

# COMPOSICIÓN ELEMENTAL DE LA SOSA ['SARCOCORNIA PERENNIS' (L) A.J. SCOTT] EN LA MARISMA DEL RÍO PALMONES

*Laura Palomo Ríos / María Carrasco Sierra / Ricardo Figueroa / Antonio Avilés Benítez  
Sonia Moreno Corrales / Miguel Lara / F. Xavier Niell Castanera*

Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga

## RESUMEN

El estuario del río Palmones representa un modelo de cuenca mediterránea pequeña y poco profunda, donde el estado trófico del sistema y la dinámica de los nutrientes han sido estudiados durante años. La marisma que se extiende alrededor del estuario supone una pieza clave dentro de todo el conjunto, ya que su extensión y desarrollo permiten considerarla como un bioacumulador natural de nutrientes. Las plantas constituyentes de la marisma del río Palmones son distintas especies del orden Chenopodiaceae y se distribuyen atendiendo a las diferentes características físico-químicas del sedimento. *Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott, *Sarcocornia fruticosa* (L.) A.J. Scott y *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris son las especies predominantes. Los estudios de biomasa y del contenido en nutrientes de las plantas dominantes (*S. perennis*), y su variación estacional, suponen el primer paso para la comprensión del funcionamiento de la marisma.

**Palabras clave:** río Palmones, marisma, *Sarcocornia*.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de los sistemas litorales está ampliamente desarrollado en la literatura científica. Esto se hace imprescindible desde que estos sistemas están fuertemente explotados y son susceptibles a cambios importantes, tanto de origen natural como antropogénico. Dentro de los sistemas costeros, los estuarios poseen un interés acentuado, al ser un punto de convergencia entre las masas de agua continentales y oceánicas.

En el área del Campo de Gibraltar existe un punto de referencia esencial dentro de la literatura científica: el estuario del río Palmones. Este estuario representa un modelo ideal de cuenca mediterránea, pequeña y poco profunda, sometida a un

fuerte proceso de eutrofización. Está extensamente documentado desde 1977, fecha en la que se iniciaron los primeros estudios científicos en la zona. Desde entonces, los aspectos abordados han sido muy diversos, pasando por el estudio de especies vegetales (e.g.: Pérez-Llorens & Niell, 1990), por la dinámica de nutrientes en el sedimento y el agua (e.g.: Clavero *et al.*, 1993; 1998), e incluso por el efecto de los cambios climáticos y de la gestión del agua en la zona (Clavero *et al.*, 1999).

Bordeando toda el área del estuario y recorrida por multitud de canales internos sometidos a la influencia mareal, se extiende una amplia zona que constituye la marisma del río Palmones. Ésta cobra una importancia tardía en el estudio de la zona, similar al que han sufrido, en general, este tipo de sistemas en la literatura científica. Los primeros estudios en los que se reconoce el valor ecológico y biológico de las marismas se remontan tan sólo a la década de los sesenta, tanto en Europa (Chapman, 1960), como en EEUU (Odum., 1961). Desde entonces, éstas han pasado de ser consideradas como humedales de poco provecho y escaso valor ecológico, a reconocerse como una pieza esencial en el mantenimiento de los sistemas costeros, siendo cada vez mayor el esfuerzo invertido en su conservación y restauración (Brix, 1994; Callaway *et al.*, 1997; Kwak & Zedler, 1997; Costa *et al.*, 2001).

Las investigaciones desarrolladas durante estos últimos años sitúan a estos ecosistemas entre los más productivos del mundo (Long & Mason, 1983; Adam, 1990). Y al ser sistemas de transición entre el medio marino y el terrestre, podría decirse que actúan como amortiguadores dinámicos en la frontera entre la tierra y el mar (Boorman, 1999). Por un lado, las marismas son consideradas como una fuente de materia orgánica y nutrientes que son exportados hacia las áreas costeras adyacentes (Teal, 1962; Nixon, 1980; Lefevre & Dame, 1994) según la hipótesis del *outwelling* propuesta por Odum (1961, 1968, 1980). En el sentido contrario, también son numerosos los estudios que apuntan a un papel de sumidero (Vegter, 1975; Woodwell *et al.*, 1977; Dankers *et al.*, 1984; Wolff *et al.*, 1989), así como de filtro de diversas sustancias (Vernberg, 1993). De cualquier modo, está claramente aceptado que la transformación de energía y nutrientes que tiene lugar en la marisma juega un papel de gran importancia en la vida del litoral adyacente, principalmente en el estuario (Mitsch and Gosselink, 1986; Pomeroy *et al.*, 1987).

El objetivo principal que se plantea en este trabajo es una caracterización general a nivel trófico de la marisma, tanto de la vegetación predominante como del sedimento.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

La marisma del río Palmones (figura 1) está situada en la bahía de Algeciras, en el término municipal de Los Barrios (Cádiz). Ocupa un área aproximada de 100 hectáreas alrededor del estuario, el cual está sometido a un vaciado diario con régimen lento y casi total en mareas vivas. El sedimento está formado por materiales limosos, pertenecientes a las formaciones post-orogénicas del cuaternario. La salinidad varía a lo largo del año dependiendo del grado de humedad del sedimento, alcanzándose valores  $70,2 \pm 9,9$  en los meses de verano, cuando es mayor la desecación.

Las especies vegetales que dominan la marisma son *Sarcocornia pernnis* (Miller) A.J. Scott, *Sarcocornia fruticosum* (L) A.J. Scott y *Arthrocnemum macrostachyum* (Moris) Moris, pertenecientes al orden Chenopodiaceae. Son arbustos muy ramificados, con los tallos leñosos en la parte basal y carnoso-articulados en el resto y con las hojas reducidas a escamillas soldadas por la base en el ápice de cada artejo del tallo.

De las tres, *S. pernnis* subsp. *alpini* (Lag.) Castroviejo es la especie más abundante en el área de la marisma en la que se ha centrado este estudio, por lo que los análisis se han llevado a cabo sobre esta planta.

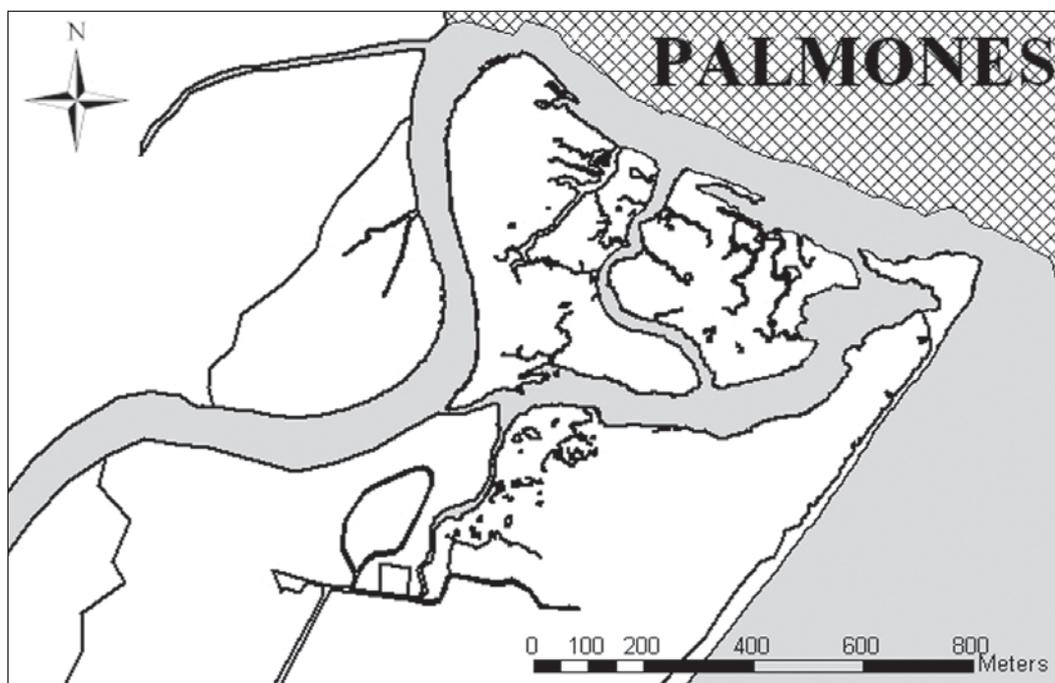


Figura 1. Esquema de la marisma del río Palmones.

### Análisis de las plantas

Las muestras fueron tomadas dentro de un área seleccionada en la marisma como representativa de todo el sistema y, dentro de ésta, en una pradera constituida predominantemente por *S. perennis alpini*. Para la biomasa aérea se tiraron al azar tres cuadrados de  $0,09\text{m}^2$ , se cortó el material atrapado dentro de los mismos y se transportó al laboratorio en bolsas. Las muestras fueron limpiadas y separadas en: tallos suculentos verdes, tallos en estado senescente y tallos leñosos.

Dentro de los mismos cuadrantes se tomaron las muestras de biomasa aérea, fueron insertados en el sedimento dos cilindros de PVC, de 5cm de diámetro y 15cm de longitud; uno fue empleado para medir la biomasa subaérea y el otro para realizar los análisis del sedimento. Para cuantificar la biomasa radicular, se tomaron los 12cm superficiales de sedimento y se lavaron con agua sobre un tamiz de 0,5mm de luz, hasta dejar las raíces libres de cualquier resto de sedimento.

Una vez separadas y limpias las cuatro partes diferenciadas en la planta, éstas fueron secadas durante 48 h. en una estufa a  $60^{\circ}\text{C}$ , siendo pesada posteriormente en una balanza.

Para el análisis de los nutrientes se tomaron tres submuestras de tallos verdes, leñosos y senescentes y de las raíces de cada uno de los tres puntos, que fueron homogeneizadas mediante trituración con nitrógeno líquido. Los análisis de C, N y S total fueron realizados a partir de estas muestras en un autoanalizador Perking Elmer 2400C. Para el análisis de P, las muestras fueron digeridas con una mezcla de ácidos nítrico y perclórico, y el fosfato se midió posteriormente en un Technicon AAII, utilizando el método del verde malaquita (Fernández *et al.*, 1985).

Todos los datos que se presentan son medias anuales de una serie de muestreos realizados bimensualmente.

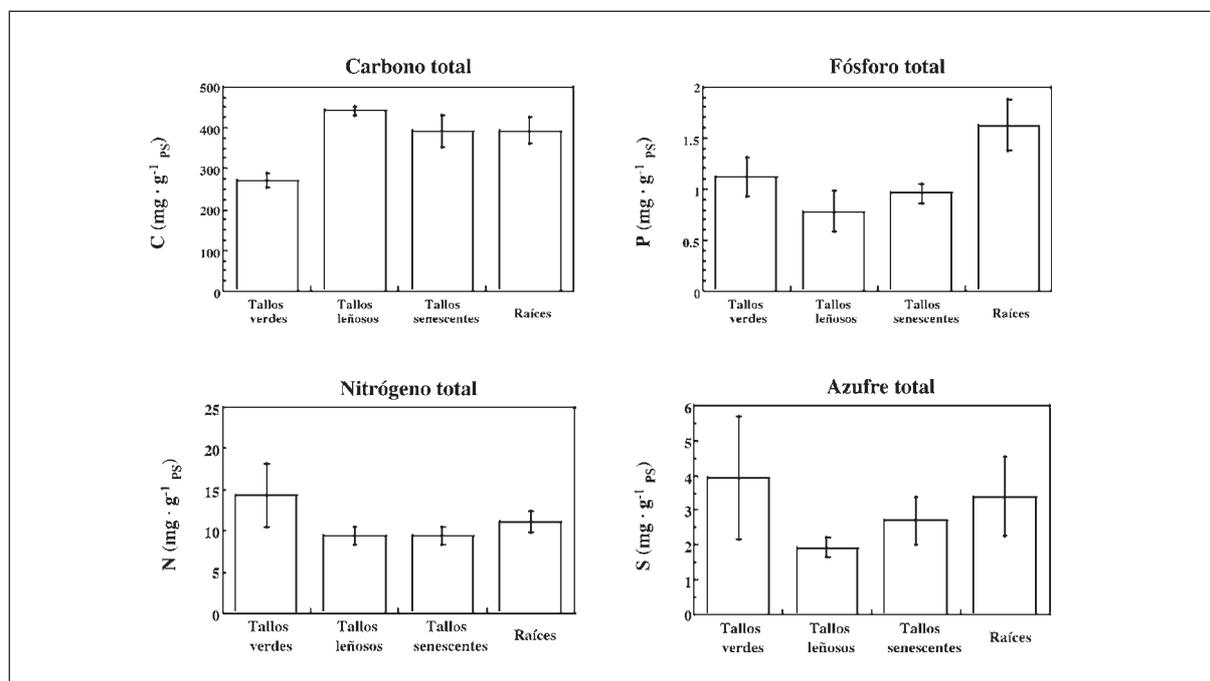


Figura 2. Contenido total de C, N, P y S ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ) en las distintas partes de la planta *Sarcocornia perennis alpini*.

### Análisis del sedimento

Las muestras de sedimento fueron tomadas al mismo tiempo que las muestras de plantas, mediante cilindros de PVC. Se metieron en bolsas y se transportaron en frío para garantizar su conservación. Una vez en el laboratorio se separaron los 12cm superficiales y se secaron en una estufa a 60°C durante 48 h. De cada muestra inicial fueron tomadas dos submuestras que se trituraron mediante un mortero de ágata y se homogeneizaron hasta tener un tamaño de grano inferior a 125 micras de diámetro. Cada una de ellas fue analizada para C, N, S, P y contenido en materia orgánica (% MO). Los análisis de C, N y S se realizaron en un autoanalizador Perking Elmer 2400C. Para el P total las muestras fueron combustionadas a 450°C durante una hora y posteriormente digeridas con HCl 3.5 N durante 16 horas a temperatura ambiente; el fosfato liberado fue medido después mediante el método del verde malaquita, en un Technicon AAI.

La proporción de materia orgánica fue estimada midiendo las pérdidas de peso del sedimento por ignición a 550°C, durante tres horas. La MO fue expresada como el porcentaje de pérdida de peso por la ignición, frente al peso seco total.

### RESULTADOS

En la figura 2 se presentan las concentraciones medias anuales de carbono, nitrógeno, azufre y fósforo total que presentan las distintas partes de la planta *S. perennis alpini*. Las concentraciones de C oscilan entre los  $270 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$  de los tallos verdes de la planta y los  $440 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$  de los tallos leñosos. Éstos presentan, por el contrario las concentraciones más bajas de N ( $9,3 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ), S ( $1,9 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ) y P ( $0,78 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ). Es en los tallos fotosintéticamente activos en los que aparecen las mayores concentraciones de N ( $14,2 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ) y S ( $3,9 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ), mientras que las de P se encuentran en las raíces ( $1,62 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$ ).

En los sedimentos de marisma asociados a estas plantas las concentraciones de C y N quedan muy por debajo de los tejidos vegetales:  $60,2\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$  de C y  $4,8\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{PS}}$  de N; sin embargo el contenido de S y P se mantienen dentro de los mismos órdenes de magnitud (Tabla 1). La materia orgánica en el sedimento presenta un valor medio anual de  $21,3 \pm 1,3\%$ .

En cuanto a la relación existente entre los nutrientes principales (figura 3), se observan marcadas diferencias entre los distintas partes de *S. perennis*, siendo de particular interés la variación que presentan las diferentes formas que adquieren los tallos de la planta. Los tallos leñosos presentan los valores más altos de C:N ( $56 \pm 8$ ) y C:P ( $1549 \pm 378$ ), que contrastan con los tallos verdes, diferenciados como tejidos fotosintéticos, con valores de C:N de  $23 \pm 5$  y de C:P de  $649 \pm 141$ . Las raíces poseen un valor intermedio de C:N ( $41 \pm 3$ ) y de C:P ( $668 \pm 105$ ). Respecto a la relación entre N y P, son los tallos verdes los que presentan el valor más elevado ( $29 \pm 11$ ), disminuye en los tallos leñosos y en los que muestran un estado senescente, apareciendo en las raíces los valores más pequeños ( $16 \pm 3$ ).

En el sedimento los valores que presentan estos cocientes son en los tres casos inferiores a los que aparecen en las distintas partes de la planta,  $14,5 \pm 1$  de C:N,  $180 \pm 40$  de C:P y  $12,1 \pm 1,9$  de N:P.

En la figura 4 se muestran los valores medios anuales de biomasa, en peso seco, que presenta *Sarcocornia perennis alpini* en la marisma del río Palmones, diferenciándose como hasta ahora entre tallos verdes ( $938 \pm 251\text{g}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ), tallos leñosos ( $1885 \pm 578\text{g}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ), tallos senescentes ( $362 \pm 110\text{g}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ) y raíces en los 12 cm superficiales de sedimento ( $2421 \pm 606\text{g}_{\text{PS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

## DISCUSIÓN

Las marismas son consideradas al mismo tiempo fuentes y sumideros de nutrientes y materia orgánica (Boorman, 1999). Son sistemas muy productivos, por eso se generan grandes cantidades de materia orgánica; una gran parte de ésta permanece en el sistema, en las plantas retenida como biomasa vegetal o en el sedimento, mientras que otra parte es exportada hacia las aguas costeras colindantes, contribuyendo así al soporte de la producción primaria.

En la marisma del río Palmones, *S. perennis*, la especie más abundante, presenta valores medios de biomasa de más de 5kg por metro cuadrado, en peso seco, de los cuales el 57% (más de  $3\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$ ) corresponde a la parte aérea y el 43% restante al sistema radicular. Este valor se duplica si hablamos del peso húmedo, ya que en los tallos suculentos es frecuente encontrar un contenido en agua superior al 80%.

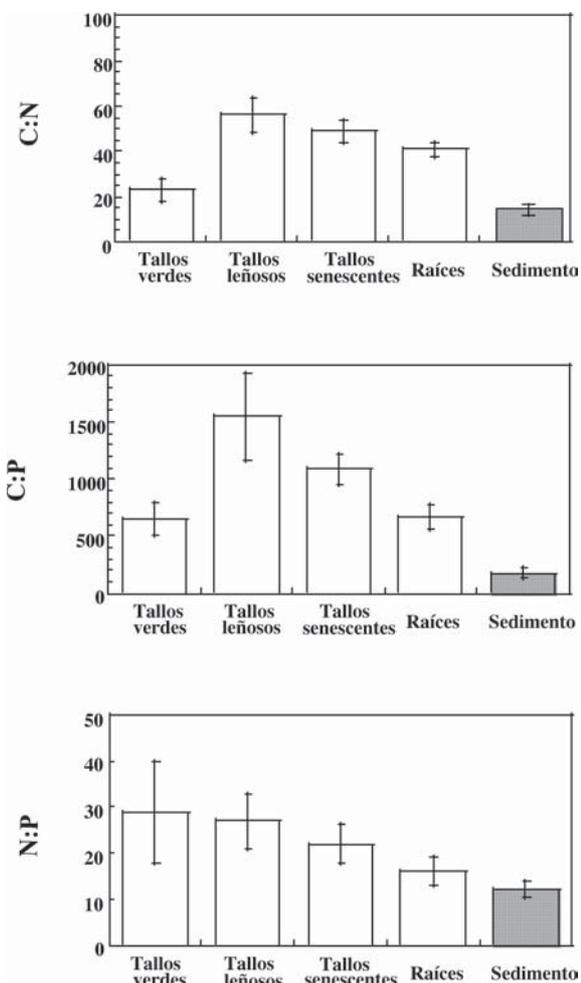


Figura 3. Relaciones entre C:N, C:P y N:P, en las distintas partes de la planta *Sarcocornia perennis alpini* y en los 12cm superficiales del sedimento.

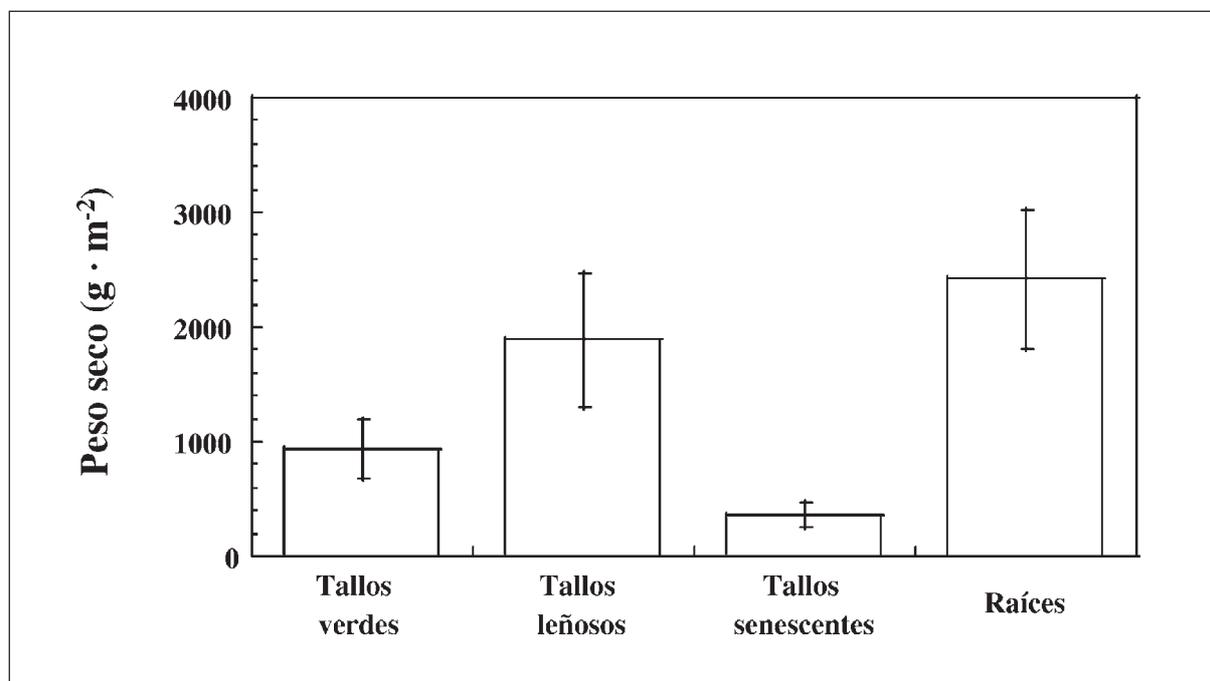


Figura 4. Biomasa de las distintas partes de la planta, en  $g_{ps} \cdot m^{-2}$  (la biomasa de raíces está referida a los 12cm superficiales de sedimento).

En plantas halófitas es común encontrar valores de biomasa radicular muy elevados, incluso superiores a los de biomasa aérea (Gross *et al.*, 1991; Caçador *et al.*, 1999), siendo considerado este hecho como un mecanismo de adaptación de estas especies a las condiciones de estrés de los suelos salinos (Lana *et al.*, 1991). En cualquier caso, el interés hacia la biomasa radicular está disminuido en la literatura, al asumirse que la biomasa aérea es la más susceptible de ser exportada (Groenendijk & Vink-Lieavaart, 1987). Al comparar la marisma de Palmones con otras áreas dominadas por la misma especie, por ejemplo, el estuario de Mira, en Portugal, encontramos gran similitud en la biomasa aérea:  $2,5kg_{ps} \cdot m^{-2}$  de *S. perennis* (Costa *et al.*, 2001), manteniéndose este valor medio bastante estable durante todo el año. Estos datos, sin embargo, difieren con los encontrados en marismas de otro tipo: Bouchard & Lefeuvre (2000), por ejemplo, presentan para la bahía del Mont Saint-Michel, en Francia, valores de  $0,48kg_{ps} \cdot m^{-2}$  en áreas dominadas por la especie *Spartina marítima*, entre  $0,1$  y  $0,3kg_{ps} \cdot m^{-2}$  en zonas con *Puccinellia marítima* y de  $1-2kg_{ps} \cdot m^{-2}$  con *Atriplex portulacoides*. La posición geográfica, la elevación del sedimento, el periodo de inundación por la marea, la salinidad o la concentración de oxígeno en la rizosfera son factores determinantes que condicionan tanto la composición vegetal de la marisma (Adam, 1990), como la producción de biomasa en la misma (Lana *et al.*, 1991).

Los ejemplos mencionados ponen de manifiesto que la de Palmones posee un gran potencial para actuar como reservorio de nutrientes: considerando únicamente la parte aérea se obtienen unos promedios anuales de  $1,2kg \cdot m^{-2}$  de C,  $35g \cdot m^{-2}$  de N,  $9g \cdot m^{-2}$  de S y  $3g \cdot m^{-2}$  de P.

La biomasa total de C, de  $2,1kg \cdot m^{-2}$ , también puede compararse con algunos valores a nivel general que aporta Margalef (1995) para distintos tipos de comunidades, evidenciándose de nuevo la alta productividad de la marisma:  $0,1-0,5kg \cdot m^{-2}$  en estepas y praderas,  $0,15-0,7kg \cdot m^{-2}$  en terrenos de pastos,  $1,1kg \cdot m^{-2}$  en las sabanas y hasta  $1-8kg \cdot m^{-2}$  en bosques de coníferas.

	(mg · g <sup>-1</sup> <sub>ps</sub> )	±
C total	60'23	5'58
N total	4'82	0'58
P total	0'920	0'248
S total	3'09	0'23

**Tabla 1.** Valores anuales medios y desviaciones típicas del contenido en C, N, P y S en los 12 cm superficiales de sedimento (mg · g<sup>-1</sup><sub>ps</sub>).

Un 11% de la parte aérea (6% del total) corresponde a la biomasa muerta de la planta que permanece formando parte de ésta. Este compartimento tan particular diferenciado en la marisma está reconocido en la literatura (Newell *et al.*, 1985); los tallos senescentes que lo constituyen han sido anteriormente tallos suculentos, activos fotosintéticamente, y de sus características físico-químicas dependerá la calidad y la degradabilidad de la materia orgánica exportada por la vegetación. Pocos estudios han sido publicados en torno a los procesos de descomposición que tienen lugar en el ambiente aéreo, sin embargo Buth & Voeselek (1987) demuestran para *Spartina* y *Limonium*, que las partes muertas de estas halófitas no necesitan caer sobre la superficie del sedimento para que tenga lugar una degradación sustancial. Los resultados obtenidos en este trabajo apuntan a que en el caso de *S. perennis*, la degradación de la planta comienza ya en este compartimento; disminuyen los contenidos totales de N, P y S, respecto a los tallos verdes y el contenido en C se ve incrementado respecto a éstos; aún así los cocientes C:N y C:P son bastante superiores a los de los tallos suculentos. El contenido en lignina (Buth & Voeselek, 1987) parece ser el factor que limita la descomposición de la materia orgánica en la planta, al ser muy resistente a los ataques enzimáticos y precisar de mayor grado de humedad (Meentemeyer, 1978). La degradación continúa pues en el sedimento, donde el contenido en materia orgánica hallado es del 21,3 ± 1,3%, y donde las relaciones entre C, N y P son diferentemente significativas a las de los tallos senescentes. Teniendo en cuenta que en el sedimento se están incluyendo formas inorgánicas de origen diferente, la proporción entre C y N alcanza un valor de 14,5, lo que indica que se ha continuado la mineralización de los grandes compuestos constituidos por esqueletos carbonados.

En conclusión, puede afirmarse que la marisma del río Palmones es un sistema de gran interés, ya que por sus características a niveles tróficos y de producción, puede estar teniendo repercusiones de importancia sobre la región litoral de la bahía de Algeciras.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ADAM, P. 1990. *Saltmarsh Ecology*. The University Press. Cambridge. pp.
- BOORMAN, L. A. 1999. "Salt marshes-present functioning and future change". *Mangroves and Salt Marshes*, 3. 227-241.
- BOUCHARD, V. & Lefeuvre, J.C. 2000. "Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh: carbon and nitrogen budgets". *Aquatic Botany*, 67. 23-42.
- BRIX, H. 1994. "Functions of macrophytes in constructed wetlands". *Water Sci. Tech.*, 29, IV. 71-78.
- BUTH, G.J.C. & Voeselek L.A.C.J. 1987. *Vegetation between land and sea*. A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Bloom and J. Rozema (eds). Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht/Boston/Lancaster.
- BUTH, G.J.C. & Voeselek L.A.C.J. 1987. *Vegetation between land and sea*. A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Bloom and J. Rozema (eds). Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht/Boston/Lancaster.
- CAÇADOR, I., Mascarenhas, I. and Mascarenhas, P. 1999. "Biomass of *Spartina maritime*, *Halimione portulacoides* and *Arthrocnemum fruticosum* in Tagus Estuary salt marshes". *Halophyte uses in different climates*, I. 33-41.
- CALLAWAY, J.C., Zedler, J.B. & Ross, D.L. 1997. "Using tidal salt marsh mesocosm to aid wetland restoration". *Restor. Ecol.*, 5. 135-146.
- CHAPMAN, V.J. 1960. *Salt marshes and Salt Deserts of the World*. Hill, London. pp.
- CLAVERO, V., Fernández, J.A. & Niell, F.X. 1993. "Bioturbation by *Nereis* sp. And its effects on the phosphate flux across the sediment water interface in Palmones River Estuary". *Hydrobiologia*, 235. 387-392.
- CLAVERO, V., Fernández, J.A. & Niell, F.X. 1998. "Influence of bacterial density on the exchange of phosphate between sediment and overlying water". *Hydrobiologia*.
- CLAVERO, V., Izquierdo, J.J., Palomo, L., Fernández, J.A. & Niell, F.X. 1999. "Water management and climate changes increases the phosphorus accumulation in the small shallow estuary of Palmones River (Southern Spain)". *Science of the Total Environment*, 228. 193-202.

- COSTA, M.J., Catarino, F. & Bettencourt, A. 2001. "The role of salt marshes in the Mira estuary (Portugal)". *Wetlands Ecology and Management*, 9. 121-134.
- DANKERS, N., Binsbengen, K., Zegers, Laane, R. and Van der Loeff, M.R. 1984. "Transportation of water, particulate and dissolved organic and inorganic matter between a salt marsh and the Ems-Dollard estuary, the Netherlands". *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 19. 143-165.
- FERNÁNDEZ, J.A., Niell, F.X. & Lucena, J. 1985. "A rapid and sensitive automated determination of phosphate in natural waters". *Limnol. Oceanogr.*, 30. 227-230.
- Groenendijk, A.M. & Vink-Lieavaart, M.A. 1987. "Primary production and biomass on a Dutch salt marsh: emphasis on the belowground component". *Vegetatio.*, 70. 21-27.
- GROSS, M.F., Hardisky, M.A., Wolf, P.L. & Klemas, V. 1991. "Relationship between aboveground and belowground biomass of *Spartina alterniflora* (smooth cordgrass)". *Estuaries*, 14. 180-191.
- KWAK, T.J. & Zedler, J.B. 1997. "Foodweb analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes". *Oecología*, 271. 129-139
- LANA, P.C., Guiss, C. & Disaró, S.T. 1991. "Seasonal variation of biomass and production dynamics for above and belowground components of a *Spartina alterniflora* marsh in the euhaline sector of Paraguán Bay (SE Brazil)". *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 32. 223-241.
- LEFEUVRE, J.C. and Dame, R.F. 1994. *Comparative studies of salt marsh processes on the New and Old Worlds: an introduction*. Pp. 169-179. In: Mitsch, W.J. (ed.). *Global Wetlands: Old World and New*. Elsevier, Amsterdam. pp.
- LONG, S.P. & Mason, C.F. 1983. *Saltmarsh Ecology*. Glasgow, Blackie. Pp.
- MARGALEF, R. 1995. *Ecología*. Ediciones Omega S.A. Barcelona. pp.
- MEENTEMEYER, V. 1978. "Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates". *Ecology*, 59. 465-472.
- MITSCH, W.J. and Gosselink, J.G. 1986. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold. New York. Pp.
- NEWELL, S.Y., Fallon, R.D., Cal Rodríguez, R.M. & Groene, L.C. 1985. "Influence of rain, tidal wetting and relative humidity on release of carbon dioxide by standing-dead salt-marsh plants". *Oecologia*, 68. 73-79.
- NIXON, S.W. 1980. *Between coastan marshes and coastal waters. Twenty years of research of salt marshes*. In: Hamilton, P. and Macdonald, K.B. (eds). *Estuarine and wetland processes with emphasis on modelling*. Plenum Press, New York. Pp..
- ODUM, E.P. 1961. "The role of tidal marshes in estuarine production". *New York State Conservation*, 16. 12-15.
- ODUM, E.P. 1968. "Energy flow in ecosystems: a historical review". *American Zoologist*, 8. 11-18.
- ODUM, E.P. 1980. *The status of three ecosystems level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling and detritus-based food chains*. In: Kennedy, V.S. (ed.), *Estuarine Perspectives*. Plenum, New York.
- PÉREZ-LLORENS, J.L. & Niell, F.X. 1990. "Seasonal dynamics of biomass and content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* from Palmones river estuary". *Aquatic Botany*, 46. 53-64.
- POMEROY, L.R., Sentón, L.R., Jones, R.D. and Reimold, R.J. 1987. *Nutrient Flux in Estuaries*. In: Likens, G.E. (ed), *Nutrients and Eutrophication*. American Society of Limnology and Oceanography, Special Symposium. Allen Press, Lawrence, K.S. pp.
- TEAK, J. M. 1962. "Energy flow in the salt marsh ecosystem in Georgia". *Ecology*, 43. 614-624.
- VEGTER, F. 1975. "Phytoplankton production in the Grevelingen estuary in relation to nutrient cycles". 10<sup>th</sup> European Symposium on Marine Biology. Ostende.
- VERNVERG, F. J. 1993. "Salt marsh processes: a review". *Environmental Toxicology and Chemistry*, 12. 2167-2195.
- WOLF, W. J., van Eeden, M.J. and Lammens, E. 1989. "Primary production and import of particulate organic matter on a salt marsh in The Netherlands". *Netherlands Journal of Sea Research*, 13. 242-255.
- WOODWELL, G. M., Whitney, D.E., May, C.A.S. and Hourghton, R.A. 1977. "The Flax Pond ecosystem study: exchanges of carbon in water between a salt marsh and Long Island Sound". *Limnology and Oceanography*, 22. 833-838.

Estudio financiado por los Proyectos AMB99-1088 y REN2002-00340/MAR del Ministerio de Ciencia y Tecnología.