

EL MUNDO MICROSCÓPICO DEL SEDIMENTO DEL ESTUARIO DEL RÍO PALMONES

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

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

RESUMEN

El estuario del río Palmones, localizado en la bahía de Algeciras, ha sido objeto de estudio desde finales de la década de los setenta hasta la actualidad. Uno de los nuevos aspectos caracterizados en este enclave costero son los tapetes microbianos, los cuales se definen como acumulaciones macroscópicas de microorganismos, coherentes, formando estructuras laminadas de alto contenido orgánico sobre superficies sólidas y sedimentos. En su superficie suelen predominar diversas especies de cianobacterias, entre las que destacan *Microcoleus chthonoplastes* (Mert.) Thuret y *Lyngbya aestuarii* (Mertens) Liebman, las cuales cubren el sedimento de la zona de marisma del estuario del río Palmones, formando una especie de «tapiz» bajo las praderas de *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris, *Sarcocornia fruticosa* (L.) A. J. Scott y *S. perennis* (Miller) A. J. Scott.

Estos singulares ecosistemas constituyen un interesante modelo de estudio, tanto por la alta riqueza microbiana que presentan como por su importancia en la producción primaria y el ciclo de los nutrientes en los medios de aguas someras.

Palabras clave: Río Palmones; tapetes microbianos; *M. chthonoplastes*; *L. aestuarii*.

1. INTRODUCCIÓN

Desde finales de la década de los setenta hasta la actualidad, numerosos han sido los aspectos estudiados sobre la ecología del estuario del río Palmones; principalmente, la caracterización del ciclo de los nutrientes de este entorno costero, así como de la biota que en él habita. Para mejorar los conocimientos sobre características generales de este ecosistema, es necesario el análisis estructural y funcional de sus comunidades microbianas. No obstante, son escasos los trabajos realizados en el campo microscópico, habiéndose abordado únicamente el papel mineralizador que dichas comunidades desempeñan en el sedimento (Clavero *et al.*, 1997a; 1999a).

Uno de los ecosistemas de mayor interés en el ámbito de la ecología microbiana, son los tapetes microbianos; estos se definen como "acumulaciones macroscópicas de microorganismos, coherentes (Pierson, 1992), formando estructuras laminadas de alto contenido orgánico sobre superficies sólidas y sedimentos (Wiggli *et al.*, 1999)". Aquellos dominados por cianobacterias filamentosas (Fenchel *et al.*, 1998) fueron descritos por primera vez a mediados del siglo XIX (Orsted, 1842), aunque su nombre no les fue asignado hasta años más tarde por Schultz (1937).

Los tapetes microbianos suelen presentar una estratificación en capas de diferente color, la cual refleja la zonación de los procesos fototróficos predominantes (Fenchel *et al.*, 1998). Dicha zonación viene determinada por los gradientes fisicoquímicos que las mismas bacterias y procesos bacterianos generan (Jørgensen *et al.*, 1983). Los principales componente de estas comunidades microbianas son las cianobacterias bénticas, junto con diversas comunidades de microorganismos quimiorganotróficos, cuya alta actividad respiratoria genera condiciones anóxicas unos milímetros por debajo de la banda de fotosíntesis oxigénica (Revsbech *et al.*, 1983).

Hoy en día, los tapetes microbianos se distribuyen en un restringido rango de hábitats, tales como sistemas hipersalinos y costas marinas (Bauld, 1984; Van Gemerden *et al.*, 1989), fuentes termales (Castenholz, 1984; Jørgensen & Nelson, 1988) y lagos alcalinos (Brock, 1978). Todos ellos son medios extremos, en los que la escasa actividad eucariota (como el ramoneo o la bioturbación), permite su desarrollo. Otro de los factores que limitan su distribución, es el suministro de energía química. Según Cohen (1989), únicamente se localizan en las proximidades de microambientes ricos en sulfhídrico.

Estas comunidades se han convertido, en las últimas décadas, en un interesante modelo de estudio, tanto por la alta riqueza microbiana que presentan a escala local (Nübel *et al.*, 1999), como por su importancia en la producción primaria y el ciclo de los nutrientes en los medios de aguas someras (Colijn & De Jonge, 1984; Duarte & Cebrian, 1996). A estas razones, cabe añadir su analogía con los estromatolitos, estructuras sedimentarias que tienen su origen en tapices microbianos de cianobacterias del Precámbrico (Grotzinger & Rothman, 1996).

El objetivo de este estudio fue analizar las comunidades microbianas que dominan el estuario del río Palmones desde un punto de vista estructural y funcional, así como conocer el papel que estas desempeñan en su hábitat.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El estuario del río Palmones se encuentra localizado en la bahía de Algeciras (36° 10' 17" N, 5° 26' 28" W), entre las pedanías de Palmones (Los Barrios) y Algeciras. Se trata de un río de longitud y tamaño de cuenca pequeños (302km²), con un régimen pluviométrico de gran variabilidad interanual, con precipitaciones que fluctuaron entre 400mm.m⁻² en el año 1994 y 2249mm.m⁻² en 1996. El estuario tiene una longitud aproximada de 5,6 km, una anchura media de 75m y una profundidad que oscila entre 1,5 y 2 m en marea baja. Se trata de un estuario bien mezclado (Clavero *et al.*, 1997b), sometido a vaciado

diario con régimen lento y casi total con mareas vivas. El agua es de tipo 9 según la clasificación de Jerlov (1976), con salinidad que varía, salvo excepciones singulares, entre 29 y 35.

2.2. Periodo de muestreo y caracterización de las estaciones

Los tapetes microbianos fueron recolectados en octubre del 2002 en cuatro puntos del estuario del río Palmones. Las muestras fueron tomadas con la ayuda de cilindros de PVC de 85mm de diámetro interno y posteriormente guardadas en bolsas Ziploc herméticamente cerradas y trasladados en neveras de plástico, manteniendo siempre la posición horizontal de los mismos con el objeto de mantener intacta la estructura del sedimento.

Las cuatro estaciones de muestreo están localizadas en la zona de marisma del estuario del río Palmones (figura 1); la primera de ellas (E1) en el interior de una laguna de carácter temporal y el resto (E2, E3 y E4) en zonas cubiertas por la vegetación de marisma.

En todas ellas se determinó la irradiancia incidente mediante un sensor cuántico esférico (193 SB, Licor, Nebraska, USA) conectado a un radiómetro (Licor-1000). La caracterización de cada punto de muestreo se completó con la estimación de distintas variables. En el agua intersticial, obtenida tras centrifugar durante 15 minutos el sedimento de cada una de las estaciones a 4000 r.p.m., se midió la salinidad y el pH. La estimación del contenido en materia orgánica de la zona fótica de los tapetes microbianos se realizó a partir de las pérdidas por ignición a 550°C durante tres horas. La materia orgánica se expresó como el porcentaje de pérdida de peso por la ignición frente al peso seco total. Por último, se estimó el porcentaje en humedad tras mantener las muestras 24 horas en la estufa a 60°C.

2.3. Análisis estructural de las comunidades microbianas: caracterización macroscópica y microscópica

Los cortes verticales del material recolectado fueron directamente fotografiados en el campo con una cámara digital para observar la zonación de las comunidades microbianas. Para el análisis microscópico de las mismas, se fijaron cortes de 1cm de diámetro de la capa superficial en formaldehído al 5% (peso/vol) y se mantuvieron a 4°C. El equipo de análisis de imagen empleado para dicho análisis incluía un microscopio invertido Leitz Fluovert FU, una video-cámara digital Polaroid DMC, un ordenador Pentium 200, una tableta gráfica y el sistema de análisis de imagen Qberón (Blanco, 2001). Gracias a dicho equipo, se obtuvieron fotografías ya digitalizadas de las distintas especies visualizadas. El análisis de imagen se realizó en las cianobacterias filamentosas predominantes. La estimación del volumen celular se llevó a cabo mediante la fórmula geométrica de un cilindro.

2.4. Análisis funcional de las comunidades microbianas: cuantificación pigmentaria

Las muestras destinadas al análisis pigmentario se congelaron en nitrógeno líquido y se mantuvieron a -20°C hasta el momento de su análisis. La cuantificación de los pigmentos lipofílicos se realizó a partir de muestras de 1 cm de diámetro (0,78 cm²) de la capa superficial de los tapetes microbianos. Una vez maceradas (utilizando arena de mar como abrasivo),

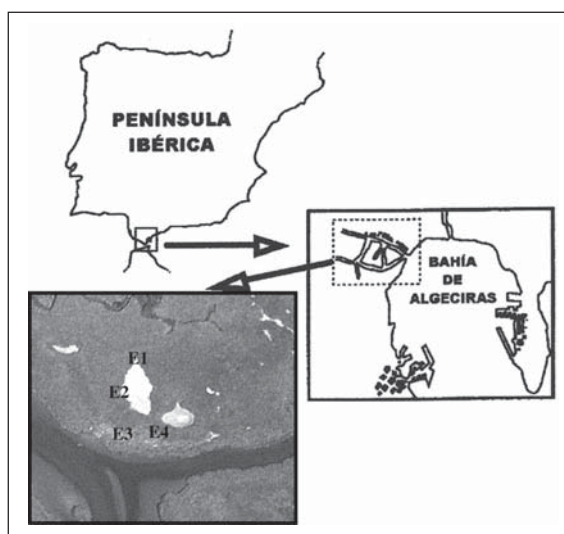


Figura 1A. Situación geográfica del estuario del río Palmones y ubicación de las estaciones de muestreo.

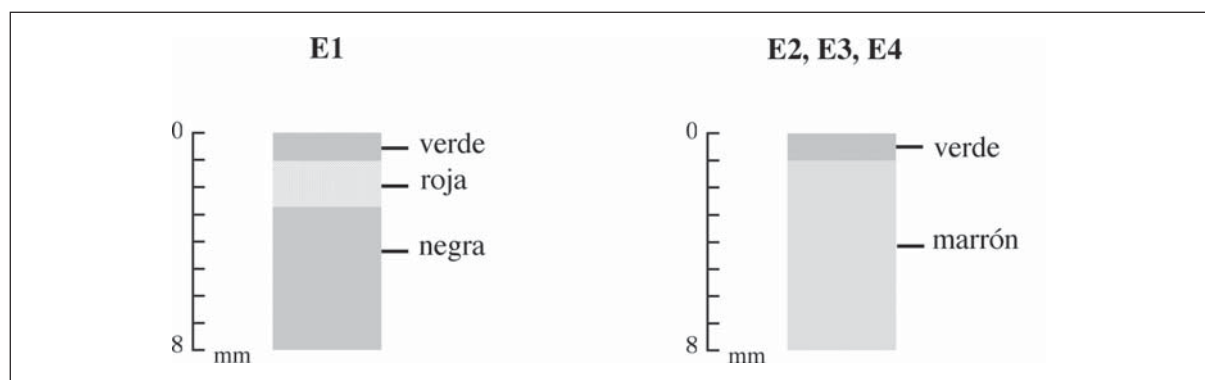


Figura 1B. Representación esquemática de las distintas capas en las que se estructuran los tapetes microbianos de las estaciones estudiadas.

se extrajeron los pigmentos en N-N´dimetilformamida (DMF), siendo necesarias dos extracciones. Tras incubar 24 horas en oscuridad y a 4°C, se centrifugaron durante 15 minutos a 15.000r.p.m. a 4°C (centrífuga Heraeus 17-RS). Las concentraciones de clorofila a y carotenoides totales de la fracción sobrenadante se estimaron, de modo espectrofotométrico (Cecil CE-7200), según las ecuaciones propuestas por Jeffrey & Humphrey (1975).

Para la extracción de los pigmentos hidrosolubles se tomaron discos de 2 cm de diámetro de la capa superficial (3,14 cm²) de los tapetes microbianos; se maceraron con mortero en 2 ml de tampón fosfato 0,1 M pH 6,5 y se mantuvieron a 4°C y en oscuridad durante 12 horas (Moon & Dawes, 1976). Una vez centrifugadas las muestras a 4°C durante 15 minutos a 15.000r.p.m., se filtró la fracción sobrenadante (0,22µm de tamaño de poro) y, finalmente, se determinó la concentración de ficobiliproteínas de modo espectrofotométrico. El cálculo de las concentraciones se llevó a cabo según las ecuaciones propuestas por Beer & Eshel (1985).

2.5. Estadística

Los resultados fueron expresados como los valores medios \pm desviación estandar (SD). Las diferencias significativas de las medias fueron analizadas con un ANOVA de una vía modelo 1 seguido de un test de Fisher (Sokal & Rohlf, 1981), utilizando para ello el programa Startviews 4.5 para Macintosh.

3. RESULTADOS

3.1. Análisis estructural de las comunidades microbianas: caracterización macroscópica y microscópica

El estuario del río Palmones consta de una zona intermareal, en la que el sedimento aparece cubierto por algas marinas del orden Ulvales (Hernández et al., 1997), y otra de marisma que solo queda inundada por la marea en los bordes colindantes con la desembocadura del río. En dicha zona, los tapices microbianos cubren totalmente una laguna de carácter temporal

Estación	Localización	Salinidad	pH	% M.O.	% Humedad
E1	Interior de laguna de carácter temporal	100	7,2	14,7 \pm 2,5	48,1 \pm 7,6
E2	Margen de laguna con cobertura baja	57	7,5	16,0 \pm 1,6	45,5 \pm 3,0
E3	Zona de marisma con alta cobertura	35	7,0	17,1 \pm 2,1	50,5 \pm 5,0
E4	Zona de marisma con cobertura media	35,5	7,1	18,7 \pm 4,4	44,2 \pm 5,8

Tabla 1. Caracterización de las estaciones de muestreo.

(E1), cuya elevada evaporación le confiere la alta salinidad a sus aguas (tabla 1). En ella, la radiación incidente es del 100%, al estar desprovista de vegetación. Estas comunidades también forman una especie de “tapiz” bajo la vegetación de marisma, constituida por amplias praderas de sosa (*A. macrostachyum*, *S. fruticosa* y *S. perennis*). En esta zona se localizan las demás estaciones. La E2 es la más cercana a la laguna y con menor grado de cobertura, mientras que la E3 y la E4 se encuentran más alejadas y reciben menor irradiancia, al estar cubiertas por una densa vegetación.

En el ámbito macroscópico, existen dos tipos de tapetes microbianos con diferente estratificación (figura 1B). Aquellos localizados en la estación E1, constan de tres capas de distinto color. La más superficial (de aproximadamente 1mm de espesor), dominada por cianobacterias filamentosas, se caracteriza por su color verde oscuro y su alta cohesión; por debajo, se diferencia una segunda capa (con un espesor que comprendido entre 1 y 3mm) de color rojo; la tercera y última capa presenta una tonalidad oscura. En cambio, en las comunidades microbianas de las estaciones E2, E3 y E4 únicamente se aprecia una primera capa verde oscura sobre el sedimento de color pardo.

Las observaciones realizadas mediante microscopía óptica, permitieron estimar la diversidad de microorganismos que constituyen la capa superficial de los tapetes microbianos. Estos son fundamentalmente cianobacterias filamentosas, concretamente de las especies *M. chthonoplastes* y *L. aestuarii*. Tal y como se puede apreciar en la figura 2A, *M. chthonoplastes* se caracteriza por presentar numerosos tricomas, de color verde azulado, apretadamente dispuestos en el interior de una vaina común. Sus células vegetativas presentan forma cilíndrica, con un diámetro medio que oscila entre 3,1 y 4,6 μm , una longitud que varía entre 3,9 y 7,1 μm y un volumen celular comprendido entre 38,4 y 101,2 μm^3 (tabla 2). Su contenido protoplastamático es de aspecto granuloso, con granulaciones de distinto tamaño distribuidos por toda la célula (figura 2B). En cambio, los individuos de la especie *L. aestuarii* (figura 2C), se caracterizan por presentar cada tricoma incluido en una vaina y células vegetativas más anchas que largas. En este caso, la anchura media de la células varía entre 6,8 y 16,7 μm , la longitud entre 1,8 y 4,1 μm y el volumen celular entre 19,7 y 90,9 μm^3 (tabla 2). En estos individuos, las granulaciones se disponen a nivel de sus tabiques transversales. Son frecuentes las vainas vacías de esta especie, de un intenso color pardo.

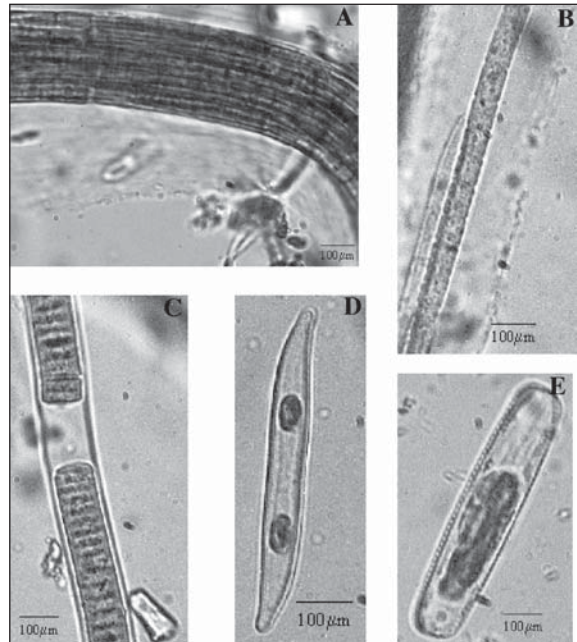


Figura 2. Fotografías a microscopía óptica de los diferentes microorganismos que componen los tapetes microbianos del estuario del río Palmones. **A)** Filamento de *M. chthonoplastes*; **B)** Tricomas de *M. chthonoplastes*; **C)** Filamento de la especie *L. aestuarii*; **D)** Diatomea del género *Gyrosigma* sp; **E)** Diatomea del género *Navicula* sp.

Estación	<i>M. chthonoplastes</i>			<i>L. aestuarii</i>		
	A (μm)	L (μm)	V (μm^3)	A (μm)	L (μm)	V (μm^3)
E1	3,1 \pm 0,4	4,7 \pm 1,0	38,4 \pm 14,8	6,8 \pm 0,3	4,1 \pm 0,6	90,9 \pm 27,6
E2	4,2 \pm 0,2	7,1 \pm 1,1	101,2 \pm 19,9	16,7 \pm 1,1	2,1 \pm 0,6	63,6 \pm 53,1
E3	3,2 \pm 0,7	5,8 \pm 1,2	49,8 \pm 26,8	7,6 \pm 0,7	1,8 \pm 0,3	19,7 \pm 8,3
E4	4,6 \pm 0,8	3,9 \pm 0,6	58,9 \pm 21,9	–	–	–

Tabla 2. Dimensiones (μm) de las especies *M. chthonoplastes* y *L. aestuarii* en las cuatro estaciones de muestreo.

A: anchura; L: longitud; V: volumen celular.

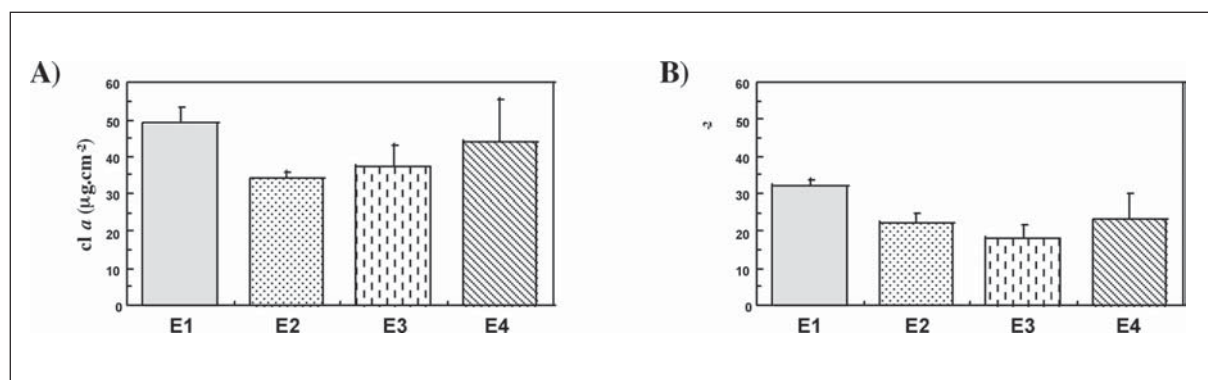


Figura 3. Concentración de pigmentos liposolubles en las cuatro estaciones. **A)** Clorofila *a* (µg.cm⁻²). **B)** Carotenoides totales (µg.cm⁻²).

En las estaciones E1 y E2, las especies aparecen mezcladas en igual proporción; en la estación E3, se observa una menor presencia de *L. aestuarii*; y en la estación E4, únicamente se encuentran individuos de la especie *M. chthonoplastes*.

3.2. Análisis funcional de las comunidades microbianas: cuantificación pigmentaria

El análisis pigmentario se realizó en la superficie de los tapetes microbianos, por presentar la mayor densidad de poblaciones cianobacterianas, responsables de la alta consistencia de estos ecosistemas. Las concentraciones de pigmentos liposolubles en la superficie de los tapetes microbianos se muestran en la figura 3. Los valores de clorofila *a* oscilaron entre 32 y 54 µg.cm⁻², no siendo significativas las diferencias encontradas entre las distintas estaciones ($p > 0,05$). Sin embargo, si fueron significativas las diferencias en el contenido de carotenoides totales, cuya concentración estuvo comprendida entre 14 y 33 µg.cm⁻². Según mostró el test de Fisher, los valores estimados en la estación 1 fueron significativamente diferentes ($p < 0,05$), concretamente un 35% superior al resto de las estaciones. La relación carotenoides/clorofila *a* no mostró variación significativa entre las estaciones ($p > 0,05$), oscilando su valor entre 0,3 y 0,8.

La extracción de los pigmentos hidrosolubles (figura 4), reveló la ausencia de ficoeritrina en la primera capa de los tapetes microbianos. El único pigmento accesorio detectado fue la ficocianina (RPC), cuya concentración fue significativamente distinta entre las cuatro estaciones ($p < 0,05$). Aquéllas expuestas a altas irradiancias, presentaron las mayores concentraciones; este es el caso de la estación E1 en la que se alcanzaron valores de 13 µg.cm⁻². En cambio, en la estación con mayor grado de cobertura (E4), la concentración de dicho pigmento fue nula. Por tanto, la concentración de ficocianina mantuvo una regresión lineal con la irradiancia ($R^2=0,97$).

El cociente RPC/c_{la} fue un 90% superior en las estaciones con menor cobertura vegetal (E1 y E2) con respecto a las que reciben menor irradiancia (E3 y E4).

4. DISCUSIÓN

En el ámbito de la península Ibérica y las islas Canarias, han sido numerosas las localidades en las que se han descrito tapetes microbianos. Al igual que en el estuario del río Palmones, las especies *M. chthonoplastes* y *L. aestuarii* son los principales organismos formadores de las comunidades microbianas de Cabo de Gata (Almería), Santa Pola (Alicante) o el delta del Ebro (Tarragona) (Esteve *et al.*, 1992). En el área de estudio, estas cianobacterias filamentosas son los principales microorganismos fototróficos de la capa superficial de los tapetes microbianos, confiriéndole tanto su color verde

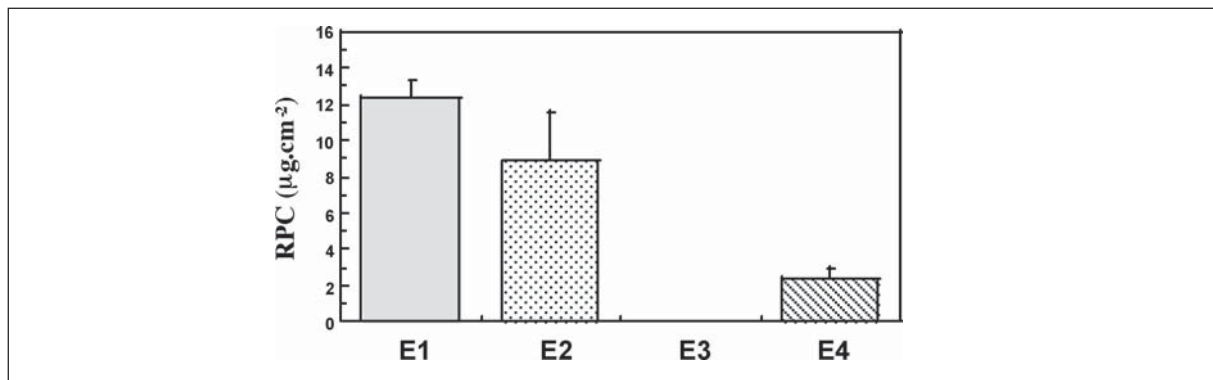


Figura 4. Concentración de ficocianina ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) en la superficie de los tapetes microbianos.

característico como su gran cohesión (al quedar incluidos los granos de sedimento en la densa matriz que forman), desempeñando un papel estabilizador de gran importancia en la morfogénesis del estuario. La segunda capa que aparece en ciertas estaciones del estuario, es de color púrpura y está compuesta básicamente por bacterias fototróficas anoxigénicas. Por debajo, el sedimento adquiere un color más oscuro debido a la elevada actividad sulfato reductora, predominante en sedimentos marinos anóxicos (Ward & Winfrey, 1985) y necesaria para degradar la materia orgánica que introduce la comunidad cianobacteriana.

La alta versatilidad de estas cianobacterias filamentosas, les permite habitar bajo las extremas condiciones ambientales del estuario del río Palmones. Las grandes fluctuaciones que experimenta el sedimento en el contenido en agua, temperatura o salinidad limitan el rango de invertebrados marinos, responsables del *grazing* y la bioturación que podrían impedir la acumulación de las cianobacterias. Las elevadas precipitaciones en los meses de invierno, incrementan el grado de humedad del sedimento (hasta un 50%), favoreciendo el desarrollo de estas comunidades en la zona más porosa del mismo. No obstante, a pesar de su tolerancia a la desecación, la cual le permite prevalecer en años sucesivos, el desarrollo de los tapetes microbianos se ve limitado en los meses estivales; razón por la cual, su espesor no supera unos pocos milímetros (Fenchel *et al.*, 1998). Otra de las claves del predominio de las cianobacterias en el área de estudio, reside en su capacidad para tolerar un amplio rango de salinidades (desde valores de 35 en zonas cubiertas por la vegetación de marisma hasta 100 en lagunas de carácter temporal). Según Esteve *et al.*, (1992), la gruesa vaina de mucílago presente en las dos especies cianobacterianas, juega un papel determinante en su protección contra condiciones ambientales adversas.

La progresiva eutrofización que ha experimentado el estuario del río Palmones en la última década, a causa de la disminución del caudal del río y a la escasez de precipitaciones (Clavero *et al.*, 1999b), ha reducido la utilización del oxígeno a los primeros milímetros del sedimento, pasando a ser la sulfato-reducción la principal vía de mineralización de la materia orgánica. La mayoría de los microorganismos tienen una alta toxicidad a las grandes cantidades de sulfhídrico que genera tal actividad; sin embargo, las cianobacterias suelen presentar una tolerancia superior a la de las algas eucariotas (Padan & Cohen, 1982).

La extracción de los pigmentos, ácidos nucleicos u otros componentes celulares para el análisis químico o molecular, junto con la microscopía óptica y electrónica, han sido las técnicas tradicionalmente empleadas en la descripción de los organismos que componen los tapetes microbianos (Cohen *et al.*, 1984; Cohen & Rosenberg, 1989; Stal & Caumette, 1994). Al ser las cianobacterias el phylum dominante en estos ecosistemas, se asume que prácticamente todos los pigmentos proceden de dichos microorganismos. Según Palmisano *et al.*, (1989) el espectro de acción fotosintética de la superficie

de los tapetes microbianos muestra la máxima actividad en las longitudes de onda absorbidas por la clorofila *a* y los carotenoides. La concentración de clorofila *a* estimada en la superficie de las comunidades del estuario del río Palmones, absorbe prácticamente toda la radiación incidente, ya que según Margalef (1991) se requieren unos 300 mg de clorofila *a* por m² para absorber el 99 % de la luz. La producción de carotenoides depende de las condiciones ambientales, siendo la cantidad y calidad espectral de la radiación incidente especialmente importantes (Paerl, 1984). El papel fotoprotector de los carotenoides adquiere en el estuario del río Palmones una gran relevancia, principalmente en las comunidades cianobacterias descubiertas, las cuales llegan a recibir hasta 2.100 mmoles fotones. m⁻².s⁻¹. La cantidad y calidad de la luz también influye en la síntesis de los pigmentos hidrosoluble (Campbell, 1996; Grossman *et al.*, 1993), muy abundantes en la capa superficial de los tapetes microbianos (Fenchel *et al.*, 1998). Atendiendo a los resultados obtenidos en el presente trabajo, podemos concluir que el dosel formado por la vegetación de marisma determina la existencia de dos tipos de comunidades adaptadas a diferentes condiciones lumínicas.

Los tapetes microbianos constituyen un elemento de gran valor en los ciclos biogeoquímicos del estuario del río Palmones, digno de ser conservado tanto por su originalidad como por su diversidad béntica.

6. BIBLIOGRAFÍA

- BAULD, J. Microbial mats in marginal marine environments: Shark bay, Western Australia and Spencer Gulf, South Australia. In: *Microbial Mats Stromatolites*. (Cohen, Y.; Castenholz, R. W. & Halvorson, H. O. eds.). Alan R. Liss, New York, pp. 39-58. 1984.
- BEER, S. & A. Eshel. Determining phycoerythrin and phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae, *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 36 (1985), pp. 758-792.
- BLANCO, J. M. *Qberón: un programa de análisis de imagen interactivo*. Disponible en internet. 2001.
- BROCK, T. D. *The habitats. Thermophilic microorganisms and life at high temperatures*, Springer- Verlag, New York, 1978.
- CAMPBELL, D. Complementary chromatic adaptation alters photosynthetic strategies in the cyanobacterium *Calothrix*, *Microbiology*. 142 (1996), pp. 1255-1263.
- CARREIRA, J. A.; V. Clavero; J. A. Gálvez; J. M. Guevara; I. Hernández; J. Lucena; F. X. Niell; G. Peralta; J. L. Pérez-Llorens & J. J. Vergara. Eutrophication progresses in the estuaries sites at the end of small catchment areas. In: *Eutrophication and Macrophytes*. (Kamermaans, P. & Nienhuis, P. H. eds.). Netherland Institute of Ecology, The Netherland, pp. 113-116. 1995.
- CASTENHOLZ R. W. Composition of hot spring microbial mats: a summary. In: *Microbial Mats Stromatolites* (Cohen, Y.; Castenholz, R. W. & Halvorson, H. O. eds.). Alan R. Liss, New York, pp. 101-119. 1984.
- CLAVERO, V.; J. A. Fernández & F. X. Niell. Influencia de las bacterias en la disponibilidad de fosfato en el sedimento del río Palmones, *Sem. Quim. Mar.* (1997a), pp. 203-210.
- CLAVERO, V.; J. A. Fernández & F. X. Niell. The influence of tidal regime on phosphate accumulation in a shallow small estuary (Palmones River, Southern Spain), *Sci. Mar.* 6(1) (1997b), pp. 59-65.
- CLAVERO, V.; J. J. Izquierdo; J. A. Fernández & F. X. Niell. Influence of bacterial density on the exchange of phosphate between sediment and overlying water, *Hydrobiologia*. 392 (1999a), pp. 55-63.
- CLAVERO, V.; J. J. Izquierdo; L. Palomo; J. A. Fernández & F. X. Niell. Water management and climate changes increases the phosphorus accumulation in the small shallow estuary of the Palmones River (southern Spain), *The science of the total environment*. 228 (1999b), pp. 193-202.
- COHEN, Y. Photosynthesis in cyanobacterial mats and its relation to the sulfur cycle: a model for microbial sulfur interactions. In: *Microbial mats: Physiological ecology of benthic microbial communities*. (Cohen, Y. & Rosenberg, E. eds.). American Society for Microbiology. 1989.
- COHEN, Y.; R. W. Castenholz & H. O. Halvorson. *Microbial mats: Stromatolites*. Liss, New York. 1984.
- COHEN, Y. & E. Rosenberg. *Microbial mats: physiological ecology of benthic microbial communities*, American Society for Microbiology, Washington. 1989.
- COLIJN, F. & V. N. De Jonge. Primary production of microphytobenthos in the EMS-Dollard Estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14 (1984), pp. 185-196.
- DUARTE, C. M. & J. Cebrian. The fate of marine autotrophic production, *Limnol. Oceanogr.* 41 (1996), pp. 1758-1766.
- ESTEVE, I.; M. Martínez-Alonso; J. Mir & R. Guerrero. Distribution, typology and structure of microbial mat communities in Spain: a preliminary study, *Limnetica*. 8 (1992), pp. 185-195.
- FENCHEL, T.; G. M. King & T. H. Blackburn. *Bacterial biogeochemistry: The ecophysiology of mineral cycling*. Academic Press. 1998.
- GROSSMAN, A. R.; M. R. Schaefer; G. G. Chang & J. L. Collier. The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions, *Microbiol. Revs.* 57 (1993), pp. 725-749.
- GROTZINGER, J. P. & D. H. Rothman: An abiotic model for stromatolite morphogenesis, *Nature*. 383 (1996), pp. 423-425.
- HERNÁNDEZ, I.; G. Peralta; J. L. Pérez-Lloréns; J. J. Vergara & F. X. Niell. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones river estuary, *J. Phycol.* 33 (1997), pp. 764-772.
- JEFFREY, S. W. & G. F. Humphrey. New spectrophotometric equation for determining chlorophylls *a*, *b*, *c* and *c*₂ in algae, phytoplankton and higher plants, *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPL)*. 167 (1975), pp. 191-194.

- JERLOV, M: Marine optics. *Elsevier Oceanogr. Ser.* 14. Elsevier Ed. 1976.
- JORGENSEN, B. B.; N. P. Revsbech & Y. Cohen. Photosynthesis and structure of benthic microbial mats: microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities, *Limnol. Oceanogr.* 28 (1983), pp. 1075-1093.
- JORGENSEN, B. B. & D. C. Nelson. Bacterial zonation, photosynthesis and spectral light distribution in hot spring microbial mats of Iceland, *Microb. Ecol.* 16 (1988), pp. 133-147.
- LUCENA, J; F. X. Niell; J. A. Carreira; R. García-Ruiz; E. Saez; J. R. Arévalo & J. A. Gálvez. *Impacto medioambiental que conlleva la construcción del embalse de Charco Redondo (Los Barrios, Cádiz)*. Dirección de Obras Hidráulicas. MOPT. 1993.
- MARGALEF, R.: *Ecología*. Ediciones Omega. 1995.
- MOON, R. W. & C. J. Dawes. Pigment changes and photosynthetic rates under selected wavelengths in the growing tips of *Euchema isiforme* (C. agardh) var *denudatum* Cheney during vegetative growth, *Br. Phycol. J.* 11(1976), pp. 165-171.
- NÜBEL, U.; F. Garcia-Pichel; M. Kühl & G. Muyzer. Quantifying microbial diversity: morphotypes, 16S rRNA genes and carotenoids of oxygenic phototrophs in microbial mats, *Applied and Environmental Microbiology*. (1999), pp. 422-430.
- ORSTED, A. S. Beretning om en Excursion til Trindelen. *Naturhist Tidsskrift*, 3 (1842), pp. 552-569. An even earlier description of cyanobacterial mats is Hofman N. B. Om Confervernes Nytte i Naturens Husholdning, *Kgl Danske Vidensk Selsk.* 4(2) (1826), pp. 207-220.
- PADAN, E. & Y. Cohen. Anoxygenic photosynthesis. In: *The biology of cyanobacteria*. (Carr, N. C. & Whitton, B. A. eds.). Blackwell Scientific Publications, New York. pp. 215-235. 1982.
- PAERL, H. W. Cyanobacterial carotenoids: their roles in maintaining optimal photosynthetic production among aquatic bloom-forming genera. *Oecologia*, 63 (1984), pp. 143-149.
- PALMISANO, A. C.; S. E. Cronin; E. D. D'Amelio; E. Munoz & D. J. Des Marais. Distribution and survival of lipophilic pigments in a laminated microbial mat community near Guerrero Negro, Mexico. In: *Microbial mats: Physiological ecology of benthic microbial communities*. (Cohen, Y. & Rosenberg, E. eds.). American Society for Microbiology. 1989.
- PIERSON, B. K. Modern mat-building microbial communities: a key to the interpretation of proterozoic stromatolitic communities. Introduction. In: *The proterozoic biosphere*. (Schopf, J. W. & Klein, C. eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 247-251. 1992.
- REVSBECH, N. P.; B. B. Jorgensen; T. H. Blackburn & Y. Cohen. Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S and pH profiles of a microbial mat, *Limnol. Oceanogr.* 28 (1983), pp. 1062-1074.
- SCHULZ, E. Farbstreifen-Sandwatt und seine Fauna, eine ökologische biozönosische Untersuchung an der Nordsee, *Kieler Meeresforsch.* 1(1937), pp. 359-378.
- SOKAL, P. R. & F. J. Rohlf. *Biometry*, 2nd ed. (W. H. Freeman & Co. eds). San Francisco, California, pp. 859. 1981.
- STAL, L. J. & P. Caumette. *Microbial mats. Structure, development and environmental significance*. NATO ASI Series, Vol. G35, Springer, Berlin. 1994.
- VAN GEMERDEN, H.; C. S. L. Tughan; R. De Wit & R. A. Herbert. Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands, *FEMS Microbiol. Ecol.* 62 (1989), pp. 87-102.
- WARD, D. M. & M. R. Winfrey. Interactions between methanogenic and sulfate-reducing bacteria in sediments, *Adv. Aquatic Microbiol.* 3 (1985), pp. 141-179.
- WIGGLI, M.; A. Smallcombe & R. Bachofen. Reflectance spectroscopy and laser confocal microscopy as tools in an ecophysiological study of microbial mats in an alpine bog pond, *Journal of microbiological methods*. 34 (1999), pp. 173-182.

Estudio financiado por los Proyectos AMB99-1088 y REN2002-00340/MAR del Ministerio de Ciencia y Tecnología, y por la Beca de la Junta de Andalucía del 2000.

Almoraima, 31, 2004