

LAS ESPECIES DE CAMARONES

IMPACTO DE LAS ACUMULACIONES DE MACROALGAS EN LA COMUNIDAD BIOLÓGICA INTERMAREAL.

Emilio García-Robledo^{1*}, Alfonso Corzo¹, Stef van Bergeijk¹, Manuel Yúfera²

¹*Departamento de Biología. Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales. Universidad de Cádiz. Campus Río San Pedro. Puerto Real. Cádiz.*

²*Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía CSIC. Campus Río San Pedro. Puerto Real. Cádiz.*

e-mail: emilio.garcia@uca.es

Resumen

Los efectos de la acumulación de macroalgas verdes en la comunidad biológica intermareal del caño Sancti Petri se siguieron a lo largo de un ciclo anual. La medida con microelectrodos selectivos de O₂ y H₂S permitió obtener perfiles detallados de la distribución vertical de estos parámetros. Los cambios en la microflora bentónica se estudiaron en la zona superficial del sedimento mediante microscopía óptica. Los cambios en la meiofauna se estudiaron tanto en la capa de macroalgas como en el interior del sedimento. La acumulación de macroalgas produce fenómenos de hipoxia/anoxia tanto en el sedimento como en el interior de la capa de macroalgas, que se acentúan en periodos de oscuridad, favoreciendo la acumulación de H₂S en zonas cercanas a la superficie del sedimento. En estas condiciones se produce una reducción del 96.7% en la población de microalgas bentónicas y un cambio en la comunidad, pasando de estar dominada por diatomeas a estarlo por cianobacterias. La meiofauna incrementa su densidad de población en un 845 ± 535%. El grupo con mayor crecimiento fueron los nematodos, cuya población es 9 veces superior al control, pasando a dominar completamente la meiofauna con un 92 ± 1% del número total de individuos, lo que produce una gran reducción de la diversidad.

Palabras clave: Acumulación de macroalgas · microelectrodos · meiofauna · microfitobentos

Introducción

Uno de los signos característicos de la eutrofización en zonas costeras, particularmente en zonas de circulación restringida, es la proliferación, acumulación sobre el sedimento, y posterior degradación de cantidades considerables de macroalgas verdes (Valiela et al. 1997). Estas proliferaciones afectan negativamente a diversas comunidades, tales como praderas de fanerógamas marinas (Den Hartong 1994), macrofauna (Norkko y Bondsdorff 1996) y microbentos (Sundbäck et al. 1996). En resumen, estas floraciones afectan a diversas funciones y servicios del ecosistema. En la Bahía de Cádiz, floraciones de especies de *Ulva*, *Enteromorpha* y *Cladophora* son las principales causantes del problema. Estas algas consumen grandes cantidades de nitrógeno y otros nutrientes inorgánicos durante la fase de crecimiento de la floración, retirándolos del agua y acumulándolos en sus tejidos (Corzo y Niell 1992). Por distintas razones (hidrología, senescencia...) las

macroalgas tienden a acumularse en la superficie del sedimento, formando acumulaciones que pueden llegar a 10 kg (Peso fresco) m⁻² en áreas muy contaminadas. La acumulación en la superficie del sedimento impide el intercambio de energía (luz) y materia (oxígeno, nutrientes...) entre la columna de agua y el sedimento. Dependiendo de la tasa de renovación del agua, turbulencia, etc., pueden contribuir con mayor o menor intensidad a los fenómenos de hipoxia, llegando incluso a la anoxia en la columna en el interior de la capa de macroalgas y/o en la superficie del sedimento. En estas condiciones se estimula la producción y acumulación de H₂S, tóxico para la mayoría de los organismos (Madigan et al. 1997). Todos estos cambios medioambientales implican un cambio en la comunidad bentónica, en el que se favorece el desarrollo de especies con alta tolerancia a bajos niveles de oxígeno y a la presencia de sulfhídrico. El número de especies favorecidas por estas

LAS ESPECIES DE CAMARONES

condiciones es bajo, por lo que un bajo número de especies dominan la

comunidad, produciendo una reducción de diversidad del sistema intermareal.

Material y Métodos.

Lugar de estudio y diseño experimental.

Las medidas se realizaron en el sedimento intermareal del Caño de Sancti Petri, en Julio y Noviembre del 2002 y en Febrero y Mayo del 2003. En cada estación, dos compartimentos cerrados de 1.5 x 1.5 m, con y sin macroalgas fueron instalados y mantenidos durante 3-4 semanas. Los compartimentos consistían en un recinto

cerrado mediante una red con tamaño de malla de 2 cm, para evitar la entrada/salida de las macroalgas. Las medidas se hicieron al menos una semana después de la instalación de los compartimentos. Las macroalgas encontradas fueron, fundamentalmente, la forma tubular de *Ulva* sp. (anteriormente *Enteromorpha* sp.)

Microperfiles verticales de Oxígeno y Sulfhídrico.

Dos cores de sedimento fueron tomados en marea baja con tubos de metacrilato (diámetro interno 5.6 cm). En el laboratorio fueron montados en una cámara de flujo con temperatura controlada, donde se realizaron las medidas con microelectrodos como se describe en Corzo et al. (2005). Se midieron perfiles verticales en estado estacionario de Oxígeno y Sulfhídrico en los cores incubados en oscuridad y en luz. Se empleo una luz de intensidad constante a $1000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

(lámpara halógena, Novaflex, World Precision Instruments).

Los microelectrodos de oxígeno y H_2S fueron comprados a Unsense® (Århus, Dinamarca). Los microelectrodos tienen un tamaño de punta de 20-30 μm con un tiempo de respuesta de 0.2-0.4 s (Revsbech 1989, Revsbech et al. 1983). La calibración de los microelectrodos se hizo de acuerdo a Corzo et al.(2005) y a García De Lomas et al. (2005). Los electrodos estaban conectados a un

picoamperímetro de alta sensibilidad (Unisense PA2000®). La señal del picoamperímetro se registró en un registrador de papel. Los microelectrodos se montaron en un

micromanipulador mecánico (Unisense) y fueron conducidos dentro del sedimento con una resolución vertical entre medidas de 100 µm.

Composición de la comunidad microfitobentónica.

Para la identificación de la comunidad se tomaron dos cores de sedimento (diámetro interno 1.2 cm) que fueron fijados añadiendo 10mL de Glutaraldehído (2.25% en agua de mar filtrada por 5 µm). De cada muestra se tomaron los 5 primeros milímetros del sedimento, que fueron diluidos 50 veces con agua de mar filtrada para facilitar la separación de las células y el sedimento. La identificación taxonómica se hizo mediante microscopia óptica, de acuerdo a Boone and Castenholz

(2001), Bourrelly (1970, 1981) y Round et al.(1990).

Con los datos de número de células por especie se calculó el Índice de Diversidad de Shannon, expresado como:

$$D = \sum (P_i \cdot \log_2(P_i))$$

(1)

Donde D es el índice de diversidad y P_i es la probabilidad de encontrarnos a la especie i.

Composición de la Meiofauna.

Para la determinación de la meiofauna se tomaron 2 cores de 2 cm de diámetro que fueron fijados con 10 mL de Formaldehído (4% en agua de mar filtrada). Cada muestra fue seccionada tomando los siguientes intervalos: macroalgas, superficie del sedimento, 0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm y 10-15 cm en el

sedimento. Las muestras se tamizaron por una malla de 2mm, para descartar macrofauna, y por otra de 45 µm para retener la meiofauna y eliminar el sedimento y la microfauna. Al igual que en la comunidad microfitobentónica, se calculó el índice de diversidad de Shannon anteriormente descrito.

LAS ESPECIES DE CAMARONES

Resultados

y

Discusión.

El microbentos que habita en los primeros milímetros del sedimento tiene un papel clave en los intercambios de masa entre la columna de agua y las capas más profundas del sedimento. La actividad fotosintética del microfitobentos contribuye significativamente a la producción primaria total en estuarios y otros medios costeros someros (McIntyre et al. 1996, Underwood y Kromkamp 1999) y por lo tanto representan una fuente importante de carbono orgánico (C_{org}) para los heterótrofos bentónicos (Middelburg et al. 2000). Además, la estructura física de la comunidad microbentónica, su composición taxonómica y las actividades biológicas presentes tienen una influencia determinante en los balances de oxígeno, carbono y otros nutrientes en la interfase sedimento-agua y por tanto en las tasas y rutas de mineralización de la materia orgánica en medios someros, debido a su alta relación S/V (Blackburn y Blackburn 1993, Corzo et al. 2005). Por esta razón el sedimento ejerce un papel esencial en los ciclos

biogeoquímicos locales, controlando fuertemente las condiciones fisicoquímicas y biológicas de la columna de agua en este tipo de sistemas. En un medio somero como son las llanuras intermareales y los caños y marismas del Parque Natural Bahía de Cádiz, el sedimento es el lugar donde se oxida o preserva una fracción importante del C_{org} que ingresa en el sistema. Este proceso consume el O_2 rápidamente en los primeros milímetros del sedimento. La actividad fotosintética del microfitobentos oxigena el sedimento y es determinante en la profundidad que alcanza la capa óxica superficial. Por debajo de la capa óxica, el C_{org} es oxidado anaeróbicamente mediante una comunidad microbiana compleja, fuertemente interrelacionada en la que se dan diversos tipos metabólicos y muchos ejemplos de relaciones sintróficas entre ellos. Una variada comunidad de microorganismos son capaces de completar la oxidación de esos compuestos orgánicos empleando una serie de aceptores terminales de e^- en sustitución del O_2 (Fenchel & Finlay 1995). Compuestos como Fe^{3+} ,

Mn⁴⁺, NO³⁻, SO₄³⁻, CO₂, etc, juegan un papel fundamental cuando el O₂ se agota. Dichos aceptores terminales son empleados secuencialmente, en función de su rendimiento energético. En el medio marino, debido al alto contenido en SO₄²⁻ del agua de mar, una porción considerable, hasta el 50%, de la

materia orgánica se mineraliza anaeróbicamente a través de la sulfatorreducción como mecanismo de oxidación terminal de la materia orgánica (Jørgensen 1982), liberando como producto final sulfuro de hidrógeno (H₂S).

Efectos de la acumulación de macroalgas: Alteración del medio físico-químico.

La producción primaria de la comunidad microfitobentónica incrementa la concentración de oxígeno en el interior del sedimento, formando un perfil característico en luz. La concentración de oxígeno aumenta en la proximidad del sedimento, formándose un pico máximo situado entre 0.5 y 1mm. Esta zona corresponde con la profundidad de máxima producción de las microalgas bentónicas, en ella se alcanzan concentraciones de oxígeno que pueden superar los 1100 μmol l⁻¹ (≈ 400% de saturación). Por debajo de esta zona, la concentración de oxígeno disminuye gradualmente debido al consumo por las bacterias heterótrofas aerobias y por la oxidación de compuestos reducidos, extinguiéndose completamente a una profundidad inferior a 2 mm (Fig. 1A). En oscuridad,

la comunidad microbentónica es heterotrófica, por lo que presenta un consumo neto de oxígeno. Esta condición produce una rápida extinción del oxígeno disuelto tanto en la zona adyacente como en el interior del sedimento, agotándose completamente a una profundidad inferior a 0.5 mm (Fig. 1B). La distribución de oxígeno, tanto en luz como en oscuridad, presenta una variación estacional ligada a la variación de la comunidad microbentónica. Distintos parámetros como intensidad de luz, fotoperiodo, concentración de nutrientes, predación... afectan al desarrollo de la comunidad, haciendo que varíen estacionalmente las tasas de fotosíntesis y respiración de la comunidad, y, por tanto, varían los perfiles de oxígeno obtenidos en el sedimento (Fig. 1).

LAS ESPECIES DE CAMARONES

En la zona de estudio, el caño de Sancti Petri, las macroalgas se acumulan en la zona intermareal. Esta acumulación no se produce de forma homogénea, si no de forma parcheada, dejando áreas sin cobertura de macroalgas y zonas de acumulación. El ensayo llevado a cabo retenía las macroalgas dentro de un recinto cerrado, preseleccionado por la presencia de macroalgas. De esta forma el ciclo anual de crecimiento en invierno y senescencia en verano no esta reflejado en los datos.

Cuando las macroalgas se acumulan encima del sedimento constituyen una barrera física entre el sedimento y la columna de agua. La simple presencia de una capa continua encima del sedimento limita, por si misma, la libre difusión de sustancias entre el sedimento y el agua. Además, las macroalgas tienen un alto coeficiente de extinción de la luz, produciendo una gran reducción de la cantidad de luz que alcanza la superficie del sedimento. Las acumulaciones de macroalgas pueden reducir en torno a un 90-95% la cantidad de luz que incide sobre la superficie del sedimento (Astill y Lavery 2001, Sundbäck et al. 1990). El

alto coeficiente de extinción de la luz que presentan estas acumulaciones hace que la luz se agote antes de alcanzar la superficie del sedimento. Esto hace que la actividad fotosintética se vea desplazada a la capa de macroalgas, en donde se produce el pico máximo en la concentración de oxígeno (Fig. 1A). Por debajo de la capa de macroalgas la luz incidente es insuficiente para la alta actividad fotosintética de las microalgas bentónicas, reduciendo o suprimiendo los procesos fotosintéticos en el interior del sedimento. La alta actividad heterotrófica del sedimento, sumada a la reducción de la actividad fotosintética, hace que el sedimento sea heterotrófico neto, por lo que consume rápidamente el oxígeno que difunde desde la capa de macroalgas, haciendo que en la superficie del sedimento la concentración de oxígeno sea siempre inferior a la de saturación ($215 \mu\text{mol l}^{-1}$) (Fig. 1A). En oscuridad, la capa de macroalgas consume la mayor parte del oxígeno que difunde desde la columna de agua, haciendo que a la superficie del sedimento llegue una concentración de oxígeno inferior a $75 \mu\text{mol l}^{-1}$, siendo frecuente la completa extinción del oxígeno en la superficie del sedimento (Fig. 1B).

La formación de condiciones hipóxicas y anóxicas tanto en la superficie, como en el interior del sedimento, favorecen un cambio de metabolismo en el sedimento. El sedimento intermareal recibe por sedimentación un gran aporte de materia orgánica que oxida parcialmente en la zona superficial, empleando como aceptor final de electrones el oxígeno. Las microalgas bentónicas, además de aportar hasta un 50% del carbono orgánico que llega al sedimento (Middelburg et al. 2000, Risgaard-Petersen 2003), incrementan la concentración de oxígeno en la zona superficial, aumentando así la cantidad de materia orgánica que es remineralizada por vía aerobia. Por debajo de esta capa óxica, la materia orgánica es degradada empleando otros aceptores terminales de electrones, principalmente el sulfato, debido a su abundancia en el medio marino. En condiciones normales, sin macroalgas,

uno de los productos finales de la sulfatorreducción, el sulfuro de hidrógeno (H_2S), se oxida rápidamente en presencia de oxígeno, por lo que no se detecta su presencia en la zona superficial del sedimento (Fig. 2). La acumulación de macroalgas encima del sedimento, reduce significativamente la concentración de oxígeno disponible en el sedimento, por lo que una gran parte de la materia orgánica se remineraliza de forma anaerobia. La reducción del oxígeno favorece el desarrollo de procesos de fermentación en la zona superficial del sedimento y, por lo tanto, de la actividad sulfatorreductora, que emplea como sustrato los metabolitos de la fermentación. Esto produce un incremento en la concentración de H_2S en la zona superficial del sedimento, favorecido tanto por el aumento de la actividad sulfatorreductora, como por la disminución de la degradación química del H_2S al disminuir la concentración de oxígeno.

Efectos de la acumulación de macroalgas en la microflora bentónica.

Las zonas fangosas intermareales están constituidas por una diversa combinación de diatomeas pennadas, cianobacterias y flagelados. El elevado

tamaño de las diatomeas bentónicas les confiere una ventaja respecto al resto de la comunidad, ya que así aumenta su resistencia a la depredación. Esto hace

LAS ESPECIES DE CAMARONES

que en las marismas del Caño Sancti Petri la microflora bentónica este dominado por un diverso conjunto de diatomeas, que constituyen el 72.98% del número total de individuos ($4.62 \cdot 10^6$ cel. cm^{-3}). El número de especies de diatomeas es superior a 47, siendo las especies dominantes de los géneros *Cylindrotheca*, *Navicula*, *Nitzschia* y *Gyrosigma*. El resto de la comunidad, esta compuesto por cianobacterias filamentosas, que constituyen el 27.02% de los individuos (1.71 cel. cm^{-3}). El número total de cianobacterias está repartido un menor número de especies, las cuales pertenecen a los géneros: *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Lyngbya*, *Nodularia* y *Leptolyngbya*. El alto número de especies y la baja dominancia de determinadas especies confieren a este sistema un índice de diversidad de Shannon de 3.26.

Como se ha descrito anteriormente, la acumulación de macroalgas en la superficie del sedimento supone una drástica alteración del sistema intermareal. La capa de macroalgas reduce significativamente la cantidad de luz que alcanza la superficie del sedimento. Debajo de las macroalgas la luz es insuficiente para mantener las

tasas fotosintéticas de las microalgas bentónicas y, por tanto, para mantener su crecimiento. Los ensayos llevados a cabo implican un tiempo mínimo de acumulación de dos semanas, tiempo suficiente para producir una reducción significativa de la comunidad microfítobentónica. La reducción de la comunidad se ve reflejada en la drástica disminución del número de células debajo de las macroalgas, pasando de una densidad superior a $6 \cdot 10^6$, en zonas sin cobertura, a $0.21 \cdot 10^6$ cel. cm^{-3} cuando las macroalgas cubren la superficie del sedimento (Tabla 1), lo que significa una reducción del 96.7% en el número de individuos. Sin embargo, la acumulación de macroalgas no sólo produce una disminución en el número de células, también produce un cambio en la composición de la comunidad. Las diatomeas, que en condiciones naturales dominan la comunidad, sufren una reducción del 98.3%, pasando de una densidad de $4.62 \cdot 10^6$, a $0.08 \cdot 10^6$ cel. cm^{-3} en la zona con macroalgas. La comunidad de cianobacterias también sufre una disminución del 91.8% del número de individuos, pasando de $1.71 \cdot 10^6$ en la zona control, a $0.14 \cdot 10^6$ cel. cm^{-3} debajo de las macroalgas. La disminución del

número de individuos no es proporcional para ambos grupos de microalgas, las cianobacterias sufren una menor regresión pasando a ser el grupo dominante con un 56.34% del número total de individuos. Vonshak et al. (2000) encuentran que cultivos de *Spirulina* crecen a una mayor velocidad cuando disponen de una fuente de carbono orgánico, es decir, cuando crecen de forma mixotrófica. Con este metabolismo, las cianobacterias crecen a una velocidad superior cuando están en un medio con baja intensidad de luz. Además, algunas cianobacterias pueden tener un metabolismo fermentativo (Stal y Moezelaar 1997), por lo que su crecimiento, aunque limitado, no estaría totalmente suprimido en condiciones de baja intensidad de luz. La acumulación de macroalgas no sólo reduce la luz incidente, también produce un incremento en la concentración de sulfhídrico en la zona superficial del sedimento. El sulfuro de hidrógeno es

tóxico para la mayoría de organismos, ya que se combina con los citocromos y otros compuestos celulares que contienen hierro (Madigan et al. 1997). Sin embargo distintos géneros de cianobacterias pueden emplear el H₂S como aceptor terminal de electrones en medios anóxicos (Cohen y Rosenberg 1989, De Wit et al. 1988). Algunas especies de diatomeas tienen una cierta tolerancia al H₂S (Peletier 1996) y se ha descrito el empleo de compuestos orgánicos por parte de algunas diatomeas (Nilsson y Sundbäck 1996, Tuchman et al. 2006). Aunque, estas condiciones de baja intensidad de luz y presencia de H₂S parecen ser más desfavorables para el crecimiento de las diatomeas, siendo superior la tasa de crecimiento de las cianobacterias, haciendo que estas dominen la comunidad microbentónica debajo de las acumulaciones de macroalgas (Tabla 1).

Efectos de la acumulación de macroalgas en la meiofauna bentónica.

En los sedimentos estuáricos la meiofauna desempeña distintos papeles dentro del ecosistema: facilita la biomineralización del material orgánico

y desarrolla la regeneración de nutrientes, sirve como alimento a los distintos niveles tróficos superiores y tiene una alta sensibilidad a las

LAS ESPECIES DE CAMARONES

alteraciones antropogénicas, haciendo de estos organismos un buen indicador de contaminación en estuarios (Coull 1999). La meiofauna, en si misma, no mineraliza la materia orgánica, pero estimula la comunidad microbiana mediante: (i) la ruptura mecánica de las partículas detríticas, haciéndolas más susceptibles a la degradación; (ii) la excreción directa de nutrientes que pueden ser usados directamente por la comunidad microbiana; (iii) la producción de mucopolisacáridos que contribuye al crecimiento bacteriano; y (iv) la bioturbación del sedimento, la meiofauna actúa como una cinta transportadora dentro del sedimento y entre el sedimento y la columna de agua (Tietjen 1980).

La meiofauna es una parte importante en la nutrición de una gran variedad de animales. Muchos animales pasan por una fase depredadora de meiofauna, en la que los copépodos bentónicos son una presa habitual (Gee 1989). Normalmente, estos copépodos suelen vivir en zonas fangosas, en donde la meiofauna esta restringida a unos pocos milímetros de sedimento oxidado. De esta forma los depredadores solo necesitan tomar un bocado superficial

de sedimento para conseguir su comida. Las estimaciones de las necesidades diarias de juveniles de peces alimentándose de meiofauna sugieren que los peces pueden cubrir sus necesidades energéticas diarias ingiriendo la meiofauna contenida en 10 cm² de sedimento estuárico (Cecchereli et al. 1994). En zonas arenosas, la fauna esta distribuida más profundamente, es de menor tamaño, y no esta tan disponible para los depredadores. De esta forma, en estuarios donde los depredadores principales de meiofauna son los juveniles de peces, decápodos y pájaros, la retirada fundamental de meiofauna tiene lugar en zonas fangosas.

En la zona fangosa intermareal del caño Sancti Petri la meiofauna tiene una clara variación estacional. La máxima densidad de individuos se registró el mes de mayo, con una densidad total de 1330 ind. cm⁻², haciéndose mínima el mes de julio con una densidad de 295 ind. cm⁻². La distribución de los diferentes grupos de organismos esta condicionada por su tipo de alimentación, así como la localización de las condiciones físico-químicas que requiere cada grupo. Los organismos

cuyo alimento principal está constituido por microalgas están situados en la parte superficial del sedimento. Un ejemplo de este tipo de alimentación lo constituyen los copépodos, principalmente copépodos harpacticoides, que obtienen su alimento ingiriendo la parte superficial del sedimento, por lo que su distribución esta restringida a la superficie del sedimento (Fig. 3A). Otros grupos, como los nematodos, ostrácodos y poliquetos, ingieren sedimento de forma no selectiva, obteniendo su alimento de la materia orgánica que contiene. El alimento principal de estos grupos es, principalmente, los microorganismos asociados a la materia orgánica que contiene el sedimento que ingieren, fundamentalmente bacterias. Por lo tanto, la distribución de estos organismos presenta un máximo en la zona de mayor concentración de bacterias, es decir, en la zona superficial del sedimento (Fig. 3E, G, I). Además diversas especies de nematodos y ostrácodos, soportan condiciones de hipoxia, lo que permite que amplíen su distribución hacia zonas mas profundas del sedimento (Fig. 3E, G) (Rundle et al. 2002).

La acumulación de macroalgas en la superficie del sedimento supone una gran alteración tanto de las condiciones físico-químicas de las zonas bentónicas, como de la disponibilidad de alimento para la meiofauna. Como se ha discutido anteriormente, las macroalgas reducen la concentración de oxígeno tanto en el interior del sedimento como en su superficie (Fig. 1). A su vez, la acumulación de macroalgas produce un incremento en el contenido de materia orgánica del sedimento, lo que estimula el desarrollo de la comunidad bacteriana (Astill y Lavery 2001). El aumento de la materia orgánica que esta siendo remineralizada y la disminución del oxígeno disuelto favorecen la acumulación de H_2S , en zonas mas superficiales del sedimento (Fig. 2). El cambio en las condiciones físico-químicas produce un cambio en la microflora que habita el sedimento, alterando tanto la densidad de individuos como la composición de la comunidad (Tabla 1). Estas condiciones alteran de manera significativa la distribución y abundancia de los distintos grupos que constituyen la meiofauna. Organismos con baja tolerancia a condiciones anóxicas y/o al

LAS ESPECIES DE CAMARONES

sulfuro de hidrógeno tienden a escapar del sedimento hacia la capa de macroalgas o a la columna de agua. Este es el caso de los poliquetos, que tienen baja tolerancia a la anoxia y al sulfhídrico, por lo que se ven forzados a escapar de sedimento. Cuando las macroalgas se acumulan sobre el sedimento sólo se observan poliquetos el mes de Mayo, cuando la baja densidad de la capa de macroalgas permite que en la superficie del sedimento no se produzcan condiciones anóxicas, lo que permite el desarrollo de una pequeña población de 0.3 ind. cm⁻², una densidad 67% inferior a la media del control (Fig 3.J). Otros grupos de la meiofauna tienen tolerancia a bajos niveles de oxígeno y a la presencia de sulfhídrico, como es el caso de los copépodos, nematodos y ostrácodos. Para estos tres grupos la acumulación de macroalgas supone un incremento en la disponibilidad de alimento, por lo que su población aumenta en áreas con cobertura de macroalgas (Fig. 3.B, F, H). La población de copépodos aumenta un 177% en presencia de macroalgas, concentrándose en las propias macroalgas. Esta migración vertical, es debida a la reducción de las microalgas bentónicas, que hace que en la

superficie del sedimento no encuentren suficiente comida y a la abundancia de alimento que supone las macroalgas. Aun así, una parte de la población permanece en la superficie del sedimento, mostrando la tolerancia de este grupo a la hipoxia/anoxia (Fig. 3B). El grupo más beneficiado por la acumulación de macroalgas son los nematodos, que aumentan un 769 ± 480% su densidad de población comparada con la zona control. Los nematodos son un grupo muy amplio de organismos que incluyen distintos tipos de alimentación y distintos requerimientos físico-químicos, aunque algunas especies presentan alta tolerancia a la anoxia y a altas concentraciones de sulfhídrico (Wetzel et al. 2002), siendo estas especies las que presentan un gran desarrollo en el interior del sedimento, alcanzando una densidad total máxima de 3248 ind. cm⁻² en mayo. La distribución de los nematodos en el interior del sedimento no se ve alterada por la presencia de macroalgas, situándose preferentemente en la zona sub-superficial del sedimento, donde la acumulación de materia orgánica y el desarrollo de la comunidad bacteriana favorecen la proliferación de nematodos detritívoros.

La diversidad de tipos de alimentación de los nematodos permite el desarrollo de una comunidad de 200 ± 115 ind. cm^{-2} en la capa de macroalgas. (Fig. 3F). Los ostrácodos son el otro grupo beneficiado por la acumulación de macroalgas. La mayoría de ostrácodos ingieren materia orgánica con la microfauna y microflora asociada, aunque se ha encontrado una diferenciación en el tipo de alimentación entre especies, encontrando especies con preferencia por los macrófitos (Rundle et al. 2002). Por lo tanto, los ostrácodos detritívoros se ven favorecidos en el interior del sedimento, debido al incremento de detritus, alcanzando una población media de 18.8 ± 3.4 ind. cm^{-2} , lo que supone un incremento medio respecto al control de un $560 \pm 810\%$. En el interior del campo de macroalgas se desarrolla una población de 11.28 ± 9.7 ind. cm^{-2} , por lo que posiblemente se establece una población de ostrácodos herbívoros fuera del sedimento. El gasterópodo *Hidrobia* sp. se encontró asociado exclusivamente a las macroalgas (Fig. 3D). Aunque en la zona sin macroalgas no se encuentra ningún individuo, este grupo puede alimentarse de las

microalgas bentónicas (García de Lomas et al. 2005).

La acumulación de macroalgas en la superficie del sedimento produce un incremento en las poblaciones de copépodos, *Hidrobia* y Ostrácodos, pero especialmente de nematodos. Normalmente la meiofauna en zonas bentónicas intermareales está dominada por los nematodos, constituyendo un porcentaje variable de la comunidad. En nuestra zona de estudio los nematodos constituían del 44 al 72% de la comunidad. La acumulación de macroalgas estimula especialmente el crecimiento de este grupo, incrementando notablemente su densidad en el interior del sedimento. Esto produce un incremento en su dominancia respecto al resto de meiofauna, constituyendo el 90-93% de los individuos. Esta dominancia produce una importante reducción de la diversidad, que pasa de un valor de 1.49 ± 0.11 en la zona control, a un valor de 0.59 ± 0.05 cuando las macroalgas se acumulan en la superficie del sedimento (Fig. 4).

LAS ESPECIES DE CAMARONES

Agradecimientos.

Este trabajo ha sido financiado mediante el proyecto REN2002-01281/MAR y CTM2006-04015 del Ministerio de Educación y Ciencia. S. van Bergeijk fue financiada por una beca Marie Curie (HPMF-CT-2000-00994) de la Comunidad Europea. Agradecemos a la plantilla de ACUINOVA S.A. el soporte técnico y por darnos acceso libre al área de estudio.

Bibliografía

Astill, H.y Lavery, P. S. (2001). The dynamics of unattached benthic macroalgal accumulations in the Swan-Canning estuary. *Hydrological processes*. 15. 2387-2399.

Blackburn, T. H.y Blackburn, N. D. (1993). Rates of microbial processes in sediments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*. 344. 49-58.

Boone, D. R.y Castenholz, R. W. (2001). *Bergey's manual of Systematic Bacteriology. Second Edition. Vol.One: The Archeae and the deeply branching and phototrophic Bacteria*. Springer-Verlag.

Bourrelly, P. (1970). *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. I: Les algues bleues et rouges, les eugléniens, peridiniens et cryptomonadines*. N. B. Cie.

Bourrelly, P. (1981). *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. III: Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, phéophycées, xanthophycées et diatomées*. N. B. Cie.

Cecchereli, V. U., Mistri, M.y Franzoi, P. (1994). Predation impact on the meiobenthic harpacticoid *Canuella perplexa* in a lagoon of the Po River Delta. *Estuaries*. 17. 7-283.

Cohen, Y.y Rosenberg, E. (1989). Photosynthesis in cyanobacterial mats and its relations to the sulfur cycle: a model for microbial sulfur interactions. *Journal*.

Corzo, A., Garcia de Lomas, J., van Bergeijk, S. A., Luzon, A., Mayayo, M. J.y Mata, P. (2005). Carbonate mineralogy along a biogeochemical gradient in recent lacustrine sediments of Gallocanta Lake (Spain). *Geomicrobiology Journal*. 22. 1-16.

Corzo, A.y Niell, F. X. (1992). Inorganic nitrogen metabolism in *Ulva rigida* illuminated with blue light. *Marine Biology*. 112. 223-228.

LAS ESPECIES DE CAMARONES

- Coull, B. C. (1999). Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*. 24.
- De Wit, R., Van Boekel, W. H. M. y Van Gemerden, H. (1988). Growth of the cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes* on sulphide. *FEMS Microbial Ecology*. 53. 203-209.
- Den Hartong, C. (1994). Suffocation of a littoral *Zoostera* bed by *Enteromorpha radiata*. *Aquatic Botany*. 47. 21-28.
- Garcia de Lomas, J., Corzo, A., García, C. y van Bergeijk, S. A. (2005). Microbenthos in a hypersaline tidal lagoon: factors affecting microhabitat, community structure and mass exchange at the sediment-water interface. *Aquatic Microbial Ecology*. 38. 53-69.
- Gee, J. M. (1989). An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Limn. Soc.* 96. 61-243.
- Jørgensen, B. B. (1982). Mineralization of organic matter in thesea bed: the role of sulfate reduction. *Nature*. 296. 643-645.
- Madigan, M. T., Martinko, J. M. y Parker, J. (1997). *Brock Biology of microorganisms*.
- McIntyre, H. L., Geider, R. J. y Miller, D. C. (1996). Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats: I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*. 19. 186-201.
- Middelburg, J. J., Barranguet, C., Boschker, H. T. S., Herman, P. M. J., Moens, T. y Heip, C. H. P. (2000). The fate of intertidal microphytobenthos carbon: an in situ ¹³C-labeling study. *Limnology and Oceanography*. 45. 1224-1234.

REVISTA DE LA SOCIEDAD GADITANA DE HISTORIA NATURAL

Nilsson, C. y Sundbäck, K. (1996). Aminoacid uptake in natural microphytobenthic assemblages studied by microautoradiography. *Hydrobiologia*. 332. 119-129.

Norkko, A. y Bondsdorff, E. (1996). Rapid zoobenthic community responses to accumulation of drifting algae. *Marine Ecology Progress Series*. 131. 143-157.

Peletier, H. (1996). Long-term changes in intertidal estuarine diatom assemblages related to reduced input of organic waste. *Marine Ecology Progress Series*. 137. 265-271.

Revsbech, N. P. (1989). An oxygen microelectrode with a guard cathode. *Limnology and Oceanography*. 34.

Revsbech, N. P., Jørgensen, B. B., Blackburn, T. H. y Cohen, Y. (1983). Microelectrode studies of photosynthesis and O₂, H₂S and pH profiles of a microbial mat. *Limnology and Oceanography*. 28. 1062-1074.

Risgaard-Petersen, N. (2003). Coupled nitrification-denitrification in autotrophic and heterotrophic estuarine sediments: On the influence of benthic microalgae. *Limnology and Oceanography*. 48. 93-105.

Round, F. E., Crawford, R. M. y Mann, D. G. (1990). *Biology & morphology of the genera. The diatoms*. C. U. Press.

Rundle, S. D., Roberson, A. L. y Schmid-Araya, J. M. (2002). *Freshwater meiofauna. Biology and ecology*. B. Publishers.

Stal, L. J. y Moezelaar, R. (1997). Fermentation in cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*. 21. 179-211.

LAS ESPECIES DE CAMARONES

Sundbäck, K., Carlson, L., Nilsson, C., Jönsson, B., Wulff, A. y Odmark, S. (1996). Response of benthic microbial mats to drifting green algal mats. *Aquatic Microbial Ecology*. 10. 195-208.

Sundbäck, K., Jonsson, B., Nilsson, C. y Lindstrom, I. (1990). Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: an experimental study. *Marine Ecology Progress Series*. 24. 167-176.

Tietjen, J. H. (1980). Microbial-meiofaunal interrelationships: a review. *Microbiology*. 1980. 8-335.

Tuchman, N. C., Schollet, M. A., Rier, S. T. y Geddes, P. (2006). Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatom and bacteria under light and dark conditions. *Hydrobiologia*. 561. 167-177.

Underwood, G. J. C. y Kromkamp, J. (1999). Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research*. 29. 93-153.

Valiela, I., McClelland, J., Hauxwell, J., Behr, P. J., Hersh, D. y Foreman, K. (1997). Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*. 42. 1105-1118.

Vonshak, A., Cheung, S. M. y Chen, F. (2000). Mixotrophic growth modifies the response of *Spirulina (arthrospira) platensis* (cyanobacteria) cell to light. *Journal of phycology*. 36. 673-679.

Wetzel, M. A., Weber, A. y Giere, O. (2002). Re-colonization of anoxic/sulfidic sediments by marine nematodes after experimental removal of macroalgal cover. *Marine Biology*. 141. 679-689.

Figuras

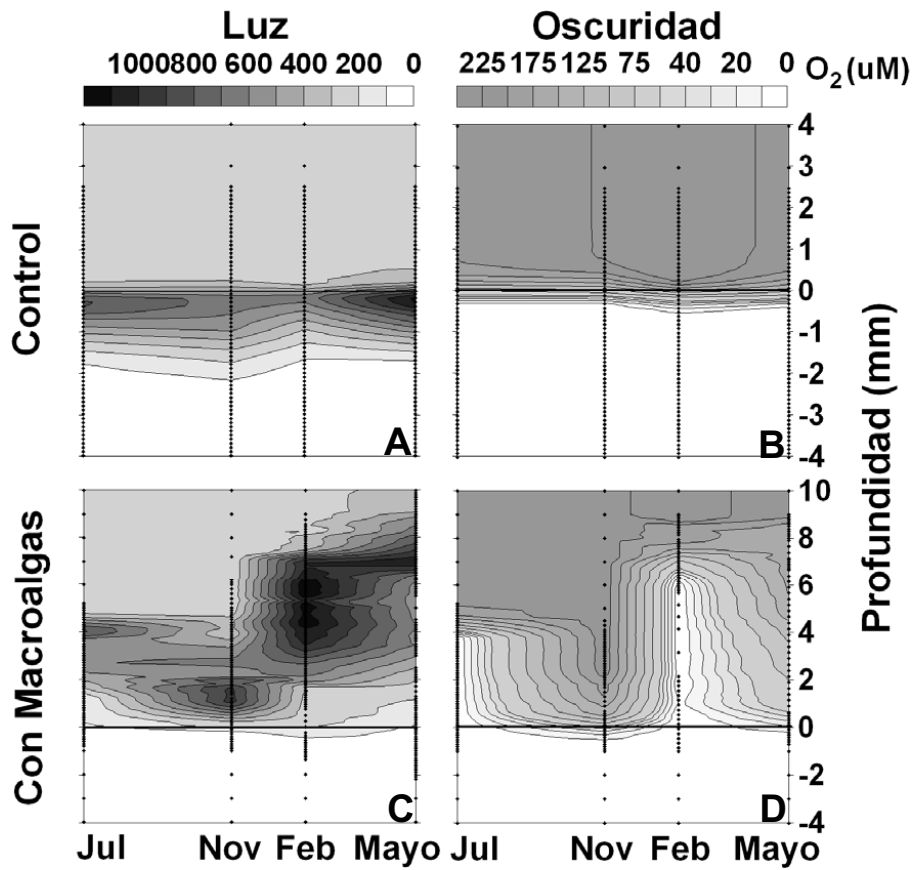


Figura 1. Microperfiles de oxígeno en luz y oscuridad, obtenidos en áreas control (sin macroalgas) y con cobertura de macroalgas. Los puntos en las gráficas representan las medidas reales con los microelectrodos.

LAS ESPECIES DE CAMARONES

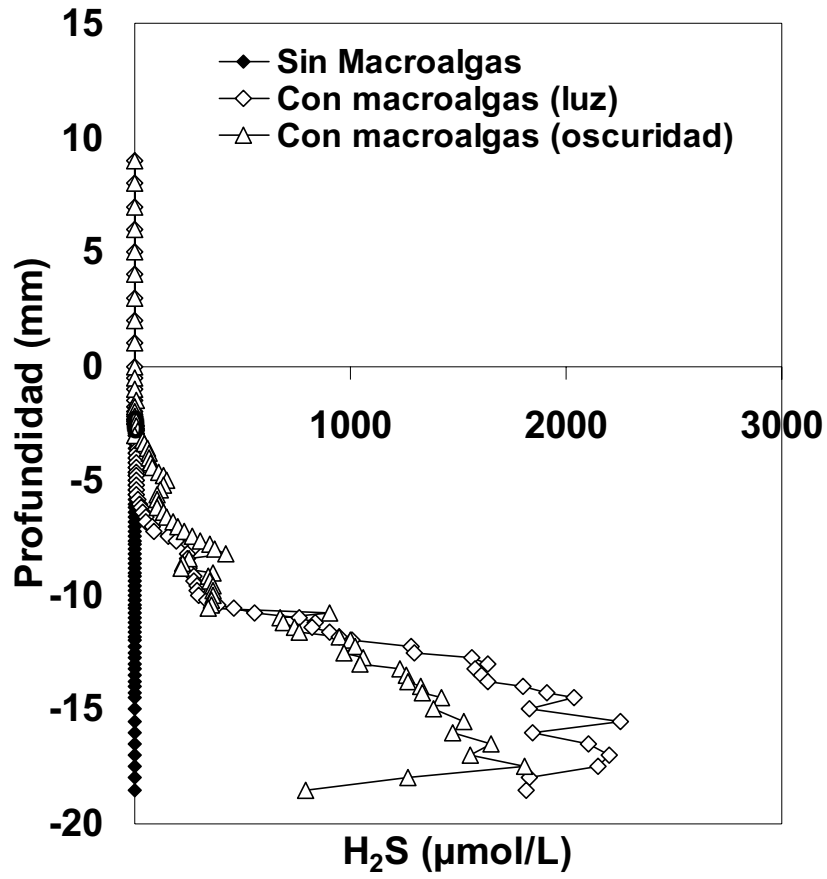


Figura 2. Perfiles representativos de Sulfuro de Hidrógeno (H₂S) en el interior del sedimento de zonas sin cobertura de macroalgas (Control) y con cobertura de macroalgas.

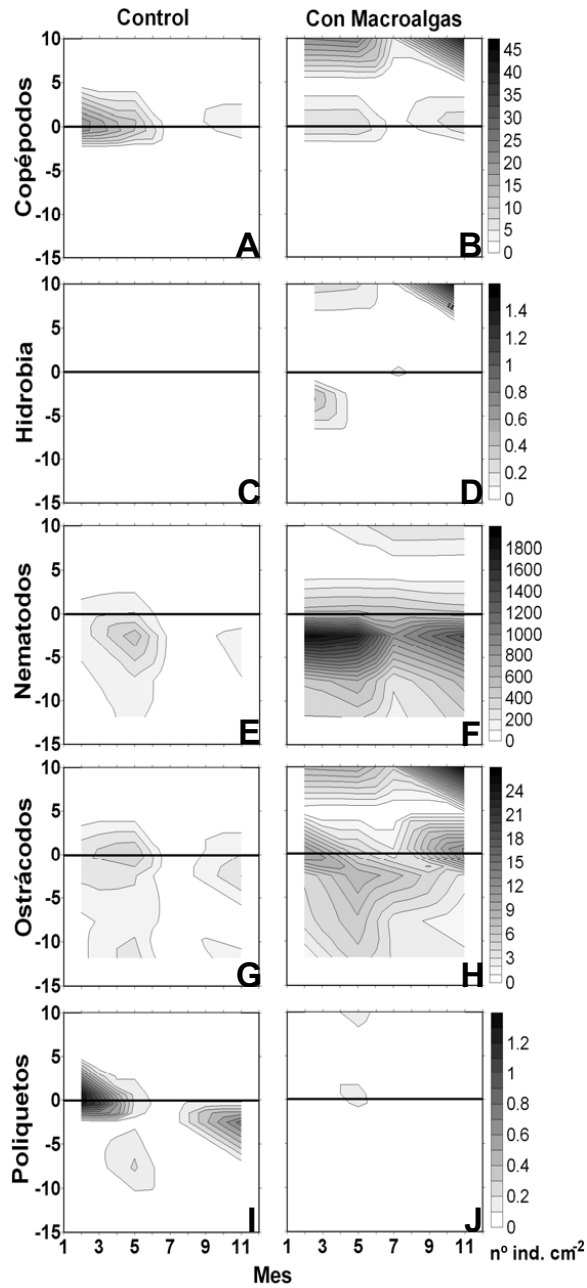


Figura 3. Distribución espacio-temporal de los grupos principales de meiofauna encontrados en áreas sin cobertura de macroalgas (Control) y con cobertura de macroalgas.

LAS ESPECIES DE CAMARONES

Tabla 1. Densidad de células de los principales grupos de microalgas bentónicas, expresado como número de individuos por cm³ y como porcentaje de la comunidad. El índice de diversidad de Shannon se ha empleado para comparar la comunidad biológica de las áreas sin cobertura de macroalgas (control) y con cobertura de macroalgas.

	Control		Con Macroalgas	
	10 ⁶ Cel./cm ³	%	10 ⁶ Cel./cm ³	%
Cianobacterias	1.71	27.02	0.14	56.34
Diatomeas	4.62	72.98	0.08	43.66
Total (10⁶ Cel./cm³)	6.34		0.21	
Diversidad microflora	3.26		2.81	
Diversidad meiofauna	1.49 ± 0.12		0.59 ± 0.05	