vol dir, però, que entre ells no existeixi un cert grau de competència, com semblaria indicar el fet que les seves respectives biomasses siguin complementàries (Figura 5.5).

Anàlisi de causes possibles

Pel que fa a les causes d'aquesta colonització recent, no n'hi ha cap d'evident, encara que aquestes causes semblarien més relacionades amb canvis tèrmics que no pas amb canvis en les concentracions de nutrients. En efecte, si bé és cert que les proliferacions de macroalgues han estat força sovint atribuïdes a l'increment de les concentracions de nutrients (Fletcher 1996, Morand i Briand 1996), això fa referència sobre tot a zones molt someres. No és el cas, per tant, de la zona central de la badia dels Alfacs, on s'hauria de pensar més aviat que un increment de nutrients afavoriria el desenvolupament de fitoplàncton, que impediria l'arribada de la llum al fons (Valiela *et al.* 1997). De fet, seria més lògic pensar que una possible causa de la colonització observada fos la disminució en la concentració de nutrients, malgrat no s'han pogut confirmar estadísticament canvis d'aquesta variable en cap sentit a la badia dels Alfacs (Capítol 1, plana 90 i ss), tot i que si que han estat demostrats recentment per al tram baix del riu Ebre entre els anys 80 i 2004, a partir de 1995-96 (Ibáñez *et al.* 2007). D'altra banda, el possible efecte de la disminució dels nutrients afectaria, com s'ha dit, al fitoplàncton, disminuint la terbolesa de l'aigua, però les dades disponibles tampoc no permeten afirmar que l'aigua de la badia fos més transparent a finals dels anys 90 que a principis.

D'altra banda, en un capítol previ s'ha descrit un increment de temperatura aèria entre 1992 i 1998 (Taula 2.6), i aquest va anar acompanyat d'un increment de les temperatures mínimes de l'aire corresponents als mesos d'hivern (desembre-març; Figura 5.7): les mínimes diàries hivernals van presentar la moda entre 4 i 6 °C en 1992 i 1993 (per comoditat es posa el valor del mig de l'interval, a partir d'ara, 5 °C, en aquest cas), mentre que des de 1994 fins a 1997 la moda de la distribució

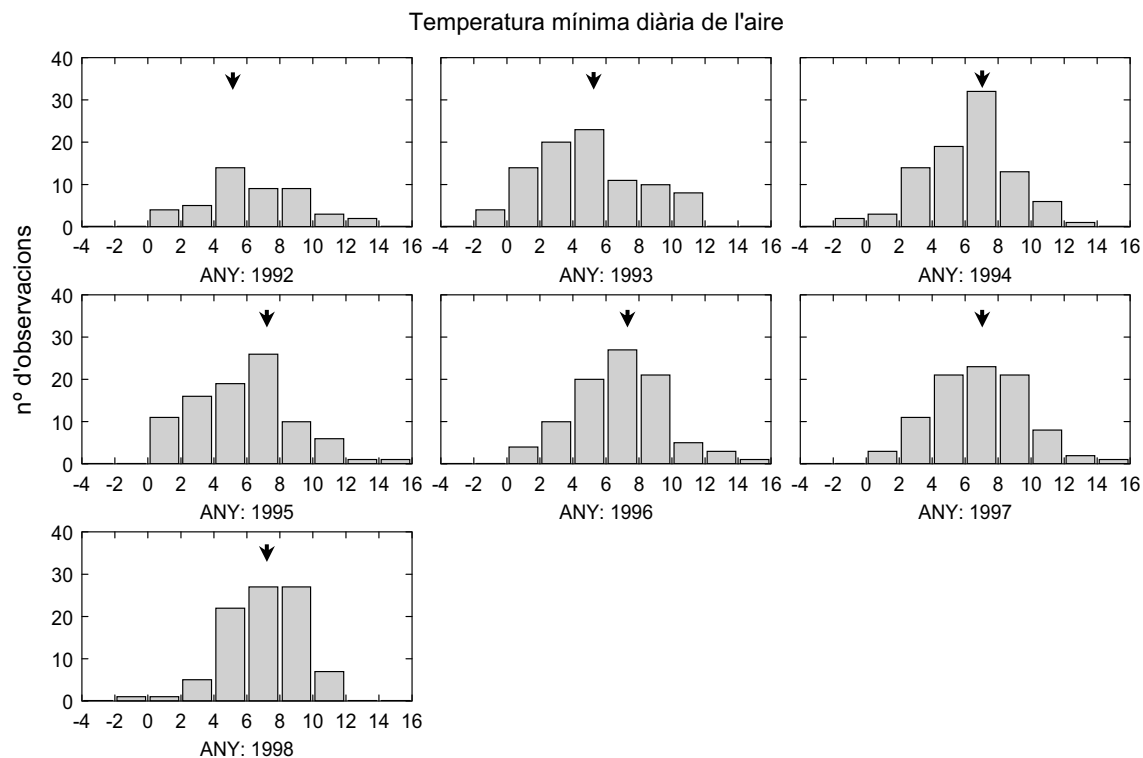


Figura 5.7. Histogrammes de freqüències de temperatures mínimes de l'aire corresponents als mesos d'hivern (desembre-març). La moda de la distribució s'indica amb una punta de fletxa. Les dades procedeixen de l'observatori meteorològic d'Amposta-DARP. Unes temperatures de l'aire de 3.7 i 8.6 °C correspondrien a una temperatura d'aigua fonda de 10 i 13.6 °C, respectivament.

hivernal és de 7 °C, i l'any 1998 sembla que s'apropa cap als 8 °C. S'ha observat, també, que la temperatura aèria mínima diària està correlacionada significativament amb la temperatura aquàtica del fons de la badia dels Alfacos (Figura 2.14), i que la temperatura mínima de l'aigua de fons ha augmentat alguns graus entre 1990 i 1998 (Figura 2.13). Per tant, les pujades de temperatura aèria equivaldrien a un increment de temperatura aquàtica des de valors inferiors als 10 °C fins a prop dels 13 °C. O analitzat d'una altra manera, si sabem que la temperatura de l'aigua de 10 °C es correspon amb una temperatura mínima aèria de 3.7 °C, podem estimar el percentatge de dies en que la temperatura mínima de l'aire es troba per sota aquest llindar. Aquest indicador de duresa hivernal va disminuir des del 31 % dels dies el 1993 fins al 10 % el 1998 (Taula 5.2). *Caulerpa prolifera* sembla una espècie molt influïda per la temperatura. El cicle reproductiu i de creixement d'aquesta espècie és dependent de la temperatura de l'aigua (Meinesz 1980), mostrant la seva major cobertura coincidint amb el màxim tèrmic anual (Sánchez-Moyano *et al.* 2001). A més, Meinesz (1979) va trobar que el creixement de *C. prolifera* s'aturava a temperatures inferiors a 13 °C, i es van relacionar desaparicions massives d'aquesta macroalga amb temperatures hivernals de l'aigua inferiors a 12 °C, arribant a designar la temperatura com el factor preponderant que limita a la Mediterrània l'extensió i distribució geogràfica d'aquesta espècie d'afinitat subtropical (Augier i Robert 1981). Així mateix, Terrados (1991) va trobar una resposta similar en *Caulerpa prolifera* del Mar Menor, Múrcia, suggerint un llindar mínim

per a la supervivència de *Caulerpa prolifera* en 10 °C. Per tant, aquesta relativa suavització de les temperatures hivernals podria explicar l'extensió de *Caulerpa prolifera* a la badia dels Alfacs.

Taula 5.2. Percentatge de dies en què la temperatura mínima de l'aire és igual o inferior del valor crític de 3.7 °C. El període d'hivern inclou els mesos de desembre a març.

any	hivern
1993	30.6%
1994	11.6%
1995	19.0%
1996	9.8%
1997	7.5%
1998	10.0%

Segons aquest raonament, podríem incloure la colonització del fons de la badia dels Alfacs per *C. prolifera* dins la tendència constatada a diferents indrets de la Mediterrània a l'extensió de les àrees de distribució d'espècies termòfiles, i particularment de macroalgues en fondàries similars a les de la badia dels Alfacs (Francour *et al.* 1994).

Pel que fa a *Alsidium corallinum*, hi ha molta menys informació sobre les seves característiques ecològiques. Se sap que és un alga de distribució atlàntico-tropical i mediterrània (Barceló i Seoane-Camba 1989, Guiry i Dhonncha 2001). Ara bé, la manca d'informació més precisa fa que, a hores d'ara, no es pugui relacionar la seva presència amb el canvi tèrmic esmentat.

Les toxines de les macroalgues

El fet que les dues espècies dominants tinguin concentracions elevades de toxines obre la porta a pensar sobre un possible paper dels herbívors com a controladors de la dinàmica de les poblacions macroalgals bentòniques, especialment aquelles que no presentin defenses contra el brostejament. Així, és remarcable el fet de que *C. prolifera* i *A. corallinum* posseeixen toxines que les confereixen una certa protecció contra depredadors: caulerpenina, com a mínim, la primera (Gavagnin *et al.* 1994), que inhibeix la bomba de Na^+/K^+ en neurones (Brunelli *et al.* 1998), i àcid domoic la segona (Impellizzeri *et al.* 1975), un potent neuroamnèsic que provoca la pèrdua de la memòria recent a través de canvis en el metabolisme del Ca^{2+} intracel·lular en neurones (Iverson i Truelove 1994, Nijjar-Mohinder i Nijjar-Satnam 2000). No s'han trobat estudis que investiguin la toxicitat real de macroalgues portadores d'àcid domoic sobre els seus possibles predadors; ara bé, *Alsidium corallinum* és selectivament evitada per brostejadors generalistes de macroalgues. Tal és així que en un estudi recent en que comparaven el grau d'atracció de dos espècies d'invertebrats d'hàbits alimentaris generalistes sobre 20 espècies de macroalgues comuns, *Alsidium corallinum* i una altra alga del gènere *Caulerpa* (*C. racemosa*) eren dues de les algues que es situaven entre les sis menys menjades pels dos invertebrats brostejadors (Granado i Caballero 2001). El fet que les dues espècies

més dominants siguin espècies amb defenses químiques podria no ser casual: la manca quasi absoluta de senyals de mossegades sobre els tal·lus d'aquestes espècies ens indica la baixíssima pressió per part de consumidors, que en canvi sí brostegen, de forma notable, altres espècies de macroalgues presents en el mateix hàbitat, com *Ulva* sp., i *Gracilaria verrucosa*.

Les espècies del gènere *Caulerpa* poden contenir diversos metabòlits secundaris, entre els quals s'ha citat a la bibliografia la caulerpina, la caulerpicina i la caulerpenina (Paul i Fenical 1987). El 1977 es va descriure l'existència d'un pigment groc-ataronjat anomenat **caulerpina**, que es troba present com a mínim en el 50% d'espècies de *Caulerpa*, segons s'havia investigat fins l'any 1983. Si bé aquesta substància va ser considerada inicialment com a un metabòlit bioactiu, estudis posteriors van mostrar que mancava d'efectes significatius. La cita de la presència de **caulerpicina** en algunes espècies del gènere correspon a 1979, i és un dels primers metabòlits tòxics descrits, però més endavant es va trobar que no es correspon amb un sol component pur sinó amb una barreja, pel que es recomana retirar aquest terme de la literatura científica. Alguns estudis van mostrar que ni la caulerpina ni la caulerpicina presenten toxicitat aguda (Higa i Kuniyoshi 2000). Per últim es troba la **caulerpenina**, el metabòlit secundari més tòxic del gènere present en moltes de les seves espècies.

Caulerpa prolifera conté caulerpina malgrat que només en concentracions traça, però no caulerpicina (Vest i Dawes 1983). En canvi, sí conté caulerpenina en quantitats significatives, i va ser la primera espècie del gènere en la que es va aïllar aquest compost tòxic, a part de ser precisament en poblacions del Mediterrani (Amico *et al.* 1978). Tot i la presència d'aquesta toxina, alguns organismes poden alimentar-se, al menys parcialment, de *Caulerpa prolifera*, com per exemple el mol·lusc sacoglós *Oxynoe olivacea* (present a la badia dels Alfacs), tot descomponent la caulerpenina en dos compostos encara més tòxics (oxitoxines 1 i 2), com a estratègia defensiva (Gavagnin *et al.* 1994). Ara bé, *C. prolifera* no representa la seva major font de carboni, tal i com indiquen les signatures isotòpiques de ^{13}C i ^{34}S del mol·lusc i de l'alga, bastant diferents (De Pedro, X., dades no publicades). En qualsevol cas, es creu que aquest metabòlit tòxic no pot pujar per la cadena tròfica (Parent-Massin *et al.* 1996), si bé els mateixos estudis van arribar fins i tot a analitzar la seva potencial toxicitat sobre teixits cel·lulars humans, conclouent que el risc d'intoxicació cutània o alimentària en humans pot ser considerat mínim. Malgrat això, hi ha estudis recents que descriuen la caulerpenina com a substància provocadora de la inhibició de la bomba de Na^+/K^+ en neurones (Brunelli *et al.* 1998), fet que assenyala el greu perill potencial que presentaria aquesta toxina si per qualsevol raó arribés a entrar en contacte amb el medi intern de l'organisme i fos distribuïda al teixit nerviós.

Alsidium corallinum, per altra banda, conté àcid domoic (Impellizzeri *et al.* 1975). Fa vàries dècades que es va descriure que els habitants d'unes illes del Japó consideraven aquesta substància com a tònic molt útil per les seves propietats antihelmíntiques (Daigo 1959). Però, sobre tot, aquesta toxina va esdevenir coneguda especialment després de que a 1987 s'observessin a Canadà centenars de casos de malalties relacionades amb el consum de musclos recol·lectats de l'Illa de Prince Edward. Es va identificar llavors l'àcid domoic com a contaminant responsable en els musclos i alhora es va

aïllar també de les poblacions fitoplanctòniques de *Nitzschia pungens* de les aigües circumdants (Bates *et al.* 1989). Des de llavors s'han fet molts estudis i se'n continuen fent per analitzar els riscos de toxicitat d'aquesta substància a causa de "blooms" naturals fitoplanctònics i els llistats de toxicitat s'han descrit amb certa precisió (Iverson i Truelove 1994). Ara bé, resta desconegut el perill potencial de l'àcid domoic contingut en teixits de macroalgues, ja que es coneix la seva presència també en altres macroalgues com el també rodòfit *Chondria armata* (Daigo 1959), però es desconeix la seva capacitat d'alliberar-se al medi a través de exudats de matèria orgànica o per descomposició de la macroalga. Estudis preliminars sobre la concentració d'aquesta toxina neuroamnèsica apunten que es troba en concentracions elevades en teixit fresc d'*Alsidium corallinum* de la badia dels Alfacs (Invers i De Pedro 2001), però resta desconegut encara el risc real de que es pugui transmetre aquesta toxina a través de la cadena tròfica, i si pot haver-hi algun risc per la salut, per exemple, a través dels cultius marins a la badia.

Importància de la colonització

Es desconeix si la colonització detectada a és l'inici del poblament perdurable o bé és una invasió ocasional. Caldrà esperar a veure què succeeix en els pròxims anys¹². I caldrà realitzar experiments específics per refermar la hipòtesi més versemblant per ara, de que el factor clau de la colonització, si més no de Caulerpa, ha estat la suavització de la temperatura mínima hivernal. En cas de que la hipòtesi sigui certa i es mantingui la pujada global de les temperatures, és d'esperar que les macroalgues passin a ser pobladors habituals del fons de la badia dels Alfacs, amb el que es constatarà que la colonització actual ha estat l'inici d'un canvi important a la badia. Si resulta que en pocs anys minven i/o desapareixen els poblaments macroalgals, s'entendrà la colonització actual com part d'unes fluctuacions encara no massa conegudes.

De totes formes, mentre duri aquesta colonització, es pot parlar de que s'ha produït un canvi notable no tant sols pel bentos sinó pel conjunt de la badia. A més d'influir en els aspectes ja comentats en la introducció, de manera molt específica i rellevant pels objectius d'aquesta tesi, la cobertura algal esdevé un element de la màxima importància pels balanços d'oxigen. Aquest aspecte clau es tracta en detall en la següent secció d'aquest capítol.

¹² En un moment més actual (2003-2006), la presència de macroalgues al fons de la cubeta és encara notable (J. Diogene, *com. pers.*), malgrat *Alsidium corallinum* sembla més escàs, a partir de mostres puntuals (M. Pérez, *com. pers.*).

Subcapítol 5.B. Metabolisme d'oxigen del Bentos

Subcapítol 5.B. Metabolisme d'oxigen del Bentos

5.2. Introducció

El bentos sol ser un component consumidor net en el balanç d'oxigen d'ecosistemes marins, inclús en els de poca fondària (Nixon 1981), llevat dels casos on hi ha una marcada abundància de macròfits. El bentos de la badia dels Alfacs era efectivament heterotròfic quan els únics organismes fotosintètics de la cubeta eren les algues microscòpiques (Camp *et al.* 1991). Calia ara esbrinar quina era l'aportació d'aquests macròfits nou-vinguts al balanç d'oxigen, raó per la qual s'analitza i discuteix, en aquesta secció del capítol, el rol de les macroalgues en el balanç d'oxigen del bentos, a través de

- (1) l'obtenció de corbes fotosíntesi – irradiància al llarg de l'any i la seva aplicació a avaluar la producció i consum d'oxigen, conegut l'ambient lumínic (inclús l'autoombra dels macròfits).
- (2) mesures de producció i consum d'oxigen *in situ* de tota la comunitat bentònica amb l'ajut d'un nou model de campana d'incubació de sediment,
- (3) càlculs del balanç general d'oxigen per al bentos, a la llum dels resultats previs de laboratori i de camp.

Un primer pas per assolir aquest objectiu va ser analitzar la fotosíntesi de les espècies fitobentòniques dominants. La majoria d'estudis d'aquests tipus en zones temperades s'han concentrat en una espècie singular d'un determinat estrat de la comunitat (Hatcher 1977, Murase *et al.* 1989, Gao 1990, Levitt i Bolton 1990). Treballs similars han mostrat que la producció fotosintètica de macroalgues és altament variable (Levitt i Bolton 1990), per diverses raons: una espècie pot mostrar diferències significatives de les velocitats fotosintètiques entre les seves diferents parts (Littler i Arnold 1980, Gerard 1986, Sakanishi *et al.* 1991), al llarg de la seva vida o entre fronds fèrtils i fronds vegetatius (Littler i Arnold 1980), a diferents hàbitats (Koehl i Alberte 1988), i al llarg d'un cicle estacional (Littler i Arnold 1980, Gao 1990, Sakanishi *et al.* 1990; i posteriorment, Duarte i Ferreira 1995, De Casabianca i Posada 1998). A més, les variacions estacionals es poden atribuir tant a diferències de temperatura com d'estat nutricional, de règim lumínic i també a processos de la història vital de l'alga en qüestió (Wheeler 1980, Beer i Eshel 1983). Les velocitats fotosintètiques també varien, òbviament, entre les diferents espècies, i per a un mateix habitat s'ha trobat diferències de fins a 2 ordres de magnitud que es troben relacionades amb la forma funcional o morfologia de les algues (Littler i Arnold 1982). Per últim aquestes velocitats fotosintètiques també són influïdes per l'ombra produïda per cada alga sobre les seves veïnes, procés conegut com a "autoombra", que pot ser altament variable ocasionalment entre espècies dins un mateix gènere (Ménesguen 1992, Bendoricchio *et al.* 1994, Solidoro *et al.* 1995, Kamermans 1996).

Un altre element que és necessari analitzar, especialment en fons sedimentaris que reben un constant aport de nutrients i matèria orgànica és la respiració de la resta de la comunitat, sobre tot els del sediment (Viaroli *et al.* 1995, Neira i Rackemann 1996, Martins *et al.* 1997). A la badia dels Alfacs ja existien estudis de la respiració del sediment, quan no hi havia macroalgues (Vidal *et al.* 1989,

Vidal *et al.* 1997, tots dos amb dades dels anys 80). Ara hem dut a terme noves estimacions del consum d'oxigen de la tota la comunitat bentònica, incloent els nous organismes associats a les macroalgues.

Amb aquestes dades es pot calcular un balanç d'oxigen, i analitzar en quins moments els termes de sortida d'oxigen dissolt del sistema són superiors als d'entrada, etc. A més, es pot quantificar la influència de modificacions en factors ambientals clau sobre el balanç global del bentos. Així, hem analitzat numèricament algunes situacions clau de risc d'hipòxia sota condicions simulades de clima lumínic que arriba a les macroalgues, i de renovació de l'aigua de fons, atès que aquests dos són factors que estan fortament relacionats amb la dinàmica d'oxigen de tot el bentos i la generació o manteniment d'hipòxies en l'ecosistema (Welsh *et al.* 1985, Romero *et al.* 1996, Valiela *et al.* 1997).

Respecte el clima lumínic no s'han trobat gaires estudis que quantifiquin el grau d'influència de la reducció de la llum subaquàtica produïda pel pas de fronts amb núvols densos, malgrat se sap que aquests filtren en mitjana per molta part d'Europa a l'estiu entre el 50 i el 80% de la llum (Monteith 1973) i puntualment reduccions de fins el 90% a la badia dels Alfacs (De Pedro, dades no publicades). Per aquesta raó, tindrà un cert interès incloure l'efecte de la coberta de núvols i la durada de la seva presència sobre el balanç bentònic d'oxigen. Respecte la renovació de l'aigua de fons (veure Capítol 1, plana 142), es considerarà aquí només la situació de possible estancament de la massa d'aigua del fons, com a situació eventual extrema de finals d'estiu.

Tots aquests resultats, finalment, permeten fer una primera incursió en l'anàlisi de l'efecte de les macroalgues sobre la dinàmica d'oxigen de l'ecosistema en els mesos de major probabilitat d'aparició d'hipòxies a la badia dels Alfacs, que es discutirà al final del present capítol.

5.2. Metodologia

Corbes Fotosíntesi-Irradiància (F-I) al laboratori.

Es van agafar mostres algals en apnea o amb escafandre autònom d'aproximadament 200 g PF de cadascuna de les dues espècies dominants (*Caulerpa prolifera* i *Alsidium corallinum*) de la cubeta de la badia, més o menys cada dos mesos durant 1997 i 1998. Es van col·locar en contenidors amb d'aigua de mar mentre es transportaven al laboratori i allà es van col·locar airejadors fins realitzar els experiments F-I, entre el dia següent i tres dies després de la recollida al mar. Les corbes F-I es van obtenir incubant entre 50 i 100 mg PS de *C. prolifera* i d'entre 100 i 200 mg PS d'*A. corallinum* a 8 irradiàncies diferents (0, 40, 70, 165, 200, 314, 425 i 850 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en un incubador a temperatura controlada en ampolles de vidre de prop de 100 ml (Figura 5.8a). Per a cada condició experimental es van fer tres rèpliques. La font de llum estava constituïda per 12 fluorescents de llum blanca de 120 cm de llarg (marca PHILIPS TLD 36W/54); per tal de que cada ampolla rebés la irradiància desitjada, es van usar filtres neutres. Les incubacions de laboratori es van realitzar a temperatures properes a les de la badia en cada cas i en constant agitació magnètica per trencar possibles gradients químics dins l'ampolla durant la incubació.

Després d'una hora d'incubació es va mesurar la concentració d'oxigen amb un oxímetre (marca WTW OXI196, Figura 5.8b); aquesta concentració final va ser comparada amb la concentració d'oxigen mesurat en ampolles control (sense macroalga). Els fragments d'alga incubats es van assecat i pesar (24 h a 75 °C). Aquest mètode ha estat emprat per determinar la fotosíntesi de fanerògames marines amb bons resultats (Alcoverro *et al.* 1998).

Les dades es van ajustar a la següent equació (Pérez i Romero 1992):

$$\text{Producció Neta d'O}_2 = \frac{P_m^{\text{mac}} (I - I_c)}{I_{\text{sat}} + (I - I_c)} \quad \langle 5.2 \rangle$$

on P_m^{mac} és la producció primària neta màxima, o en condicions de llum saturants (en $\text{mg O}_2 \text{ g PS}^{-1} \text{ h}^{-1}$), I_{sat} és la irradiància de saturació, I_c és la irradiància de compensació i I és la irradiància considerada (les tres darreres, en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Càlcul de la irradiància al camp

La radiació solar aèria va ser obtinguda per dos mètodes diferents, depenent de l'ús de les dades. Per una banda, va ser calculada a partir de les mesures de radiació solar a l'estació meteorològica d'Amposta-DARP, transformant els W m^{-2} amb coeficients de correlació empírics en irradiància quàntica subsuperficial (sensor esfèric, veure Capítol 1, plana 70 per més detalls). L'altre aproximació va ser fer servir procediments estàndard per calcular la radiació solar sense núvols per a qualsevol dia de l'any i latitud del planeta, tenint en compte l'elevació solar i la reflexió de la seva llum sobre la superfície de l'aigua (Kirk 1983, Skartveit i Olseth 1988) i convertir-les posteriorment en radiació



Figura 5.8. Incubacions fotosíntesi-irradiància al laboratori: (a) Arcó incubador amb les ampolles dels experiments de fotosíntesi irradiància. Les diferents irradiàncies s'aconsegueixen per distribució en zones amb il·luminació diferencial dins l'arcó i per l'addició de filtres reductors de la irradiància a sobre de les ampolles que així ho requereixen. (b) Detall de les ampolles d'incubació, oxímetre i agitador magnètic portàtil de camp i laboratori. El filament sobre la taula correspon a *Alsidium corallinum*.

fotosintèticament activa emprant el factor empíric $1 \text{ W m}^{-2} = 4.61 \mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Valiela 1995). El primer mètode ens dona valors de dades d'irradiància el més propers possibles als que hi havia *in*

situ, mentre que el segon mètode ens permet reproduir numèricament condicions d'irradiància a partir de valors prefixats de nuvolositat, entre altres variables, i analitzar el balanç d'oxigen del bentos esperat per als escenaris que es considerin.

En tots dos casos, la irradiància quàntica fotosintèticament activa ($\mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) arribant al fons va ser calculada extingint la llum a la columna d'aigua segons la llei de Beer-Lambert (Capítol 1, plana 72). En aquest cas, però, el coeficient d'extinció de la llum en fondària (K_z) s'ha expressat en base mensual, enlloc de setmanal com s'havia fet en els resultats mostrats en l'anterior capítol, per no disposar de dades setmanals però sí mensuals d'altres variables relacionades. A més, com existeixen diferències significatives de K_z entre les estacions de mostreig a partir de les dades de 1997 (ANOVA dos factors, $F=4.01$, 37 g.ll., $p<0.05$), s'han calculat les irradiàncies de forma separada per cada estació. Per tal d'atribuir un valor d'extinció per a cada mes, els mesos en que no es disposava de dades (Figura 2.4) es van equiparar l'extinció de la llum als mesos adjacents (gener equiparat al de febrer de 1997, i novembre i desembre equiparats als resultats d'octubre del mateix any, Figura 5.13).

Autoombra de les macroalgues

Es pot considerar que la irradiància subaquàtica, en travessar una mata de macròfits, s'extingeix segons una funció exponencial negativa, anàloga a la que segueix la llei de Beer-Lambert. En el cas de l'extinció en travessar una mata algal, o una coberta foliar en un bosc, la variable independent no és la fondària sinó la biomassa (o bé l'índex foliar en el cas de boscos: llei de Monsi-Saeki, veure esquema de la Figura 5.9):

$$I_b = I_{b_0} e^{-(K_b B)} \quad \langle 5.3 \rangle$$

on I_b és la irradiància en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ després de travessar la biomassa macroalgal B (en g PS m^{-2}), I_{b_0} representa la irradiància just abans de començar a travessar la mata algal, i K_b és el coeficient d'extinció de la llum específic per la biomassa ($\text{m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$).

El coeficient d'extinció de la biomassa es va determinar construint una acumulació d'*Alsidium corallinum* d'uns 30 cm de gruix, mantinguda per un recipient metàl·lic cilíndric de 25 cm de diàmetre. Es va mesurar la irradiància subaquàtica just a sota i a sobre d'aquesta acumulació i les mesures es van repetir traient-ne el 20%, el 40%, el 60% i el 80% i el 100% de la biomassa algal. Aquest procés es va fer dues vegades a dos llocs diferents, fent-se la mitjana dels valors obtinguts de coeficient d'extinció de la llum en travessar la massa macroalgal.

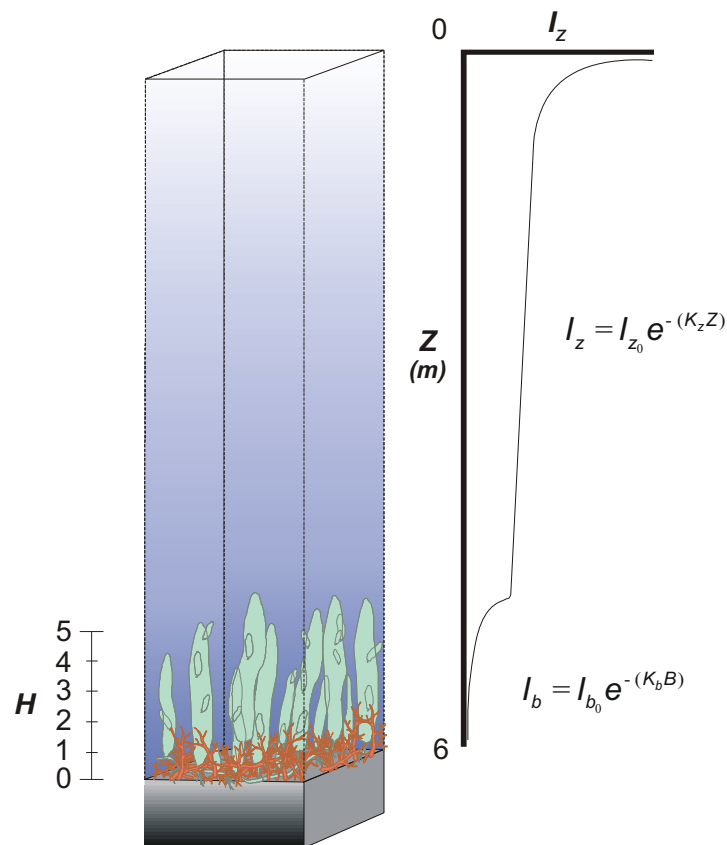


Figura 5.9. Esquema de l'extinció de la llum en fondària primer i en funció de la biomassa de la mata algal després, amb les equacions emprades. Les dimensions de la columna d'aigua i de les macroalgues no estan fetes a la mateixa escala. I_z = irradiància subaquàtica ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a la fondària z (m), I_{z_0} = I_z subsuperficial, K_z = coeficient d'extinció de la llum a la columna d'aigua, I_b = irradiància subaquàtica després de travessar una capa de macroalgues bentòniques de biomassa B (g PS m^{-2}), I_{b_0} = I_b just abans de travessar la capa de macroalgues, K_b = coeficient d'extinció de la llum en funció de la biomassa macroalgal, H = alçada sobre el sediment (unitats arbitràries).

Producció primària de les macroalgues

Es va estimar l'evolució al llarg de l'any del nombre d'hores al dia en que les macroalgues es troben a llum saturant (H_{sat}) i per tant a producció màxima (Dennison i Alberte 1985), com una aproximació a les condicions de llum a que estan sotmeses les algues bentòniques. Aquest càlcul s'ha fet per la llum incident a la part més alta de la bòveda algal.

Es va calcular el balanç fotosintètic de les macroalgues a partir de la biomassa, la irradiància incident i els paràmetres fotosintètics amb els resultats de les mesures *in situ* i dels experiments de laboratori efectuats en cada cas. Als mesos per als quals no es va realitzar incubació, se'ls ha assignat el valor dels paràmetres fotosintètics del mes amb dada més proper. L'equació <5.2> dona producció neta (PN), que per a una irradiància de zero equival a la respiració en foscor (R). La producció bruta (PB) obtinguda com la suma de PN i R, està expressada per unitat de biomassa, i es va expressar per unitat d'àrea fent les conversions oportunes.

Per incorporar a les estimes l'efecte de l'autoombra, la biomassa algal present a cada moment es va dividir, a efectes de càlcul, en 10 nivells, calculant-se la llum incident a cada un d'ells, segons l'equació 0.2 i estimant-ne la producció amb aquesta llum introduïda a l'eq. <5.2>. Finalment, s'ha agafat el sumatori de totes elles com la producció total ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Per evitar confusions amb altres noms de variables en propers capítols, s'ha cregut oportú especificar que es tractava de producció primària bruta i neta de les macroalgues (PPB_{mac} , i PPN_{mac} , respectivament).

Incubacions in situ

La forma, i en general, el disseny dels recipients emprats en incubacions per determinar el metabolisme bentònic, han estat objecte d'anàlisi i fins i tot de controvèrsia. Malan i McLachlan (1991) van publicar una revisió exhaustiva sobre el tema, seguint les indicacions de la qual es van dissenyar els recipients incubadors ("campanes") fets servir en aquest treball. Es va triar la forma cònica (Figura 5.10), que maximitzés la relació superfície / volum¹³, i es van emprar materials tous que permetessin que el propi moviment de l'aigua exterior ajudés a trencar els gradients del seu interior. Aquestes campanes constaven d'un cos cilíndric de PVC rígid de 31 cm de diàmetre i 15 cm d'alt, trobant-se enganxat en la part superior, un con de PVC flexible de 0.15 mm de gruix i 32 cm d'alçada, que acabava en un petit orifici per on es mantenia inserida una cànula de plàstic rígid transparent de 25 cm de longitud. Aquest tub de plàstic contenia forats cada cop més abundants com més lluny del seu extrem superior. L'orifici superior del tub es podia obrir i tancar amb l'ajut d'un tap cònic de goma. A través d'aquesta obertura s'extreien les mostres d'aigua inicial i final de la incubació. Per realitzar les incubacions, el cos rígid basal de la campana es clavava fins deixar 5 cm d'alçada del cilindre rígid fora del sediment. El volum d'aigua tancat al seu interior era 11 l i la superfície abastada de 755 cm². El con de PVC flexible permet que el corrent marí pugui moure l'aigua tancada en el seu interior, trencant o apaivagant els gradients que s'hi poguessin formar. També permet que en extreure el volum de 100 ml d'aigua (per cada mostreig de la concentració d'oxigen dissolt al seu interior) no es generi una pressió negativa dins la campana, que podria estimular un flux d'aigua intersticial cap a l'interior de la campana. Un experiment preliminar de difusió molecular d'oxigen a través del plàstic flexible de la campana va indicar que aquest flux era menyspreable (de l'ordre de 0.05 mg l⁻¹ h⁻¹, per gradients de 4 mg l⁻¹ en 8 cm, valors de gradient superiors o com a molt similars als que es podien donar *in situ*).

Per cada incubació, d'entre 2 i 3 h de durada, es van utilitzar tres campanes fosques per cada estació de mostreig el mateix dia o en dies successius. En acabar la incubació, les algues de l'interior de cada recipient van ser recol·lectades i transportades al laboratori on es va determinar el seu pes sec. Es van realitzar incubacions a les estacions *Boca*, *Mig* i *Cua*, les dates 7 de març, 24 d'abril, 11 de juny, 7 de juliol i 1 d'octubre de 1997, i 16 de febrer i 17 de setembre de 1998.

¹³ superfície de sediment / volum d'aigua tancat dins la campana



Figura 5.10. Campanes d'incubació de sediment (disseny propi). La campana s'enterra fins a una cota de 5cm de fondària del cilindre rigid, amb l'ajut de les nanses laterals que porta acoblades. El volum tancat al seu interior per aquest procés és d'11 l i la superfície plana és de 755 cm². El con de PVC flexible permet que el corrent marí pugui moure l'aigua tancada en el seu interior trencant els possibles gradients que s'hi poguessin formar eventualment.

La incubació del bentos en conjunt dóna una estima neta del metabolisme de tots els components. Aquí només s'utilitzaran els resultats de les incubacions per estimar la respiració del sediment. Per això, es va ajustar una recta entre els valors de respiració teòrica de les macroalgues (variable independent, R_{mac}), i la respiració observada (R_{obs}), de la forma:

$$R_{obs} = aR_{mac} + R_{sed} \quad <5.4>$$

R_{mac} prové de multiplicar a la biomassa d'algues de les campanes la respiració trobada al laboratori a través de les corbes F-I, i R_{obs} correspon a la respiració observada *in situ* amb les campanes d'incubació de sediment. L'abscissa a l'origen (R_{sed}) és la respiració estimada amb biomassa algal nul·la, i per tant, la respiració del sediment (Figura 5.17).

Simulació dels balanços bentònics a finals d'estiu

S'ha considerat específicament el cas de finals d'estiu (setembre) per quantificar els efectes de la biomassa algal, la cobertura de núvols i la terbolesa de l'aigua sobre el balanç bentònic d'oxigen per a l'estació *Cua*, la més susceptible de patir anòxia (Camp 1994). No s'han tingut en compte altres elements del balanç total, com ara la producció planctònica, ni l'intercanvi amb l'atmosfera, o l'aport per barreja o circulació estuària, que s'integren i analitzen en el darrer capítol de la tesi.

Per tal de calcular el balanç diari net d'oxigen s'ha agafat el consum net de sediment, estimat a partir dels resultats per al mes de setembre i considerat constant, alhora que s'han manipulat les altres variables, creant diferents escenaris tant de biomassa algal com de llum incident. Per la biomassa

s'han considerat els valors de 0, 10, 100, 300 i 600 g PS m⁻² (dins el rang de valors observats *in situ*). Pels nivells d'irradiància es van considerar 5 situacions diferents, a partir de combinar determinats percentatges de reducció de llum a causa dels núvols amb determinades terboleses de la columna d'aigua (k_z). Així, els nivells d'irradiància considerats van ser:

- (I1) aigua clara ($k_z = 0.3 \text{ m}^{-1}$) + sense núvols (0 %);
- (I2) aigua clara ($k_z = 0.3 \text{ m}^{-1}$) + nuvolositat alta (50 %);
- (I3) aigua mig tèrbola ($k_z = 0.45 \text{ m}^{-1}$) + nuvolositat mitjana (25 %);
- (I4) aigua molt tèrbola ($k_z = 0.6 \text{ m}^{-1}$) + sense núvols (0 %);
- (I5) aigua molt tèrbola ($k_z = 0.6 \text{ m}^{-1}$) + nuvolositat alta (50 %).

En aquests càlculs s'ha considerat que l'àrea en contacte amb el sediment del compartiment *Cua fons* és de $10.8 \times 10^6 \text{ m}^2$, i que els volums de les estacions *Mig Fons*, *Cua fons* i *Cua Sup* són 27×10^6 , 25×10^6 i $33 \times 10^6 \text{ m}^3$ respectivament (De Pedro, dades no publicades). Sota aquest escenari s'ha calculat el nombre de dies necessari per arribar a valors d'oxigen dissolt de $2 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$, valor entre el que es pot considerar hipòxia i anòxia, segons els autors (veure Introducció general, plana 4 per més informació).

5.2. Resultats

Corbes F-I: paràmetres fotosintètics

Les corbes F-I (Figura 5.11) mostren una variabilitat notable. Així, la producció màxima (P_m^{mac}) de *Caulerpa prolifera* és superior al llarg de tot el període de mostreig a la d'*Alsidium corallinum* (Figura 5.12a), arribant a màxims de 10.3 i 2.7 $\text{mg O}_2 \text{ g PS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en el més de juny cada espècie, respectivament. La irradiància de saturació (I_{sat}) de *C. prolifera* té un màxim de 480 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ l'abril de 1997 amb valors propers a 100 la resta de l'any (Figura 5.12b), mentre que *A. corallinum* presenta el seu màxim (280 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a principis de març de 1997, i té valors mínims inferiors als 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a partir de la tardor del mateix any. L'evolució de la irradiància de compensació (I_c) segueix un patró similar al de la I_{sat} , trobant-se entre 13 i 95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ per *C. prolifera*, i entre 20 i 69 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ per *A. corallinum* durant el període mostrejat (Figura 5.12c). La respiració del cloròfit és entre 0.6 i 1.2 $\text{mg O}_2 \text{ g PS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ i la del rodòfit entre 0.2 i 0.7 $\text{mg O}_2 \text{ g PS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Figura 5.12d), amb un mínim a maig per les dues espècies.

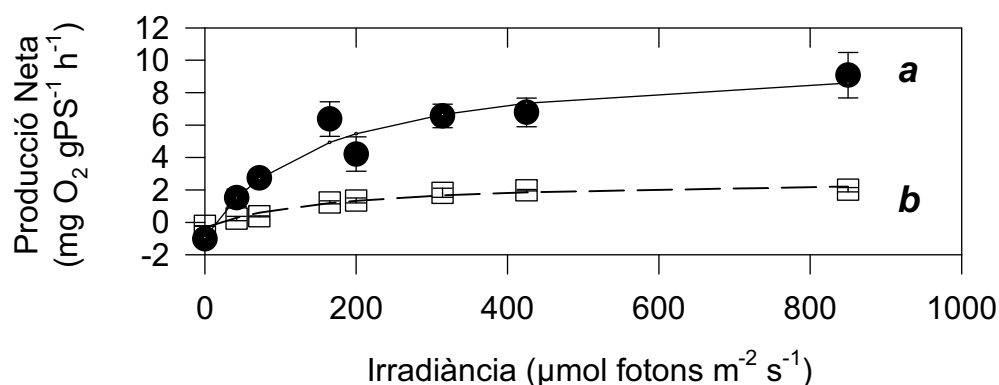


Figura 5.11. Exemple de corba fotosíntesi irradiància (F-I). Cada punt és el promig de 3 rèpliques. (A) *Caulerpa prolifera*, (B) *Alsidium corallinum*.

Extinció de la llum amb la fondària i la biomassa

El coeficient d'extinció de la llum en fondària és força similar entre les estacions *Mig* i *Cua* al llarg de l'any, mentre a l'estació *Boca* és inferior a l'hivern i superior a finals d'estiu i inicis de tardor (Figura 5.13), respecte les dues altres. Altres aspectes del coeficient d'extinció de l'aigua ja s'han comentat al Capítol 1 (plana 78 i ss).

El coeficient d'extinció de la llum amb la biomassa algal, mesurat en mates d'*A. corallinum*, oscil·la entre 0,00296 $\text{m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$ i 0,00252 $\text{m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$, amb un valor mitjà de 0,00274 $\text{m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$. La irradiància que arriba a dalt de la mata algal oscil·la entre les poques desenes de $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a l'hivern i a prop dels 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a primavera (Figura 5.14a); l'extinció per part de les pròpies algues fa que la irradiància que arriba a sota de la mata macroalgal sigui d'entre el 15 i el 50% del que hi ha a la part

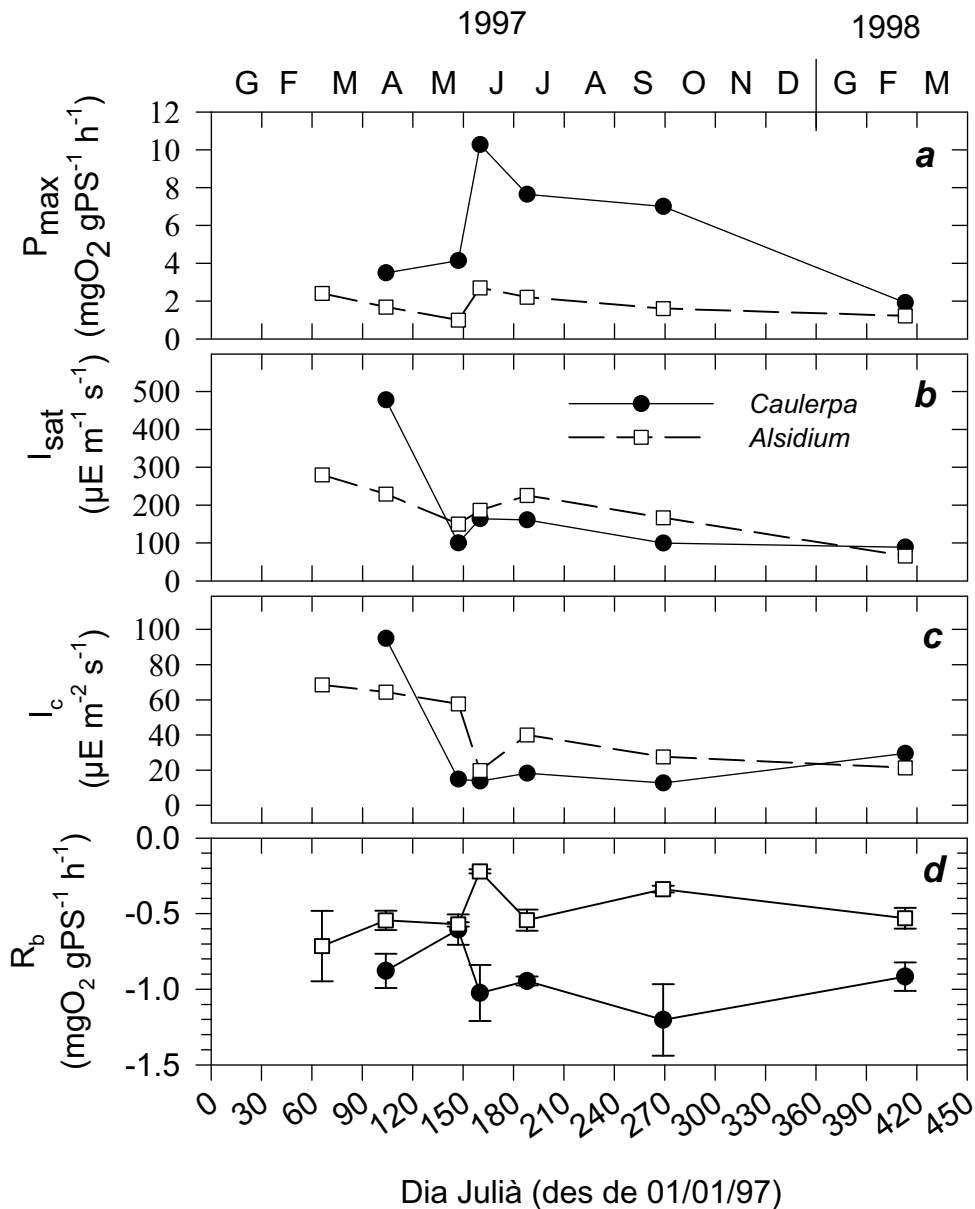


Figura 5.12. Evolució dels paràmetres fotosintètics de les corbes F-I i de les taxes de respiració mesurades: (a) Taxa de producció màxima, P_m^{max} , (b) Irradiància de saturació, I_{sat} , (c) Irradiància de compensació per l'O₂, I_c , (d) Respiració per unitat de biomassa, R_b . ($1\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} = 1\mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

superior de la volta¹⁴ algal (Figura 5.14b, Taula 5.3). Això vol dir, si expressem aquests valors respecte la llum incident a superfície, que sobre la mata algal arriba entre el 2 i el 16% d'aquesta, (Figura 5.14c), i la que arriba al sediment és d'entre l'1% i el 9% (Figura 5.14d).

¹⁴ "volta algal" = traducció de l'anglès "algal canopy", o del castellà "bóveda algal", No s'ha trobat una expressió millor en català, tot i que s'és conscient que pot sobtar la paraula "volta" en aquest context, per designar l'estructura de la comunitat algal formada per totes els fronds i filament de les algues, en similitud a la zona corresponent al conjunt de capçades dels arbres d'un bosc.

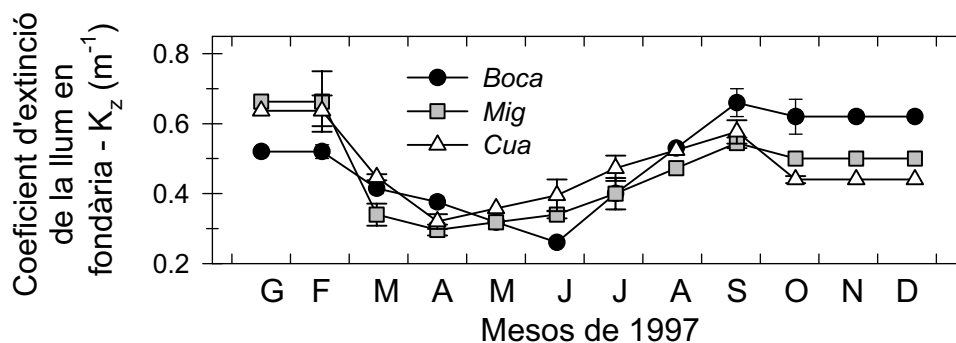


Figura 5.13. Coeficient d'extinció de la llum en fondària (K_z , en m^{-1}) emprada per al càlcul de balanços d'oxigen anuals i de finals d'estiu. Es mostren les mitjanes mensuals (\pm error estàndard) per cada una de les tres estacions de mostreig (*Boca*, *Mig* i *Cua*).

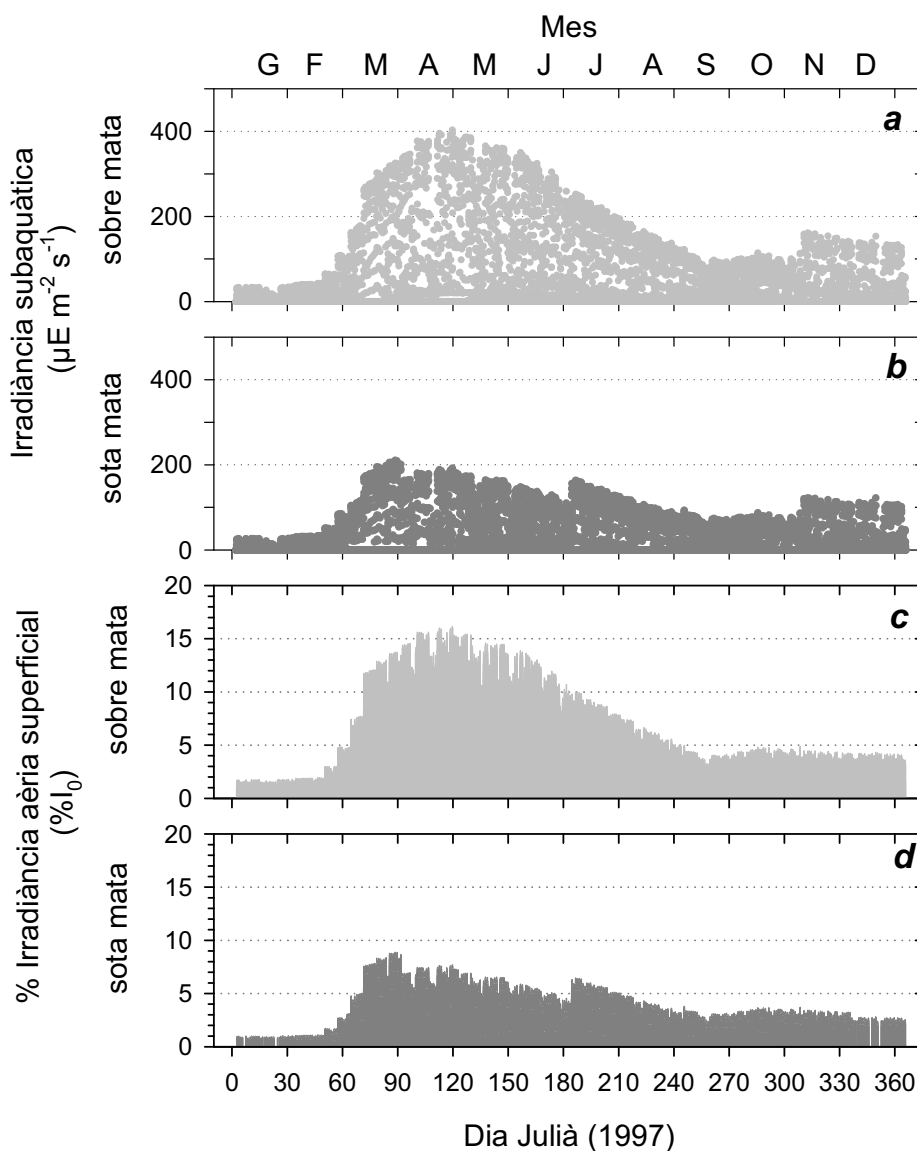


Figura 5.14. Irradiància instantània subaquàtica al llarg de 1997: (a) sobre la mata de macroalgues, (b) sota la mata. També es presenta el percentatge d'irradiància aèria superficial ($\%I_0$) que arriba: sobre la mata de macroalgues, (d) sota la mata. Per aquests càlculs s'ha pres una biomassa mitjana per a l'estació *Cua* de $100\text{-}300\text{ g PS m}^{-2}$ de mata macroalgal, amb una $K_b = 2.74 \cdot 10^{-3}\text{ m}^2\text{ g}^{-1}\text{ PS}$ (veure més detalls en el text).

Taula 5.3. Irradiància subaquàtica (I_b) que travessa la mata de rodòfits ramificats en funció de la seva biomassa acumulada (Biom), per a diferents nivells d'irradiància incident a sobre seu. Per al seu càlcul s'ha fet servir el coeficient d'extinció de la llum respecte la biomassa algal de $+0.00274 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$.

Biom g PS m^{-2}	I_b $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$				
	600	300	100	50	10
0	600	300	100	50	10
10	584	292	97	49	10
50	523	262	87	44	9
100	456	228	76	38	8
300	264	132	44	22	4
700	88	44	15	7	1

El nombre d'hores diàries a saturació (H_{sat}), calculat a partir de la llum que arriba sobre la mata algal, és màxim (12 h) a finals de primavera, i mínim (0 h) a finals d'estiu (Figura 5.15a i c). Cal ressaltar el cas d'*Alsidium corallinum*, espècie per a la qual H_{sat} és zero des de finals d'Agost fins a Novembre. Per ambdues espècies H_{sat} és zero durant prop del 30% de dies de l'any (Figura 5.15b i d), essent lleugerament superior aquest percentatge a *A. corallinum* respecte *C. prolifera*.

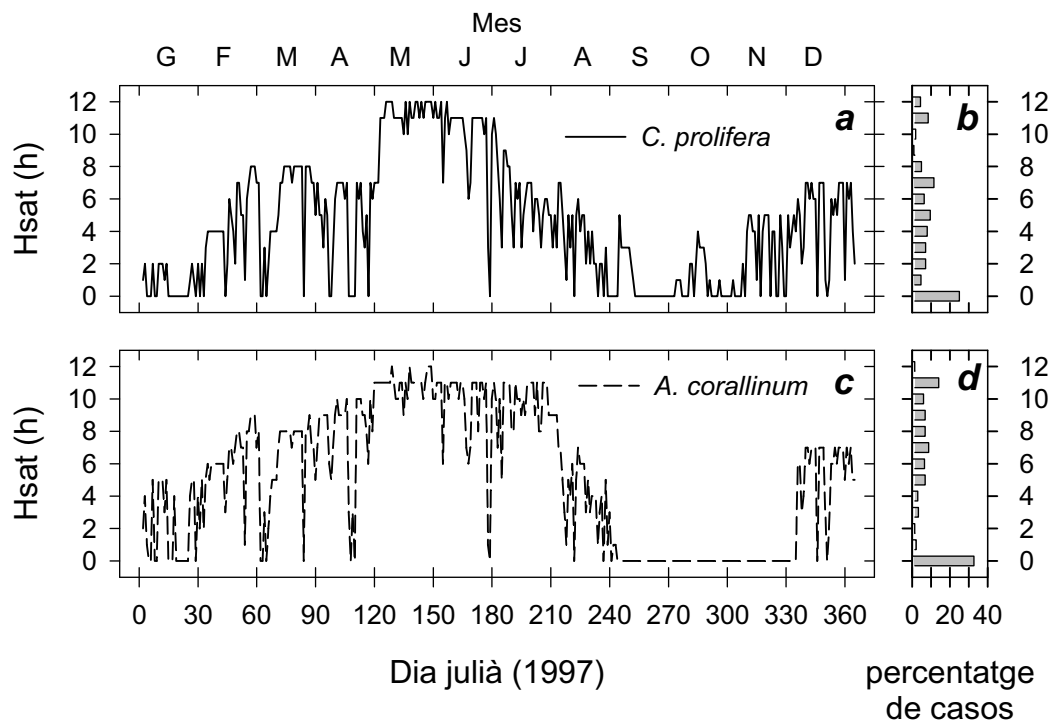


Figura 5.15. Nombre d'hores d'exposició a llum saturant, H_{sat} al llarg de 1997, a la fondària de la mata macroalgal $z = 5.5 \text{ m}$ a l'estació *Mig*: (a) nombre d'hores d'exposició al dia per *Caulerpa prolifera*, i (b) el seu percentatge de dies de l'any corresponent a cada H_{sat} , (c) nombre d'hores d'exposició al dia per *Alsidium corallinum*, i (d) el seu percentatge de dies.

Balanç fotosintètic de les macroalgues

La producció primària bruta (PPB_{mac}) calculada presenta un màxim en juny per ambdues espècies (Figura 5.16). *A. corallinum* mostra una major producció a l'estació *Cua* que a *Mig*, i *C. prolifera* mostra a *Mig* una producció superior a la de *A. corallinum* i també superior a la de l'estació *Boca*. Cal notar que el setembre és un mes en que les produccions són moltes baixes després dels màxims estivals dels mesos previs. La respiració (R_{mac}) mostra valors màxims entre Juliol i Agost per a *Boca* i entre Abril i Maig a *Mig* i *Cua*.

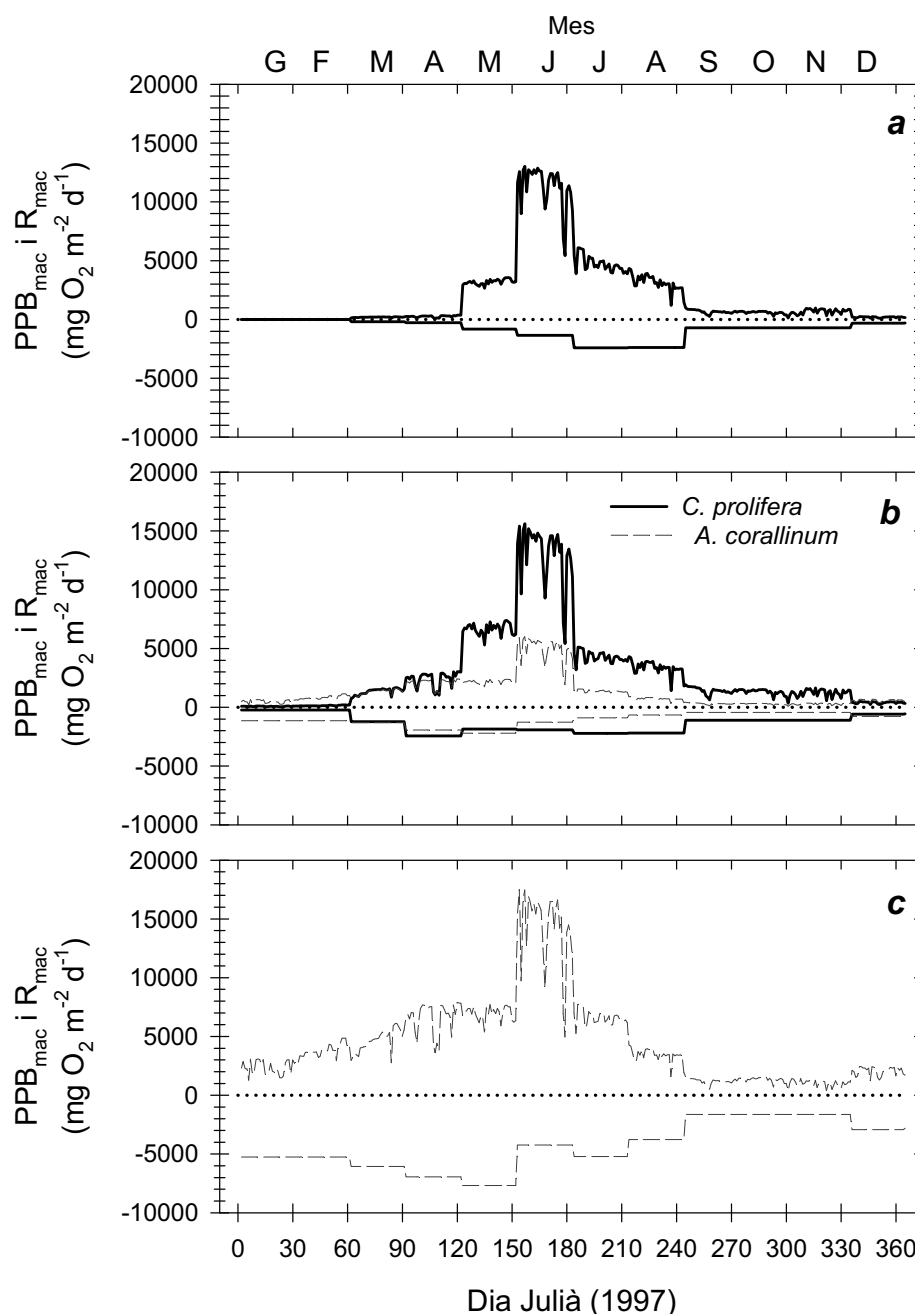


Figura 5.16. Producció Primària Bruta (PPB_{mac}) i Respiració (R_{mac}) de les dues macroalgues bentòniques dominants al llarg de 1997: (a) estació *Boca*, (b) estació *Mig*, (c) estació *Cua*. Les línies de punts a $PPB_{\text{mac}}=0$ han estat dibuixades com a referència únicament.

En mitjanes per estacions climatològiques (Taula 5.4) s'observa que a la primavera i l'estiu les macroalgues presenten un balanç fotosintètic diari (Producció Primària Neta) variable però positiu, d'entre aproximadament 400 i 6000 mg O₂ m⁻² d⁻¹, mentre que a la tardor i hivern el balanç passa a estar entre 0 i -2000 mg O₂ m⁻² d⁻¹. El balanç anual pel conjunt de la badia (ponderat per les superfícies de cada compartiment) és de 395 g O₂ m⁻² a⁻¹. En quant a les respiracions diàries de les macroalgues, els seus valors es troben dins el mateix ordre de magnitud que les produccions netes, constatant-se una major respiració per unitat de superfície a l'estació de *Cua* al llarg de l'any i una de menor a *Boca*. La respiració mitjana anual per unitat de superfície de les macroalgues és de 899 g O₂ m⁻² a⁻¹.

Taula 5.4. Balanç d'oxigen de les macroalgues. Calculat amb les estimes de producció primària neta i respiració de les macroalgues, a partir de les mitjanes estacionals sobre els valors representats a la Figura 5.16.

	Hivern ¹	Primavera ¹	Estiu ¹	Tardor ¹	Tot l'any
	(mg O ₂ m ⁻² d ⁻¹)				(g O ₂ m ⁻² a ⁻¹)
Producció Neta					
<i>Boca</i>	2	4014	1170	-93	466
<i>Mig</i>	-368	6409	1568	-135	684
<i>Cua</i>	-1918	2925	373	-609	71
<i>Alfacs</i> ²	-751	4328	1014	-279	395
Respiració					
<i>Boca</i>	59	795	1830	587	299
<i>Mig</i>	1717	3868	2519	1489	878
<i>Cua</i>	5480	6294	3556	2045	1590
<i>Alfacs</i> ²	2360	3525	2609	1336	899

¹ S'ha considerat com a estacions climatològiques als conjunts dels primers tres mesos de l'any per a hivern, del 4 al 6 per a primavera, del 7 al 9 per a estiu, del 10 al 12 per a tardor.

² Els valors per a tot Alfacs provenen de mitjana dels valors de *Boca*, *Mig* i *Cua* ponderats per a les seves superfícies relatives (1.21 x 10⁷, 0.91 x 10⁷ i 1.08 x 10⁷ m², respectivament).

Respiració del sediment

Les estimes de respiració bentònica "teòrica" (a partir de les biomasses mesurades i les respiracions de les corbes F-I al laboratori, Figura 5.17, eix abscisses) han seguit una bona correlació, en general, amb les mesures de camp de respiració a partir de les campanes d'incubació del bentos ("respiració observada", Figura 5.17, eix ordenades), mostrant significació estadística per a la regressió lineal de les dues variables en més de la meitat dels mostresos (Taula 5.5). El consum d'oxigen del sediment s'ha mantingut entre els mínims de prop de 30 mg O₂ m⁻² h⁻¹ per als mesos d'hivern - primavera i els màxims de prop de 90 mg O₂ m⁻² h⁻¹ d'alguns mesos d'estiu (Taula 5.5), el que suposa de l'ordre de 1500 mg O₂ m⁻² d⁻¹ i 500 g O₂ m⁻² a⁻¹ a escala diària i anual, respectivament.

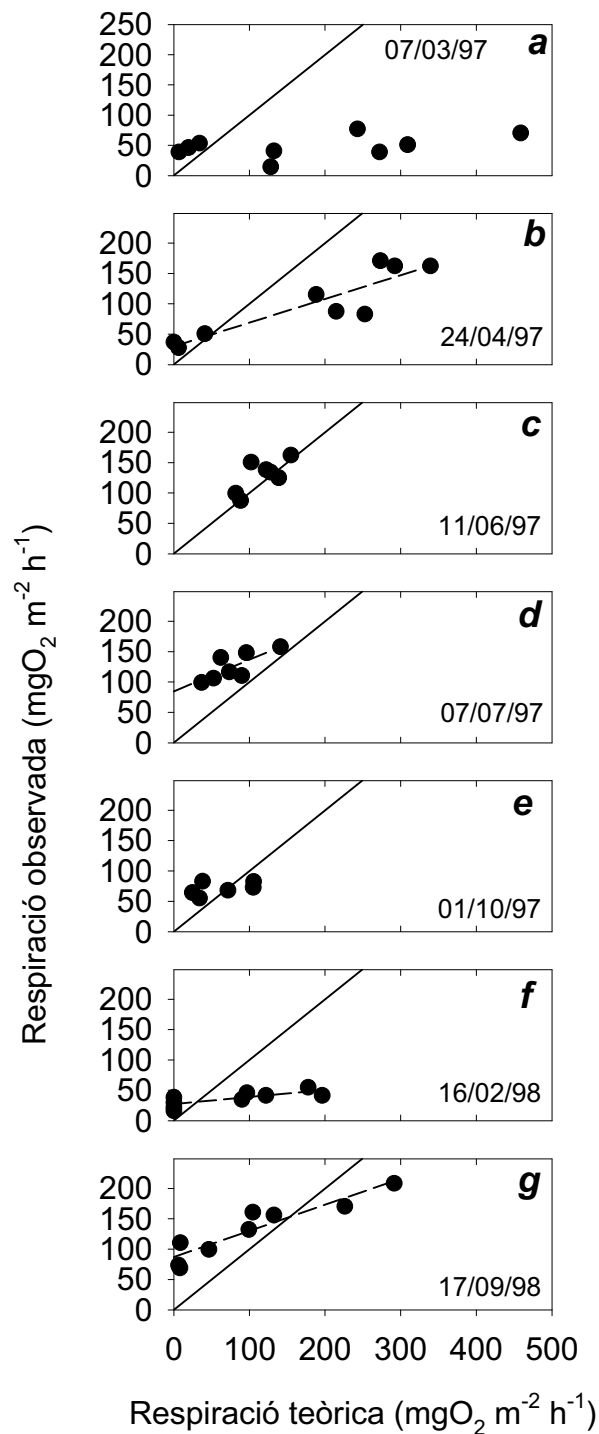


Figura 5.17. Relació entre la respiració teòrica i la respiració observada per diferents mesos del període de mostreig: (a) 07/03/97, (b) 24/04/97, (c) 11/06/97, (d) 07/07/97, (e) 01/10/97, (f) 16/02/98, (g) 17/09/98. La primera prové de multiplicar a la biomassa de les campanes la respiració trobada a laboratori. La respiració observada correspon al consum d'oxigen trobat in situ amb les campanes d'incubació de sediment. Unitats: $\text{mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Els punts d'intersecció a l'eix de les ordenades es mostren a la Taula 5.5.

Taula 5.5. Respiració estimada del sediment nu, sense macroalgues. Aquests resultats provenen de regressions lineals de les dades mostrades a la Figura 5.17.

Respiració del				
Data	sediment estimada (mgO ₂ m ⁻² h ⁻¹)	r ²	n	p
07/03/97	37,7	0,226	9	n.s.
24/04/97	29,8	0,820	9	p<0.05
11/06/97	42,1	0,547	7	n.s.
07/07/97	84,7	0,604	7	p<0.05
01/10/97	61,9	0,242	6	n.s.
16/02/98	27,4	0,594	9	p<0.05
17/09/98	87,1	0,865	9	p<0.05

Balanços del bentos

El balanç d'oxigen del bentos del conjunt de la badia dels Alfacs és negatiu durant la major part de l'any (Taula 5.6). L'estació *Boca* és la que presenta unes menors respiracions, seguida de l'estació *Mig* i amb valors màxims a *Cua*. El balanç net diari només és positiu a primavera, amb valors entre 2×10^3 i 4.2×10^3 mg O₂ m⁻² d⁻¹ (amb 3×10^3 mg O₂ m⁻² d⁻¹ de mitjana ponderada per a tota la badia). La resta de l'any, el balanç bentònic és negatiu, amb valors més negatius durant la tardor i l'hivern. En balanç anual, la producció neta és positiva per l'estació *Boca* i *Mig* (36 i 154 g O₂ m⁻² a⁻¹, respectivament), i negativa tant per a l'estació *Cua* (-360 g O₂ m⁻² a⁻¹) i com per a tota la badia en general (-64 g O₂ m⁻² a⁻¹).

Les simulacions dels balanços bentònics d'oxigen a finals d'estiu indiquen que en absència d'aports hidrodinàmics d'oxigen i depenent de l'escenari de llum i biomassa considerat (Taula 5.7), l'anòxia a l'estació *Cua* es pot assolir entre uns pocs dies i les quatre setmanes, o bé no assolir-se (Figura 5.18). Així, en absència de macroalgues a l'estació *Cua*, el metabolisme net bentònic d'oxigen estimat per a Setembre es de -2090 mg O₂ m⁻² d⁻¹. En situació d'altres irradiàncies incidents (escenari I1) les macroalgues contribueixen a fer menys negatiu el balanç global del bentos, de per si deficitari d'oxigen, arribant pràcticament a satisfer la demanda d'oxigen del sediment quan la seva biomassa arriba al voltant dels 600 g PS m⁻². El següent nivell d'irradiància (I2) permet una certa reducció del balanç negatiu d'oxigen per a valors mitjans de biomassa macroalgal però el torna a fer més negatiu un altre cop entre 300 i 600 g PS m⁻². Les darreres tres condicions de llum (I3, I4 i I5) mostren un decreixement continu en el metabolisme net diari d'oxigen a mesura que els valors de biomassa de les mates macroalgals augmenten, assolint un balanç negatiu màxim per a I5 a 600 g PS m⁻² de -5240 mg O₂ m⁻² d⁻¹.

Taula 5.6. Balanç global d'oxigen del bentos, incloent la contribució de les macroalgues i del sediment. Els valors de producció neta bentònica provenen de les estimes de producció primària neta per a les macroalgues (mitjanes estacionals a partir dels valors de la Figura 5.16) més les estimes de la respiració del sediment nu de cada estació climatològica a partir dels valors de la Taula 5.5.

	Hivern ¹	Primavera ¹	Estiu ¹	Tardor ¹	Tot l'any
	(mg O ₂ m ⁻² d ⁻¹)				(g O ₂ m ⁻² a ⁻¹)
Producció Neta					
<i>Boca</i>	-635	3038	-912	-1101	36
<i>Mig</i>	-994	4228	-470	-1076	154
<i>Cua</i>	-2555	1949	-1708	-1617	-360
<i>Alfacs</i> ²	-1385	3009	-1055	-1268	-64
Respiració					
<i>Boca</i>	696	1771	3912	1596	730
<i>Mig</i>	1921	4413	4454	2242	1192
<i>Cua</i>	6117	7270	5637	3054	2020
<i>Alfacs</i> ²	2874	4378	4648	2272	1297

¹ S'ha considerat com a estacions climatològiques als conjunts dels primers tres mesos de l'any per a hivern, del 4 al 6 per a primavera, del 7 al 9 per a estiu, del 10 al 12 per a tardor.

² Els valors per a tot Alfacs provenen de mitjana dels valors de Boca, Mig i Cua ponderats per a les seves superfícies relatives (1.21×10^7 , 0.91×10^7 i 1.08×10^7 m², respectivament).

Taula 5.7. Reducció total de la irradiància (%) en funció de la biomassa macroalgal (g PS m⁻²) per a cada escenari lumínic. Aquesta reducció s'ha calculat amb el quocient entre la irradiància PAR sota les macroalgues i la irradiància PAR aèria sense núvols. Els codis I1 a I5 dels escenaris d'irradiància són els explicats en el text i en la Figura 5.18.

Escenari lumínic	Reducció total de la irradiància (%)				
	B=1	B=10	B=100	B=300	B=600
<i>I1</i>	16.2 %	15.8 %	12.5 %	7.4 %	3.4 %
<i>I2</i>	8.1 %	7.9 %	6.2 %	3.7 %	1.7 %
<i>I3</i>	5.3 %	5.2 %	4.1 %	2.4 %	1.1 %
<i>I4</i>	3.1 %	3.0 %	2.4 %	1.4 %	0.7 %
<i>I5</i>	1.6 %	1.5 %	1.2 %	0.7 %	0.3 %

Amb aquestes xifres, pot estimar-se que en la situació més dolenta (irradiància I5, biomassa màxima) i partint d'una situació de normòxia, s'arribaria al nivell d'anòxia en un termini de 3 dies. D'altra banda, en una situació d'irradiància alta (I1) i també alta biomassa algal (600 g PS m⁻²), la situació de normòxia es mantindria indefinidament.

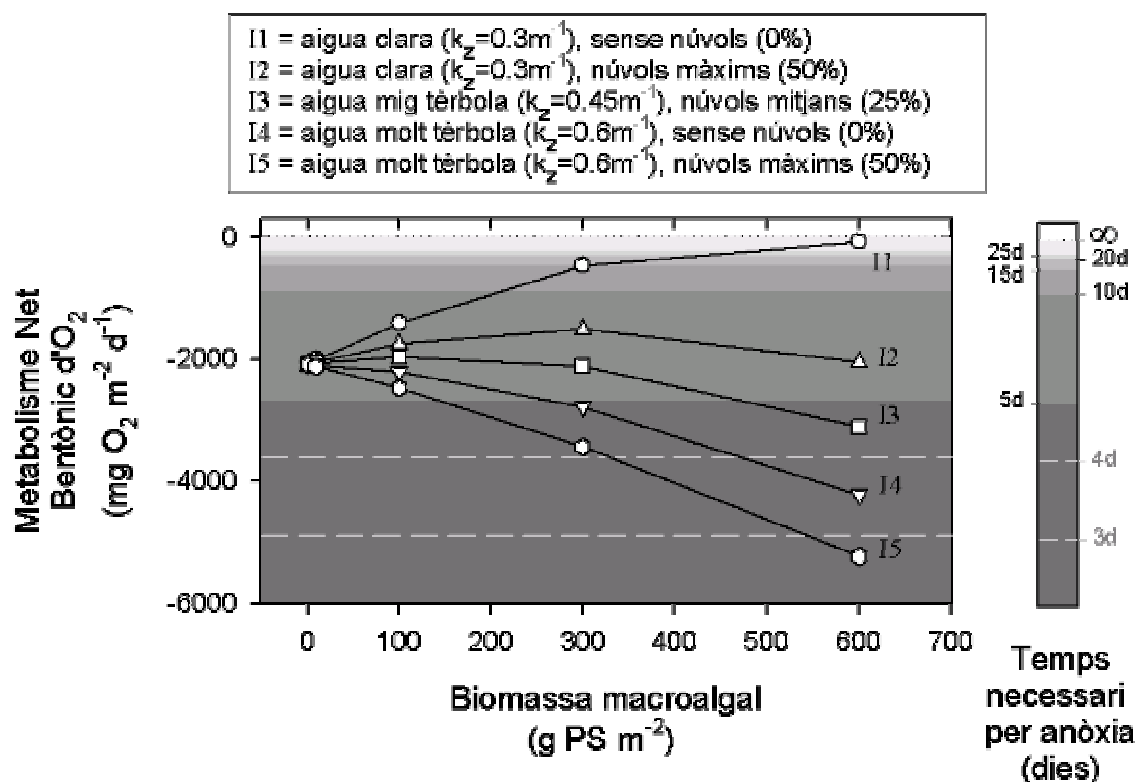


Figura 5.18. Contribució de les macroalgues al balanç net diari bentònic i risc d'anòxia per un dia-típic de setembre, en funció de la nuvolositat i de la terbolesa de l'aigua a l'estació de *Cua*. Els codis dels nivells d'irradiància incident corresponen a: I1 = aigua clara ($k_z = 0.3 \text{ m}^{-1}$) + sense núvols (0 %); I2 = aigua clara ($k_z = 0.3 \text{ m}^{-1}$) + màxima nuvolositat (50 %); I3 = aigua mig tèrbola ($k_z = 0.45 \text{ m}^{-1}$) + nuvolositat mitjana (25 %); I4 = aigua molt tèrbola ($k_z = 0.6 \text{ m}^{-1}$) + sense núvols (0 %); I5 = aigua molt tèrbola ($k_z = 0.6 \text{ m}^{-1}$) + nuvolositat màxima (50 %). Les intensitats de gris de fons indiquen el nombre de dies que s'ha de mantenir la mateixa situació per que l'aigua es torni anòxica (veure text per més detalls).

5.2. Discussió

Paràmetres fotosintètics

Els paràmetres fotosintètics P_m^{mac} , I_{sat} i I_c solen mostrar valors més baixos cap a l'hivern, en la línia de l'observat per King i Schramm (1976) en la majoria de les 22 espècies de macroalgues analitzades a la badia Kiel d'Alemanya (plana 319, Annex B), i valors més alts a primavera-estiu. Els valors més baixos de P_m^{mac} podrien ser un estalvi per a la planta (i en part, conseqüència de la menor temperatura). Pel contrari, una menor I_{sat} (i I_c) permet un ús més eficient de la llum a baixes irradiancies, i/o augmentar el nombre d'hores en que l'alga té producció neta positiva. En el cas de la I_c , observem aquest descens a *Alsidium corallinum*, però no sembla donar-se a *Caulerpa prolifera* (Figura 5.12c), i es desconeix si té alguna relació amb que *C. prolifera* no sobrevisqui hiverns massa freds (veure primera part del 0).

El balanç de carboni (i d'oxigen) de *C. prolifera* sembla controlat per la irradiancia i la temperatura. L'òptim de fotosíntesi de *C. prolifera* es troba a 5 m de fondària (Häder *et al.* 1997), investigat a prop de Corint (Grècia) on l'aigua és molt més transparent que a la badia dels Alfacs. Aquesta és la mateixa fondària que la de la cubeta de la badia dels Alfacs, però la major transparència de l'aigua a les aigües de Corint permet que hi arribi prop del 50% de la irradiancia incident en superfície, mentre que, a les aigües de la badia dels Alfacs, arriba només entre el 2 i el 16 % (Figura 5.14). Es podria pensar, doncs, que a major irradiancia, *C. prolifera* hauria de mostrar una major fotosíntesi. Això va en la mateixa línia que la constatació de que les poblacions de *C. prolifera* de la badia dels Alfacs són relativament estables des de la darrera dècada (anys 90) únicament a les plataformes someres, però no al fons de la badia (Mascaró *et al.* 2006). A nivell estacional, per altra banda, *C. prolifera* no mostra els màxims de fotosíntesi (P_m^{mac}) en el moment de l'any de major irradiancia (primavera), sinó a l'estiu (Figura 5.12a), potser a causa de la millor combinació de valors òptims de temperatura i irradiancia.

Els percentatges de llum que arriben a les macroalgues *C. prolifera* i *A. corallinum* (2-16 % respecte la irradiancia superficial) són baixos, però lluny encara de ser per sota dels llindars del 0.5 % per a la supervivència d'algues de tal·lus gruixut (de moltes capes de cèl·lules), 0.1 % per a la d'algues de tal·lus prim (poques o una capa de cèl·lules) i 0.01 % per a la d'algues vermelles incrustants de fondària (Markager i Sand-Jensen 1994). Ara bé, increments de turbulència de l'aigua podrien, en teoria, fer més difícil la seva supervivència.

En comparar els valors absoluts de P_m^{mac} amb els d'algues d'altres estuaris, es constata que si bé *Caulerpa prolifera* té produccions relativament altes (o bé de l'ordre d'altres cloròfits afins), *Alsidium corallinum* té produccions de l'ordre de magnitud d'altres macroalgues en general, que a l'hora són relativament baixes respecte altres rodòfits. Ferreira i Ramos (1989) van estimar la producció neta (PN) i bruta (PB) de les macroalgues presents a l'estuari del riu Teixo exposades a llum saturant. Considerant una relació molar d'oxigen:carboni de 1:1, trobem que les seves PN i PB respectivament

van ser de 1.1 i 1.3 mg O₂ g PS⁻¹ h⁻¹ per *Fucus vesiculosus*, 2.7 i 3.7 mg O₂ g PS⁻¹ h⁻¹ per *Ulva lactuca* i 3.2 i 4 mg O₂ g PS⁻¹ h⁻¹ per *Gracilaria verrucosa*. Aquests valors es troben fins a 3 vegades per sota que els màxims observats de P_m^{mac} (de producció neta) per a *C. prolifera*, i en el mateix rang que les trobades per a *A. corallinum* a la badia dels Alfacs (Figura 5.12a). Però si fem servir les seves produccions màximes respecte les seves respiracions en la comparació (PN/R), *C. prolifera* té una producció respecte respiració de 6.1, relativament propera a la mitjana de valors trobats a la literatura (Buesa 1977) per a la mateixa espècie (6.0) o taxa afins (6.3 de mitjana per a 39 espècies de cloròfits); en canvi, *A. corallinum* té una PN/R més aviat baixa (4.5 i 1.7 de mitjana i mínima absoluta, respectivament) en comparació amb el valor de 6.4 de mitjana de les 23 espècies de rodòfits obtinguda per Buesa en aigües 10 ° C més càlides. Això podria indicar que *A. corallinum* no es troba en condicions òptimes a la badia dels d'Alfacs. I això tindrà implicacions en la poca contribució d'*A. corallinum* a les entrades netes d'oxigen en l'estació de *Cua*, on es presenta com a única espècie colonitzadora del sediment, i on més s'han detectat els fenòmens hipòxics a la badia.

Balanços globals de les algues

Es constata que els màxims anuals de producció neta de les macroalgues no coincideixen amb els seus màxims anuals de respiració, sinó que els primers precedeixen un mes als segons en *C. prolifera* (Figura 5.16a, b) i al contrari en *A. corallinum* (Figura 5.16b, c). Aquest desacoblament temporal dels processos productius i de consum de les macroalgues podria ser un fet potencialment important per la dinàmica d'oxigen (Borum 1996), malgrat no sembla tenir en aquest cas efectes importants. En canvi, el que sembla ser rellevant en el cas de la contribució macroalgal al balanç d'oxigen dissolt de la badia dels Alfacs és que en aquesta predominin els termes de consum respecte els de producció, tal i com esdevé a tardor i hivern (Taula 5.4), però no a la primavera ni tampoc a l'estiu (mitjana de juliol, agost i setembre). La causa decisiva per a què entre finals de primavera (1a quinzena de juny) i finals d'estiu (1a quinzena de setembre) la producció neta diària de les algues disminueixi dràsticament (Figura 5.16), sembla trobar-se en el coeficient d'extinció de la llum (Figura 5.13), que redueix la irradiància de forma notable, i per sota de la I_{sat} de les macroalgues (H_{sat} decreixent) a mesura que avança l'estiu (Figura 5.15). No es pot atribuir aquest efecte a un augment de l'autoombra, per que les biomasses disminueixen en aquest període concret (Figura 5.6), ni tampoc a la disminució de la irradiància aèria, que no es comença a fer notòria fins mesos més tard (Figura 2.5).

Val a dir que el coeficient d'extinció de la llum per la biomassa algal (K_b) és un factor molt important pel balanç. El fet d'haver emprat un coeficient K_b únic per a totes els casos podria introduir un cert grau d'incertesa, tenint en compte la variabilitat de la composició i estructura de la volta algal. Si hi ha només *Caulerpa* i en poca quantitat, llavors el procés d'autoombra és poc important (estació *Boca*, i *Cua*; Figura 5.6). A més, els resultats de K_b obtinguts a voltes foliars de fanerògames marines com *Posidonia oceanica* (entre 0.0031 i 0.0073 m² g⁻¹ PS; Pérez, dades no publicades), amb morfologia de fulles similar a la dels fronds de *C. prolifera*, significaven valors força similars als mesurats per *A. corallinum* (0.0027 m² g⁻¹ PS), pel que permeten emprar aquest coeficient en mates on predomina *C. prolifera* (estació *Boca*, i en part, *Mig*). I en zones amb abundància d'*A. corallinum*, amb biomasses

entre similars a les de *C. prolifera* (estació *Mig*), o molt superiors (arribant a ser les única macroalga present a l'estació *Cua*), aquest coeficient K_b és de per si l'adient, per que *A. corallinum* no forma una estructura clara de la volta, sinó que més aviat sembla que els filaments poden estar amuntegats els uns sobre els altres.

Respiració del sediment

Els nostres valors de respiració del sediment són de l'ordre del doble que els obtinguts per Vidal *et al.* (1992) sense agitació, i del mateix ordre que els resultats posteriors amb agitació per motor elèctric, per a estiu i hivern, de Vidal *et al.* (1997), mentres que en primavera els valors van ser similars als mostrats aquí per al mateix mes. Sembla lògic que el sediment rebi ara una entrada addicional de matèria orgànica procedent de la mata algal que té a sobre, generant una major demanda d'oxigen: entre 11 mg O₂ m⁻² h⁻¹ (Vidal *et al.* 1992) i 51 mg O₂ m⁻² h⁻¹ (Vidal *et al.* 1997) per a 1987, i ara entre 60 i 90 mg O₂ m⁻² h⁻¹ (Taula 5.5) per la mateixa època.

La respiració actual del sediment de la badia dels Alfacs, sense comptar macroalgues, és relativament elevada (149 gC m⁻² a⁻¹, a partir de les taules Taula 5.6 i Taula 5.4), superior a 10 de les 15 referències citades a Nixon (1981), i també atenent a la poca alçada de la columna d'aigua de la badia, en la línia del que s'observa en badies de menys de 5 m de fondària (Kemp *et al.* 1992). Els resultats obtinguts (Taula 5.5) es troben per sobre del rang de consums bentònics descrits per a sistemes marcadament eutròfics com per exemple la badia de Tolo (Hong Kong, Xina; plana 329; Hodgkiss i Yim 1995, Chau i Jin 1998, Lee i Arega 1999), i que es troben entre 18 i 48 mg O₂ m⁻² h⁻¹ (Hu *et al.* 2001). I són molt superiors que els valors mitjans descrits per al Kattegatt SE i badia de Laholm (Nord d'Europa; plana 319), entre 4.9 a 14.2 mg O₂ m⁻² h⁻¹ (Rydberg *et al.* 1990). De totes formes, no arriben als valors extrems trobats a la llacuna costanera de Certes de la Badia d'Arcachon (costa occidental de França), on s'han descrit demandes del sediment de 352 mg O₂ m⁻² h⁻¹ en zones someres properes a una antiga granja de peixos i amb poca renovació de l'aigua de mar (Viaroli *et al.* 1996). Val a dir, al marge de la discussió principal que ens porta aquest capítol, que l'aqüicultura dels musclos desenvolupada a la badia dels Alfacs fa augmentar el consum d'oxigen del sediment, però de forma localitzada, i es creu que té poc pes respecte el total del consum bentònic de la badia, a causa de la poca superfície relativa que ocupen (s'analitzarà millor aquest aspecte en el capítol següent). A més, es creu que la seva presència pot contribuir a incrementar el consum bentònic en poques desenes de mgO₂ m⁻² h⁻¹, a la llum d'experiments de camp fets en badies similars (Golf de Fos, costa sud de França en la desembocadura del Roine, Plante Cuny *et al.* 1993).

Balanços globals del sistema i el paper de les algues

La mitjana de producció neta bentònica d'estiu a la badia dels Alfacs és -1055 mg O₂ m⁻² d⁻¹, i la seva mitjana anual és -64 mg O₂ m⁻² d⁻¹ (Taula 5.6). Aquests valors es poden comparar amb un sistema concret de fondària i clima comparable, com és la badia de Tomales (Annex B, plana 324), que té mitjanes estivals i anuals de producció neta bentònica de -544 i -288 mg O₂ m⁻² d⁻¹ (Dollar *et al.* 1991). La respiració estival dels Alfacs és molt superior a la de Tomales, però també ho és la producció primaveral de les macroalgues, amb el que la badia dels Alfacs es troba més equilibrada en balanç

net anual que la de Tomales. Es dedueix que la presència de les macroalgues influeix tant a nivell d'augmentar la producció fotosintètica, per un costat, respecte altres sistemes comparables, però també fa augmentar la respiració bentònica.

Per tenir un ventall més ampli de mesures de referència, ni que sigui per als seus ordres de magnitud, es pot recórrer als resultats de Dollar *et al.* (1991), que van mostrar que la producció neta bentònica de 19 sistemes costaners es trobava entre 0 i $-2600 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, amb una mediana de $-736 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (a partir de dades de van Es 1982 i Fisher *et al.* 1982). Aquests valors no provenen de mesures repetides al llarg de l'any en tots els casos, sinó que més aviat la majoria de dades provenen de l'estiu, i per tant, s'ha d'interpretar amb cautela la seva comparació amb les mitjanes anuals descrites prèviament per a la badia dels Alfacs i la de Tomales. En tot cas, aquestes dues badies es trobarien dins el rang observat en els altres llocs, que mostra que les comunitats bentòniques dels sistemes costaners solen ser marcadament heterotròfiques, tot i les grans poblacions i comunitats algals que hi poden habitar-les.

Encara que el balanç producció / respiració de les macroalgues hagi de ser en general positiu (les algues van colonitzar la badia; Figura 5.4), pot ser localment negatiu en determinats moments o llocs (Taula 5.4). Això es dona especialment en passar de disposar de molta llum (creixen les algues, la autoombra es supera a base de molta llum) a disposar de poca llum (la biomassa acumulada passa a no rebre prou llum i a convertir-se, transitòriament, en consumidora neta). Aquesta situació es sol donar a la badia dels Alfacs entre finals d'estiu i principis de tardor. Per exemple, a finals de setembre de 1997 es van presentar els valors màxims de la constant d'extinció de la llum a la columna d'aigua (K_z), al voltant de 0.6 m^{-1} (Figura 2.4), i la biomassa mitjana trobada en *Cua* en aquest mes (poc més de 200 g PS m^{-2} , Figura 5.6b) va provocar prou autoombra com per deixar gran part de la mata d'algues per sota de la seva irradiància de compensació (Figura 5.15c). En aquest cas, doncs, la presència de macroalgues fa que augmenti el risc d'aparició d'anòxies (Figura 5.18). Si, a més, aquests moments crítics coincideixen amb episodis de forta nuvolositat, la balança es pot decantar encara més cap als termes de consum que cap als de producció (veure per exemple l'efecte de passar de l'escenari I4 a I5). Això no s'ha observat a la badia dels Alfacs, si bé Peckol i Rivers (1995) van enregistrar a la badia de Waquoit (Massachusetts, EUA) un període anòxic breu després de dos dies ennuvolats a finals de juliol. El seu cas és el d'una badia més somera (1 i 3 m de fondària mitjana i màxima, respectivament), que als estius pateix unes acumulacions més fortes (de 0.3 fins a més d'1 m d'alçada) de dues espècies de macroalgues: *Cladophora vagabunda* (L.) van den Hoek i *Gracilaria tikvahiae* McLachlan.

Per altra banda, Sundbäck *et al.* (1990) van trobar que només l'addició d'una gran quantitat de macroalgues sobre un sediment inicialment amb un balanç d'oxigen positiu (1.8 kg PF m^{-2} , valors trobats a finals d'estiu a platges de la costa Oest de Suècia) provocaven prou reducció de la llum incident (90%) com per convertir en negatiu el balanç d'oxigen bentònic. Per valors intermedis de biomassa macroalgal afegida en el seu experiment (0.9 kg PF m^{-2} , 70% de reducció de la llum), el

balanç seguia essent positiu des de l'inici de l'experiment, i ho atribuïen a la inferior autoombra d'aquest segon acúmulo macroalgal que permetia prou activitat tant del microfitobentos, com de les macroalgues acumulades i les seves microalgues epífites. En la badia dels Alfacs, l'activitat fotosintètica del microfitobentos (en l'època en que no abundaven les macroalgues) era poc important respecte l'elevat consum del sediment (181 respecte $1440 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) com per mantenir un balanç d'oxigen positiu per ell sol (Camp *et al.* 1991). En conseqüència, és normal que a partir d'acúmulos petits de macroalgues (100 g PS m^{-2}), combinats amb la reducció de la irradiància pròpia d'algunes setmanes de finals d'estiu ($K_2 = 0.6 \text{ m}^{-1}$, Figura 2.4), ja es produeixi un balanç bentònic global negatiu (Figura 5.18).

En resum, es constata que les macroalgues juguen un doble paper: augmenten en general la producció neta de la badia en balanç anual, per un costat, però per altra banda també fan augmentar el risc de davallades fortes d'oxigen dissolt de la columna d'aigua en situacions ja de per si conflictives, com les de finals d'estiu a la badia dels Alfacs. Queda pendent comparar la influència de les macroalgues en la dinàmica d'oxigen dissolt de la badia, respecte els altres elements importants de l'ecosistema, tant biòtics com abiòtics, esmentats en capítols previs. Aquesta qüestió és la que s'aborda en el següent capítol, a mode d'anàlisi final conjunta de tots els resultats.

Bibliografia

- Alcoverro, T., *et al.*, 1998. Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230 1-13.
- Amico, V., *et al.*, 1978. *Tetrahedron Lett*, 3593.
- Astill, H. i Lavery, P. S., 2001. The dynamics of unattached benthic macroalgal accumulations in the Swan-Canning Estuary. *Hydrological Processes*, 15 (13): 2387-2399.
- Augier, H. i Robert, P., 1981. Sur la presence de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Algue Bryopsidophyceae) dans les iles d'Hyères et sur sa signification bioclimatique et ecologique. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 7 119-128.
- Barceló, M. C. i Seoane-Camba, J. A., 1989. Variació fenològica d'*Alsidium corallinum* C. Agardh (Rhodomelaceae: Rhodophyta) a les costes de la Plana i Alacant. *Butll Inst Cat Hist Nat*, 57 35-39.
- Bates, S. S., *et al.*, 1989. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (7): 1203-1215.
- Beer, S. i Eshel, A., 1983. Photosynthesis of *Ulva* sp. II. Utilization of CO₂ and HCO₃⁻ when submerged. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70 99-106.
- Bendoricchio, G., *et al.*, 1994. A trophic model for *Ulva rigida* in the Lagoon of Venice. *Ecol. Modelling*, (75/76): 485-496.
- Børgesen, F., 1925. "I. Chlorophyceae", a *Marine algae from the Canary Islands, especially from Tenerife and Gran Canaria*, 3, 112. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab, Kobenhavn.
- Borum, J., 1996. "Shallow waters and Land/Sea Boundaries", a *Eutrophication in coastal Marine Ecosystems*, 52, 179-203. American Geophysical Union, Washington DC.
- Brunelli, M., *et al.*, 1998. Caulerpenyne, a seaweed biotoxin, provokes the inhibition of the Na⁺/K⁺ electrogenic pump in neurons. *Society for Neuroscience Abstracts*, 24 (1-2): 231..
- Buesa, R. J., 1977. Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquatic Botany*, 3 203-216.

- Camp, J., 1994. Aproximaciones a la dinámica ecológica de una bahía estuárica mediterránea. Doctoral, 245 pp., Barcelona.
- Camp, J., *et al.*, 1991. Production-consumption budget in an estuarine bay: how anoxia is prevented in a forced system. *Oecologia aquatica*, 10 145-152.
- Cebrian, J. i Duarte, C. M., 1995. Plant growth-rate dependence of detrital carbon storage in ecosystems. *Science*, 268 (5217): 1606-1608.
- Charpy-Robaud, C. i Sournia, A., 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Mar. Microb. Food Webs*, 4 31-57.
- Chau, K. W. i Jin, H., 1998. Eutrophication model for a coastal bay in Hong Kong. *Journal of Environmental Engineering*, 124 (7): 628-638.
- Daigo, K., 1959. Constituents of *Chondria armata*. Part I: Detection of antihelminthic constituents. *J. Pharm. Soc. Japan-Yakugaku Zasshi*, 79 350-353.
- De Casabianca, M. L. i Posada, F., 1998. Effect of Environmental Parameters on the Growth of *Ulva rigida* (Thau Lagoon, France). *Botanica Marina*, 41 157-165.
- Dennison, W. C. i Alberte, R. S., 1985. Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 25 51-61.
- Diaz, R. J. i Rosenberg, R., 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 33 245-303.
- Dollar, S. J., *et al.*, 1991. Annual cycle of benthic nutrient fluxes in Tomales Bay, California, and contribution of the benthos to total ecosystem metabolism. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 79 115-125.
- Duarte, C. M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, 41 87-112.
- Duarte, P. i Ferreira, J. G., 1995. Seasonal adaptation and short-term metabolic responses of *Gelidium sesquipedale* to varying light and temperature. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 121 (1-3): 289-300.

- Ferreira, J. G. i Ramos, L., 1989. A model for the estimation of annual production rates of macrophyte algae. *Aquatic Botany*, 33 53-70.
- Fisher, T. R., *et al.*, 1982. Sediment nutrient regeneration in three North Carolina estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 14 101-116.
- Fletcher, R. L., 1996. "The occurrence of "Green Tides" - a Review", a *Marine Benthic Vegetation*, 123, 7-43. Springer, Berlin.
- Francour, P., *et al.*, 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, 28 (9): 523-526.
- Gao, K., 1990. Seasonal variation of the photosynthetic capacity in *Sargassum horneri*. *Jpn. J. Phycol.*, 38 25-33.
- Gavagnin, M., *et al.*, 1994. Defensive relationships between *Caulerpa prolifera* and its shelled sacoglossan predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 175 (2): 197-210.
- Gerard, V. A., 1986. Photosynthetic characteristics of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) determined *in-situ*. *Mar. Biol.*, 90 473-482.
- Granado, I. i Caballero, P., 2001. Feeding rates of *Littorina striata* and *Osilinus atratus* in relation to nutritional quality and chemical defenses of seaweeds. *Marine Biology*, 138 (6): 1213-1224,.
- Guiry, M. D. i Dhonncha, E. N., 2001. AlgaeBase:
- Häder, D. P., *et al.*, 1997. Photosynthesis of the mediterranean green alga *Caulerpa prolifera* measured in the field under solar irradiation. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 37 (1-2): 66-73.
- Hatcher, B. G., 1977. An apparatus for measuring photosynthesis and respiration of intact large marine algae and comparison of results with those from experiments with tissue segments. *Mar. Biol.*, 43 381-385.
- Higa, T. i Kuniyoshi, M., 2000. Toxins associated with medicinal and edible seaweeds. *Journal of Toxicology-Toxin Reviews*, 19 (2): 119-137.
- Hillman, K., *et al.*, 1995. The distribution, biomass and primary production of the seagrass *Halophila ovalis* in the Swan-Canning estuary, Western Australia. *Aquatic Botany*, 51 1-54.

- Hodgkiss, I. J. i Yim, W. W. S., 1995. "A case study of Tolo Harbour, Hong Kong", a *Eutrophic Shallow Estuaries and Lagoons.*, 41-57.
- Hu, W. F., *et al.*, 2001. Nutrient release and sediment oxygen demand in a eutrophic land-locked embayment in Hong Kong. *Environment International*, 26 (5-6): 369-375.
- Impellizzeri, G., *et al.*, 1975. Amino acids and low-molecular-weight carbohydrates of some marine algae. *Phytochemistry*, 14 1549-1557.
- Invers, O. i De Pedro, X., 2001. Anàlisi de riscos d'anòxies i toxicitat de macroalgues a la badia dels Alfacs:
- Iverson, F. i Truelove, J., 1994. Toxicology and Seafood Toxins: Domoic Acid. *Natural Toxins*, 2 334-339.
- Kamermans, P., 1996. "Growth and loss processes in bloom-forming macroalgae (*Ulva* sp.)", a *Contribution for EUMAC Synthesis Report*, 371-382.
- Kemp, W. M., *et al.*, 1983. The decline of submerged vascular plants in upper Chesapeake Bay: summary of results concerning possible causes. *Mar. Technol. Soc. J.*, 17 78-89.
- Kemp, W. M., *et al.*, 1992. Seasonal depletion of oxygen from bottom waters of Chesapeake bay: Roles of benthic and planktonic respiration and physical exchange processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85 (1-2): 137-152.
- King, R. J. i Schramm, W., 1976. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Marine Biology*, 37 215-222.
- Kirk, J. T. O., 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems:
- Koehl, M. A. R. i Alberte, R. S., 1988. Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis luetkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Mar. Biol.*, 99 435-444.
- Lee, J. H. W. i Arega, F., 1999. Eutrophication Dynamics of Tolo Harbour, Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin*, 39 (1-12): 187-192.
- Levitt, G. J. i Bolton, J. J., 1990. Seasonal primary productivity of understorey Rhodophyta in an upwelling system. *J. Phycol.*, 26 214-220.

- Littler, M. M., 1980. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: test of functional/form hypothesis. *Botanica Marina*, 22 161-165.
- Littler, M. M. i Arnold, K. E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquatic Botany*, 8 141-156.
- Littler, M. M. i Arnold, K. E., 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. *J. Phycol.*, 18 307-311.
- Littler, M. M. i Littler, D. S., 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist*, 116 25-44.
- Malan, D. E. i McLachlan, A., 1991. In situ benthic oxygen fluxes in a nearshore coastal marine system: a new approach to quantify the effect of wave action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73 69-81.
- Markager, S. i Sand-Jensen, K., 1994. "The physiology and ecology of light-growth relationship in macroalgae", a *Progress in Phycological Research*, 10, 209-298.
- Martínez, A., 1990. Estudio ecológico de las algas efemerofíceas: papel en los flujos de materia y energía en un sistema estuárico (Bahía de los Alfaques, Delta del Ebro, España). Ph. D. Thesis, 166 pp., *Departamento de Ecología*, Universidad de Barcelona.
- Martins, I., *et al.*, 1997. Modelling the effects of green macroalgae blooms on the population dynamics of *Cyathura carinata* (Crustacea: Isopoda) in an eutrophied estuary. *Ecological Modelling*, 102 33-53.
- Mascaró, O., *et al.*, 2006. Is eutrophication behind changes in benthic vegetation in a mediterranean coastal bay? *Research and Management of Eutrophication in Coastal Ecosystems*:
- Meinesz, A., 1979. Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophycée-Caulerpale). III - Biomasse et productivité primaire dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Botanica Marina*, XXII 123-127.
- Meinesz, A., 1980. Contribution à l'étude des Caulerpales (Chlorophytes). Avec une mention particulière aux espèces de la Méditerranée occidentale. 262 pp., Univ. Niza.
- Ménesguen, A., 1992. Modelling coastal eutrophication: the case of French *Ulva* mass blooms. *Marine coastal eutrophication. Proc. Int. Conf.*: 979-992.

- Monteith, J. L., 1973. Principles of environmental physics, 34:
- Morand, P. i Briand, X., 1996. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance. *Botanica marina*, 39 491-516.
- Murase, N., *et al.*, 1989. Photosynthetic characteristics of several species of Rhodophyceae from different depths in the coastal area of Shima Peninsula, central Japan. *Jpn. J. Phycol. (Sorui)*, 37 213-220.
- Neira, C. i Rackemann, M., 1996. Black spots produced by buried macroalga in intertidal sandy sediments of the Wadden Sea: Effects on the meiobenthos. *Journal of Sea Research*, 36 (3-4): 153-170.
- Nienhuis, P. H., 1984. Temporal and spatial patterns of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a former estuary in The Netherlands, dominated by human activities. *MTS Journal*, 17 (2): 69-77.
- Nijjar-Mohinder, S. i Nijjar-Satnam, S., 2000. Domoic acid-induced neurodegeneration resulting in memory loss is mediated by Ca²⁺ overload and inhibition of Ca²⁺ + calmodulin-stimulated adenylate cyclase in rat brain (review). *International Journal of Molecular Medicine*, 6 (4): 377-389.
- Nixon, S. W., 1981. "Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems", a *Estuaries and Nutrients*, 111-138. Humana Press, Clifton, NJ.
- Parent-Massin, D., *et al.*, 1996. Evaluation of the toxicological risk to humans of caulerpenyne using human hematopoietic progenitors, melanocytes, and keratinocytes in culture. *J. Toxicol. Environ. Health*, 47 (1): 47-59.
- Paul, V. J. i Fenical, W., 1987. "Natural Products Chemistry and Chemical Defense in Tropical Marine Algae of the Phylum Chlorophyta", a *Bioorganic Marine Chemistry*, 1, 1-29. Springer-Verlag, Berlin.
- Peckol, P. i Rivers, J. S., 1995. Physiological responses of the opportunistic macroalgae *Cladophora vagabunda* (L.) van den Hoek and *Gracilaria tikvahiae* (McLachlan) to environmental disturbances associated with eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190 1-16.
- Pérez, M. i Camp, J., 1986. Distribución espacial y biomasa de las fanerógamas marinas de las bahías del delta del Ebro. *Inv. Pesq.*, 50 (4): 519-530.

- Pérez, M., *et al.*, in prep. Changes in benthic vegetation in a Mediterranean estuarine bay (Alfacs Bay, Spain).
- Pérez, M. i Romero, J., 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquat. Bot.*, 43 51-62.
- Pérez-Ruzafa, A., *et al.*, 1989. "Distribution and biomass of the macrophyte beds in a hypersaline coastal lagoon (the Mar Menor, SE Spain), and its recent evolution following major environmental changes", a *International Workshop on Posidonia Beds*, 2, 49-62. Gis Posidonie, France.
- Plante Cuny, M. R., *et al.*, 1993. Experimental field study of the effects of crude oil, drill cuttings and natural biodeposits on microphyto- and macrozoobenthic communities in a Mediterranean area. *Mar. Biol.*, 117 (2): 355-366.
- Quammen, M. L. i Onuf, C. P., 1993. Laguna Madre: seagrass changes continue decades after salinity reduction. *Estuaries*, 16 (2): 302-310.
- Romero, J., 2004. Posidònia: els prats del fons del mar. *Col·lecció Norai*, 9: 159.
- Romero, J., *et al.*, 1996. "The Spanish Mediterranean Coast", a *Marine Benthic Vegetation*, 123, 295-305. Springer, Berlin.
- Rydberg, L., *et al.*, 1990. Interaction between supply of nutrients, primary production, sedimentation and oxygen consumption in SE Kattegat. *Ambio*, 19 134-141.
- Sakanishi, Y., *et al.*, 1990. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). *Jpn. J. Phycol.*, 38 147-153.
- Sakanishi, Y., *et al.*, 1991. Photosynthetic capacity of various parts of the blade of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). *Jpn. J. Phycol.*, 39 239-243.
- Sánchez-Moyano, J. E., *et al.*, 2001. Effect of the vegetative cycle of *Caulerpa prolifera* on the spatio-temporal variation of invertebrate macrofauna. *Aquatic Botany*, 70 (2): 163-174.
- Sand-Jensen, K. i Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41 137-175.
- Sato, M., *et al.*, 1996. Distribution of neuroexcitatory amino acids in marine algae. *Phytochemistry*, 42 (6): 1595-1597.

- Schramm, W. i Nienhuis, P. H., 1996. Marine Benthic Vegetation. Recent changes and the effects of eutrophication. *Ecological Studies*: 470.
- Sfriso, A. i Marcomini, A., 1996. "Italy. The lagoon of Venice", a *Marine Benthic Vegetation. Recent changes and the effects of eutrophication*, Springer, Berlin.
- Skartveit, A. i Olseth, J. A., 1988. Varighetstabeller for timevis belysning mot 5 flater på 16 norske stasjoner. *Duration-tables of hourly irradiance to 5 areas at 16 Norwegian stations*: 136.
- Solidoro, C., *et al.*, 1995. A model for macroalgae and phytoplankton in the Venice Lagoon. *Environment Int.*, (21): 619-626.
- Sundbäck, K., *et al.*, 1990. Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: an experimental study. *Marine Ecology Progress Series*, 58 261-274.
- Terrados, J., 1991. Crecimiento y producción de las praderas de macrófitos del Mar Menor, Murcia. Ph. D., 229 pp., *Departamento de Biología Animal y Ecología*, Universidad de Murcia.
- Terrados, J. i Ros, J., 1995. Temporal variation of the biomass and structure of *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux meadows in the Mar Menor lagoon (SE Spain). *Scientia Marina*, 59 (1): 49-56.
- Valiela, I., 1995. Marine Ecological Processes:
- Valiela, I., *et al.*, 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (5, part 2): 1105-1118.
- van Es, F. B., 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollar Estuary. *Mar. Biol.*, 66 95-108.
- Vest, S. E. i Dawes, C. J., 1983. Distribution of Caulerpin and Caulerpacin in Eight species of the Green Alga *Caulerpa* (Caulerpales). *Botanica Marina*, 26 313-316.
- Viaroli, P., *et al.*, 1996. Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. *Hydrobiologia*, 329 105-119.
- Viaroli, P., *et al.*, 1995. Oxygen fluxes and dystrophy in a coastal lagoon colonized by *Ulva rigida* (Sacca di Goro, Po River Delta, northern Italy). *Fresen. Environ. Bull.*, 4 381-386.

- Vidal, M., 1994. Phosphate dynamics tied to sediment disturbances in Alfacs Bay (NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110 211-221.
- Vidal, M., *et al.*, 1992. Factors controlling spatial variability in ammonium release within an estuarine bay (Alfacs Bay, Ebro Delta, NW Mediterranean). *Hydrobiologia*, 235/236 519-525.
- Vidal, M., *et al.*, 1997. Factors controlling seasonal variability of benthic ammonium release and oxygen uptake in Alfacs Bay (Ebro Delta, NW Mediterranean). *Hydrobiologia*, 350 169-178.
- Vidal, M., *et al.*, 1989. "Sediment-water nutrient fluxes: Preliminary results of *in situ* measurements in Alfaques Bay, Ebro River Delta", a *Topics in Marine Biology*, 53, 505-511.
- Welsh, B. L., *et al.*, 1985. Water Column Anoxia in seaweed systems of southern New England. *Eighth Biennial International Estuarine Research Conference*, 8(2B): 46A.
- Wheeler, W. N., 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.*, 56 103-110.
- Whittaker, R. H., 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, 163 150-160.
- Williams, S. L., 1981. *Caulerpa cupresoides*: The relationship of the uptake of sediment ammonium and of algal decomposition for seagrass bed development.: