



Biología de Huelva

Naturaleza, Biodiversidad,
Bioindicadores y Biomarcadores

Rafael Torronteras Santiago
[Ed.]

 DIPUTACIÓN
DE HUELVA

 uhu.es
PUBLICACIONES

 CÁTEDRA
DE LA PROVINCIA



Biología de Huelva

Naturaleza, Biodiversidad,
Bioindicadores y Biomarcadores





Biología de Huelva

Naturaleza, Biodiversidad,
Bioindicadores y Biomarcadores



Rafael Torronteras Santiago [Ed.]

DATOS EDICIÓN

PRIMERA EDICIÓN EN FORMATO EBOOK: ENERO 2021

I.S.B.N. (ebook): 978-84-18984-95-2

© Servicio de Publicaciones
Universidad de Huelva

Maquetación y Ebook

© Rafael Torronteras Santiago [Ed.]

Art&maña Publicitaria (artimana.com)

Esta obra se publica bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 3.0 España



Obra sometida al proceso de evaluación de calidad editorial por el sistema de revisión por pares.

Publicaciones de la Universidad de Huelva es miembro de UNE

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de este libro puede reproducirse o transmitirse por ningún procedimiento electrónico o mecánico, incluyendo fotocopia, grabación magnética o cualquier almacenamiento de información y sistema de recuperación, sin permiso escrito del editor. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutivo de delito contra la propiedad intelectual.

EL EBOOK LE PERMITE



Citar el libro



Navegar por marcadores e hipervínculos



Realizar notas y búsquedas internas



Volver al índice pulsando el pie de la página



Comparte
#LibrosUHU



Únete y comenta



Novedades a golpe de clic



Nuestras publicaciones en movimiento



Suscríbete a nuestras novedades

Índice

00. Prólogo	
Rafael Torronteras Santiago.....	9
01. Las bacterias extremófilas de los ríos ácidos de Huelva	
Francisco Córdoba García	17
02. Una microalga del río Tinto que aporta beneficios para la salud	
Francisco J. Navarro Roldán.....	51
03. Síntesis de la flora de la provincia de Huelva	
Adolfo F. Muñoz Rodríguez María Dolores Infante Izquierdo Enrique Sánchez Gullón	77
04. Vegetación general de Huelva	
Pablo J. Hidalgo Fernández	115
05. Hongos: ecología y biodiversidad en ecosistemas litorales de Huelva	
Francisco Javier Jiménez Nieva Francisco de Asís Sánchez González Cristina Caetano Sánchez	145
06. Monitorización del estrés ambiental en el medio acuático mediante la evaluación de biomarcadores inducidos por cadmio en <i>Carassius auratus</i> (Linneo, 1758)	
Yoselin Roa Aravena Antonio L. Canalejo Raya Rafael Torronteras Santiago	187
07. Moluscos dulceacuícolas de Huelva	
Juan Carlos Pérez Quintero	235
08. Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva	
Juan Pablo González de la Vega Juan Carlos Pérez-Quintero	259
09. Ictiofauna continental onubense	
José Prenda Marín	295
10. Los mamíferos en Huelva	
Javier Calzada Carlos Gutiérrez-Expósito Jacinto Román Juan Quetglas	335
11. Ecología del litoral onubense (I): marismas mareales	
Eloy M. Castellanos Verdugo Carlos J. Luque Palomo	379
12. Ecología del litoral onubense (II): sistemas dunares	
Carlos J. Luque Palomo Eloy M. Castellanos Verdugo	417



Prólogo

Rafael Torronteras Santiago

Grupo Investigación de Respuestas Celulares al Estrés Ambiental (BIO-282). Área de Biología Celular. Departamento de Ciencias Integradas. Facultad de Ciencias Experimentales-Centro de Investigación RENSMA. Campus de Excelencia Ceimar. Universidad de Huelva. Campus de El Carmen. Bulevar de las Artes y las Ciencias, s/n. E-21071-Huelva. España.

Dr. Rafael Torronteras Santiago || torronte@uhu.es

Tel.: +34 959 21 98 91 || Fax: +34 959 21 94 67





Prólogo

Rafael Torronteras Santiago



Este libro surge como reconocimiento y modesto homenaje a la Biología en Huelva. A esa Biología con mayúsculas que los miembros, en su mayoría biólogos, del **Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública de la Universidad de Huelva**, quisieron *cultivar*, poner en valor y desarrollar con la constitución de dicho departamento y desde él. En este curso 2020/21 se han cumplido 20 años de la creación de ese querido departamento y que, desgraciadamente, fue eliminado en 2016 con motivo de las restricciones económicas impuestas por el Plan de Refinanciación de la Universidad. Dicho Plan supuso la fusión y desaparición de muchos departamentos, entre ellos el nuestro.

Para los biólogos de aquel Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública de Huelva era importante visibilizar, de manera institucional, la importancia y el gran valor de los estudios de Biología en la provincia de Huelva y, además, hechos desde su Universidad.

La configuración del **Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública** se fue fraguando desde que en 1997 (hace 25 años) empezaron a llegar a la Universidad de Huelva un grupo importante de nuevos profesores de Biología. Y ello fue posible gracias a la implantación de nuevos estudios en nuestra Universidad, como los de Ciencias Ambientales (curso 1996/97). Así se fueron contratando y se fueron formalizando plazas de profesorado universitario en 4 grandes áreas de conocimiento: en Biología Animal (Zoología), Biología Celular, Biología Vegetal (Botánica), y Ecología.

No obstante, y en honor a la verdad, hay que decir que la presencia de los estudios de Biología y de profesionales de la Biología (biólogos y biólogas) en la institución universitaria de Huelva no era nueva con la creación de este departamento, aunque sí era la primera vez que su presencia se consolidaba de manera institucional con departamento de biología, a la vez que se hacía más numerosa.

Los primeros biólogos y biólogas en los centros universitarios de Huelva estuvieron impartiendo sus conocimientos en la Escuela del Profesorado de E.G.B. de Huelva (antigua “Escuela Normal”), al principio dependiente de la Universidad de Sevilla y que se alojó en las instalaciones de lo que hoy conocemos como Campus de Cantero Cuadrado, y que son las dependencias actuales del Rectorado de la UHU. En esa Escuela Universitaria de Profesorado de E.G.B. se impartían especialidades de Ciencias Humanas, Literatura, Preescolar, Idiomas y Ciencias. Esta última especialidad incluía tres



grandes disciplinas, cada una integrada en un “Seminario” propio: “Seminario de Física y Química”, “Seminario de Matemáticas” y “Seminario de Ciencias Naturales”.

El Seminario de Seminario de Ciencias Naturales estuvo integrado originalmente por D^a Librada Vázquez Domínguez (licenciada en Ciencias Naturales y Catedrática de Escuela Universitaria), D^a Francisca Fernanda Fernández Illescas (licenciada en Ciencias Biológicas y Titular de Escuela Universitaria) y D^a Ana María Wamba Aguado (licenciada en Ciencias Biológicas y Titular de Escuela Universitaria), a los que se unieron D. Carlos González y Díaz de la Cortina (licenciado en Geología y Titular de Escuela Universitaria) y D. Miguel Ángel López Peña (licenciado en Ciencias Biológicas y Titular de Escuela Universitaria, que tras varios años en Huelva obtuvo una plaza en la Universidad de Sevilla). Tras la marcha de D. Miguel Ángel López Peña, se incorporó el profesor D. Francisco Córdoba García, como Catedrático de Escuela Universitaria, y al año siguiente se incorporó el también profesor D. Juan Carlos Pérez Quintero, como Titular de Escuela Universitaria.

Desde aquí también nuestro más profundo y eterno reconocimiento, admiración y agradecimiento a todos ellos por promover la enseñanza y el conocimiento de la Biología, y especialmente por hacerlo en tiempos difíciles donde la escasez de recursos y medios era habitual.

Con la creación de la Universidad de Huelva en 1993 y la adscripción de la Escuela de Magisterio a la UHU, los miembros (biólogos y biólogas) del “*Seminario de Ciencias Naturales*” de dicha Escuela se incorporaron a distintos departamentos de la nueva universidad. La profesora D^a Ana Wamba Aguado y el profesor D. Carlos González y Díaz de la Cortina se adscribieron al “Departamento de Didácticas Especiales”, mientras que los profesores, D^a Francisca Fernanda Fernández Illescas (Botánica), D. Francisco Córdoba García (Biología Celular), y D. Juan Carlos Pérez Quintero (Zoología) se integraron en la plantilla del Departamento de Ciencias Agroforestales, difuminándose así su presencia entre una inmensa mayoría de profesionales y áreas de la ingeniería, adscritas a ese mismo departamento.

En 1997 con la implantación de nuevas titulaciones, como la de Ciencias Ambientales, comienzan a incorporarse un mayor número de biólogos en el departamento de Ciencias Agroforestales, a distintas áreas de conocimiento.

Así, al **área de Ecología** se incorporan los profesores Eloy M. Castellanos Verdugo, Francisco Javier Jiménez Nieva y Carlos Javier Luque Palomo. En el **área de Biología Celular** se incorporan, además del mencionado profesor Francisco Córdoba García, los profesores Rafael Torronteras Santiago, Francisco J. Navarro Roldán y Antonio L. Canalejo Raya. En el **área de Botánica**, además de la mencionada profesora Francisca F. Fernández Illescas se incorporan los profesores Adolfo F. Muñoz Rodríguez y Pablo Hidalgo Fernández. Y, finalmente, en el **área de Zoología** se incorporan además del profesor Juan Carlos Pérez Quintero, los profesores José Prenda Marín y Javier Calzada Samperio.

Este grupo de biólogos y biólogas no solo se fueron incorporando a las distintas áreas de conocimiento que luego dieron origen a la creación del Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública, junto al área de Medicina Preventiva y Salud Pública, sino que también fueron creando y/o incorporándose a distintos grupos de investigación de la Universidad de Huelva, y adscritos al Plan de Investigación, Desarrollo e Innovación de la Junta de Andalucía (PAIDI). Así nos encontramos con la participación de estos biólogos y biólogas en los siguientes grupos de investigación:

**GRUPO BIO-282: Respuestas y Adaptaciones Celulares Frente al Estrés Ambiental.**

Dirigido por Francisco Córdoba García y con la participación entre otros miembros de Rafael Torronteras Santiago, Antonio L. Canalejo Raya y Pablo Hidalgo Fernández.

Grupo RNM-324: Biología de las Aguas Epicontinentales.

Dirigido por José Prenda Marín, y con la participación entre otros miembros de Juan Carlos Pérez Quintero.

GRUPO RNM-311: Ecología y Medio Ambiente.

Dirigido por Eloy M. Castellanos Verdugo, y con la participación entre otros miembros de Carlos J. Luque Palomo.

GRUPO RNM-358: Marismas y Playas.

Dirigido por Adolfo F. Muñoz Rodríguez, y con la participación entre otros miembros de F. Javier Jiménez Nieva y Javier Calzada Samperio.

GRUPO SEJ-523: Prevención de Riesgos Laborales.

Con la participación entre otros miembros de Francisco J. Navarro Roldán.

Muchas han sido las investigaciones que estos profesores y profesoras han realizado desde que empezaron a incorporarse a la Universidad de Huelva, y terminaron por constituir hace 20 años el **Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública**. De ello, da buena cuenta las numerosas y prestigiosas publicaciones y artículos científicos de sus *curricula*. Este libro sobre la Biología de Huelva supone todo un esfuerzo por mostrar parte de esos estudios biológicos en esta provincia. Cada uno de los distintos profesores de biología, y atendiendo a sus áreas de conocimiento, han dedicado uno de los capítulos de este libro a temas como la flora, la fauna, la vegetación, la ecología, los espacios naturales, la microbiología y las características ambientales de Huelva.

Así, en el **Capítulo 1**, se presentan “**las bacterias extremófilas de los ríos ácidos de Huelva**”. Estas bacterias son responsables en gran parte del denominado Drenaje Ácido de Rocas –cuando no se considera el efecto antropogénico- o del Drenaje Ácido de Minas –cuando su intensidad depende de las explotaciones mineras-, fenómeno por el cual se originan estas corrientes de agua caracterizadas por su acidez, color, y transporte de una variedad de metales. Estas bacterias tienen cada día mayor interés en la industria biometalúrgica. En otro sentido, la eliminación de metales de diversos residuos tiene también el interés cada vez mayor de mejorar la calidad ambiental y favorecer un desarrollo sostenible.



En el **Capítulo 2** se nos habla de “una microalga del río Tinto que aporta beneficios para la salud”, y donde se evalúa la capacidad antimicrobiana de algunos extractos obtenidos a partir de la microalga *Coccomyxa onubensis* (*C. onubensis*), un microorganismo extremófilo aislado de drenajes ácidos de la zona minera del río Tinto (Huelva, España). Así mismo la biomasa de esta microalga es rica en proteínas, lípidos, hidratos de carbono, antioxidantes y vitaminas, y, por lo tanto, su posibilidad de servir como alimento para animales también ha sido estudiada.

El **Capítulo 3** nos aporta una **síntesis de la flora de la provincia de Huelva** que posee una flora de plantas vasculares que reúne unos 1700 taxones, lo que supone una riqueza alta por su posición en un importante punto caliente de biodiversidad mundial. La singularidad de su flora es muy alta debido al gran número de endemismos que contiene, lo que determina que posea un número muy elevado de especies protegidas incluidas en el Catálogo de Especies Amenazadas de Andalucía. En Huelva habitan 10 taxones en peligro de extinción y 27 vulnerables, a los que hay que añadir 21 incluidos en el régimen de protección especial.

El **Capítulo 4** se dedica a la **vegetación general de Huelva** porque esta provincia es la de mayor superficie arbolada de Andalucía, aunque la mayoría de estos bosques proceden de plantaciones forestales, algunas muy antiguas. No obstante, aún conserva grandes extensiones de vegetación natural derivada de los enormes bosques mediterráneos de encina y alcornoque que poblaban la Península Ibérica. Se pueden identificar distintos tipos de encinares y alcornocales dependiendo de la litología y el bioclima. Con respecto a las plantaciones forestales, son muy frecuentes las de pinares y eucaliptares. Finalmente, en el corazón de la sierra, existen abundantes castaños, introducidos desde hace siglos para la explotación de su fruto y la madera.

El **Capítulo 5** nos habla de los **hongos: ecología y biodiversidad en ecosistemas litorales de Huelva**. En este capítulo nos centramos en la biodiversidad fúngica y su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres onubenses, aspecto que ha permanecido hasta la fecha sumido en una importante laguna de conocimiento, usando como ejemplo 70 especies diferentes de hongos (aunque se citan un total de 292 especies distribuidas por los diferentes órdenes y las principales familias de este reino), seleccionadas entre las más representativas y/o singulares de la comarca del litoral onubense.

En el **Capítulo 6** se presenta un ejemplo de las muchas investigaciones ambientales realizadas en Huelva y dedicada a la **monitorización del estrés ambiental en el medio acuático mediante la evaluación de biomarcadores inducidos por cadmio en *Carassius auratus* (Linneo, 1758)**. La contaminación en el medio acuático es un problema cada vez más serio y que va en aumento. Los organismos acuáticos, pueden acumular los xenobióticos del agua contaminada o de la cadena trófica. En peces expuestos a bajas concentraciones de un metal como el cadmio, muy presente en los drenajes en Huelva, se produce una bioacumulación en los tejidos asociada a la inducción de estrés oxidativo y el desarrollo de daño genotóxico. Los biomarcadores tempranos de exposición y efecto utilizados en este estudio aparecen como herramientas útiles para la biomonitorización de la contaminación ambiental en el medio acuático.

El **Capítulo 7** nos habla de los **moluscos dulceacuícolas de Huelva**. La fauna de invertebrados de Huelva ha sido, en general, poco estudiada. Existe gran cantidad de información acerca de la estructura de las comunidades en entornos emblemáticos como el Parque Nacional de Doñana o el



Paraje Natural Marismas del Odiel, pero del resto de la provincia de Huelva sólo se conocen mosaicos aislados. En este capítulo se recapitula información sobre 12 familias, 30 géneros y 32 especies (26 autóctonas y 6 introducidas).

El **Capítulo 8** nos descubre los **anfibios y reptiles de la provincia de Huelva**. En él se presentan las especies estudiadas a lo largo 36 años de salidas al campo para la confección del Atlas Herpetológico de la Provincia de Huelva, y paralelamente, el Atlas Herpetológico de Andalucía. Se hace una breve reseña de cada una de las especies y se aportan fotografías de las mismas. En total son 43 las especies presentes en la geografía onubense, de ellas 13 son anfibios, 9 son quelonios, cinco de las mismas son tortugas marinas que deben ser tratadas como especies divagantes, y un galápagos americano introducido, pero con poblaciones estables y perfectamente aclimatada, 12 saurios, 1 anfisbénido y 8 ofidios.

El **Capítulo 9** se centra en la **ictiofauna continental onubense**. Los peces continentales son los vertebrados más diversos y los más amenazados. En total se aporta información sobre 96 localidades continentales, la mayoría fluviales, en las que se han registrado 38 especies de peces, de las que 18 son de distribución primaria, es decir, estrictamente continentales. Esta extraordinaria ictiofauna está expuesta a un grave riesgo de extinción, como se puede comprobar a partir de las extinciones locales registradas en este trabajo. De aquí se deduce que se deben redoblar los esfuerzos de protección de los hábitats acuáticos.

El **Capítulo 10** nos descubre **los mamíferos en Huelva**. Esta provincia posee 23 espacios protegidos, entre ellos un Parque Nacional, dos Parques Naturales, ocho Parajes Naturales, un Paisaje Protegido, tres Reservas Naturales y una Reserva Natural Concertada. Entre todos los espacios protegen el 30% del territorio de la provincia de Huelva. Pero lo que es menos conocido es que Huelva es también rica y diversa en mamíferos. Como relata este capítulo, se han citado en la provincia hasta 72 especies distintas de mamíferos y 51 son comunes: seis especies de insectívoros, ocho especies de roedores, dos de lagomorfos, 19 especies de murciélagos, tres especies de ungulados, 10 de carnívoros y tres cetáceos. No en vano la provincia cuenta con seis áreas ZIM, Zonas Importantes para los Mamíferos de España.

El **Capítulo 11** está dedicado a la **ecología del litoral onubense (1): marismas mareales**. Las marismas mareales son ecosistemas únicos, de alto valor ecológico, que ofrecen bienes y servicios que trascienden del ámbito geográfico local y repercuten tanto a escala regional como global. Huelva es rica en estos ecosistemas. Los organismos son mayoritariamente halófilos y sus productores primarios exclusivamente especies halófitas, con adaptaciones que les permiten vivir en estos ambientes. A escala regional, las marismas, son zona de cría, guardería y alimentación de numerosas especies animales en el Golfo de Cádiz, algunas de interés comercial. A escala global, las marismas onubenses estén mundialmente reconocidas por su importancia ornitológica, fundamentales para las aves de humedales que, en sus rutas migratorias, encuentra en las marismas de Huelva puntos de alimentación, descanso y reproducción.

Y el **Capítulo 12** nos habla de la **ecología del litoral onubense (2): sistemas dunares**. Los sistemas dunares costeros son ecosistemas de transición de distribución mundial. Si bien están ceñidos a una pequeña franja del litoral, aportan importantes bienes y servicios ecosistémicos. Sin embargo, son espacios sometidos a una enorme tensión ambiental debido a la gran demanda por parte del



hombre para establecer instalaciones y realizar otros usos y actividades en su territorio (viviendas, paseos marítimos, vías de comunicación, agricultura, balnearios, etc.). Se consideran espacios amenazados y llegando incluso a su eliminación. La mayor parte de la costa de la provincia de Huelva dispone de una inmensa riqueza de sistemas dunares, con diferentes formaciones geomorfológicas. Dunas blancas, bosques litorales y dunas móviles forman parte de los sistemas dunares de un enorme valor natural.

Esperamos que el lector disfrute con esta Biología de Huelva que aquí le hemos querido mostrar y, sobre todo, poniendo de relieve el altísimo valor biológico, ecológico y medioambiental de la provincia de Huelva, así como visibilizar y reconocer el trabajo que los biólogos y biólogas de la Universidad de Huelva realizan desde que empezamos a incorporarnos a ella.

Finalmente, queremos agradecer a la Universidad de Huelva, al Vicerrectorado de Extensión Cultural y al Servicio de Publicaciones de la Universidad que hayan facilitado y posibilitado que este libro pueda ver la luz para conocimiento por parte de todos los onubenses de la riqueza de su tierra, de su naturaleza. Nos mueve también a ello el favorecer su protección, defensa y conservación. Y, al mismo tiempo, que este libro sirva también de estímulo a todos aquellos apasionados por la Biología y no duden en lanzarse a su estudio y conocimiento.



11



Ecología del litoral
onubense **11**
Marismas mareales

Eloy M. Castellanos Verdugo* || Carlos J. Luque Palomo

Grupo de Investigación Ecología y Medio Ambiente (RNM-311). Área de Ecología. Departamento de Ciencias Integradas. Facultad de Ciencias Experimentales. Universidad de Huelva. Campus de El Carmen. Bulevar de las Artes y las Ciencias, s/n. E-21071-Huelva. España.

* Corresponding author

Dr. Eloy M. Castellanos Verdugo || verdugo@uhu.es

Tel.: +34 959 21 98 87 || Fax: +34 959 21 94 67





Ecología del litoral onubense |1| Marismas mareales

Eloy M. Castellanos Verdugo || Carlos J. Luque Palomo



RESUMEN

Las marismas mareales son ecosistemas únicos, de alto valor ecológico, que ofrecen bienes y servicios que trascienden del ámbito geográfico local y repercuten tanto a escala regional como global.

Huelva es rica en estos ecosistemas, fundamentales cuantitativa y cualitativamente en el conjunto de los humedales de la provincia. Desde el término municipal de Ayamonte hasta el de Almonte, en todos los estuarios de los ríos que desembocan en el litoral onubenses, encontramos estos ambientes anfibios sometidos a la dinámica mareal. Las marismas de los ríos Guadiana, Carreras, Piedras, Odiel, Tinto y Guadalquivir, la última en menor proporción, están reguladas por dos pleamares y bajamares diarias que nunca son exactamente iguales, ni en intensidad ni en duración, lo que posibilita su elevada diversidad paisajística.

La regularidad astronómica de las mareas genera una distribución de sus organismos en zonación, en bandas paralelas a la línea de marea. Sin embargo, la topografía, la microtopografía y las variaciones mareales diarias determinan numerosas diferencias en la duración y en la frecuencia de las inundaciones en cada punto de la marisma que favorecen una elevada biodiversidad.

Esta rica biocenosis tiene una característica común. Los organismos son mayoritariamente halófilos, amantes (*filo*) de la sal (*halo*) y sus productores primarios exclusivamente especies halófitas (*fito*: planta), con adaptaciones que les permiten vivir en estos ambientes. Es la vegetación la que define la matriz principal de la estructura biótica en las marismas mareales.

Son numerosos los bienes y servicios que ofrecen las marismas mareales, pero lo que las singularizan es su elevada producción. Se encuentran entre los ecosistemas más productivos del mundo, con valores similares a los de los bosques tropicales y ecuatoriales. La gran carga de materia orgánica que llega al tramo final de los ríos y la propia materia orgánica que genera la marisma lo posibilitan, tras pasar de nuevo a disposición de la vegetación, en forma de nutrientes, gracias a la acción de los detritívoros y los descomponedores. Pero no sería así sin la incidencia de las mareas. Es determinante la entrada de energía subsidiaria que supone la actividad mareal, que redistribuye todos estos nutrientes dos veces al día, en cada pleamar, por toda la marisma a través de sus canales, esenciales en la estructura del biotopo de estos ecosistemas. La elevada producción es lo que hace que la importancia ecológica de las marismas de Huelva trascienda de su ámbito geográfico local. A escala regional, las marismas, son zona de cría, guardería y alimentación de numerosas especies animales en el Golfo de Cádiz, algunas de interés comercial. A escala global, no es casual que las marismas onubenses estén mundialmente reconocidas por su importancia ornitológica, siendo fundamentales para las aves de humedales alejados a centenares de kilómetros que, en sus rutas migratorias, encuentra en las marismas de Huelva puntos de alimentación, descanso y reproducción.

La conservación de las marismas y del conjunto de los humedales es entendida hoy como signo de progreso y numerosos convenios y medidas normativas promueven su protección. Sin embargo, no se ejecuta aún una efectiva gestión integral de estos ecosistemas, que siguen sometidos a una fuerte presión antrópica, lo que repercute en su estructura y en las funciones ecológicas que realizan y, por lo tanto, en los recursos y servicios que nos ofrecen, que son un bien común, un bien de todos.

PALABRAS CLAVE

Marismas mareales, producción y outwelling, sucesión, facilitación y competencia, halófitas, aves limícolas y acuáticas.

Marismas del Estero de Domingo Rubio. Al fondo, el puente sobre la Ría del Tinto, donde confluyen los ríos Tinto, Odiel y el Estero de Domingo Rubio.





[1]

Introducción

Marismas

Las marismas son ecosistemas englobados en el concepto genérico de humedal. Son ambientes periódicamente inundables, anfibios, asociados a los estuarios de los ríos y, por tanto, con influencia de aguas marinas y continentales. La preponderancia del mar sobre el río, o viceversa, determina que se extiendan tierra adentro coaligándose con los meandros del río, hasta donde el agua marina tiene influencia, o proyectadas con el estuario hacia el mar, configurando deltas.

Las marismas, al igual que otros tipos de humedales, han estado consideradas por el hombre como ambientes encharcados en los que resultaba complicado obtener algún provecho económico directo y se han vinculado además al origen de distintas enfermedades para las poblaciones próximas. Afortunadamente, conservar los humedales, entre ellos las marismas, es entendido hoy como signo de progreso. Desde los años 80 del siglo XX, la percepción sobre las marismas cambió radicalmente, pasando a ser ecosistemas muy valorados por los servicios ambientales que prestan gracias a sus funciones ecológicas, y también por sus funciones socioeconómicas e histórico culturales, siendo numerosos los acuerdos internacionales que las protegen, entre los que destaca el Convenio que se firmó en la ciudad iraní de Ramsar en 1971.

En sus estadios iniciales, las marismas litorales se cubren de agua dos veces al día por efecto de las mareas, aunque, en una escala temporal amplia, pueden terminar aisladas de la influencia mareal por diferentes procesos geomorfológicos litorales y estuarinos, quedando colmatadas parcialmente de sedimentos. Pasan entonces a ser llanuras aluviales que se inundan estacionalmente por lluvias y por avenidas fluviales. En la provincia de Huelva, las marismas con inundación estacional vinculadas al río Guadalquivir son quizás las más conocidas, por estar asociadas a espacios emblemáticos como el Parque Nacional de Doñana y El Rocío. Sin embargo, son las marismas con influencia predominante de las mareas las que encontramos en los demás estuarios de la costa onubense. Así, las marismas de los ríos Guadiana y Carreras, del río Piedras y de los ríos Odiel y Tinto son, principalmente, marismas mareales. En las orillas del Guadalquivir también encontramos inundaciones por las mareas pero estas marismas mareales son minoritarias en relación a las marismas interiores, que solo se inundan en los periodos de lluvias [FIGURA 11-1A].

[2]

Marismas mareales. Cómo se forman

Los cambios del paisaje en nuestras latitudes suelen tener asociados una escala temporal estacional. Sin embargo, las marismas mareales presentan la singularidad de pasar en unas horas de ser predominantemente terrestres a estar totalmente inundadas, y viceversa, y esas inundaciones, aunque



cíclicas y dos veces al día, no ocurren siempre a las mismas horas ni con igual intensidad. Esto, junto con la estacionalidad, permite observar las marismas mareales con paisajes diferentes durante los 365 días del año.

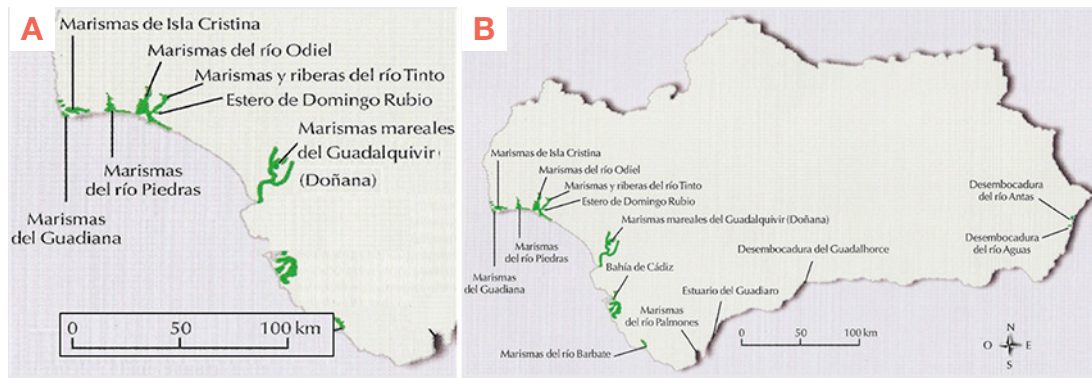
En el litoral andaluz encontramos una relevante presencia de este tipo de ecosistemas [FIGURA 11-1B], si bien son mucho más extensas las marismas mareales del Golfo de Cádiz que las de los ríos mediterráneos. El motivo es doble. Por una parte, los ríos de la vertiente mediterránea parten de la cordillera Penibética, muy próxima al mar, por lo que son ríos cortos y de mucha pendiente media hasta casi su desembocadura, con un corto tramo final. En cambio, los que desembocan en el Atlántico son ríos mucho más largos y caudalosos, con un extenso tramo final ramificado en numerosos meandros de escasa elevación topográfica, al que llegan con una importante carga de sedimentos finos en suspensión, acumulada durante sus amplios trayectos.

Por otro lado, la amplitud de las mareas difiere mucho al este y oeste del Estrecho de Gibraltar. En el mediterráneo, las variaciones medias mareales oscilan entorno a los 50 centímetros de altura durante gran parte del año, por lo que el corto tramo bajo de los ríos no está sometido a grandes inundaciones, y sus marismas son pequeñas en extensión. Son estuarios micromareales. Por el contrario, las amplias llanuras de la desembocadura de los ríos del Golfo de Cádiz se pueden ver superadas por amplitudes mareales de hasta 4 metros, lo que supone una incursión del océano tierra adentro durante decenas de kilómetros, dos veces al día. Son estuarios mesomareales. Este último tipo de estuario es el que encontramos en el litoral de Huelva, donde el caudal de los ríos compite con la elevada amplitud mareal del océano y la fuerte deriva litoral originada por los vientos predominantes de poniente. Cuando estas fuerzas se contrarrestan, arenas que arrastra el mar se depositan próximas a la bocana de los estuarios conformando barras y ganchos arenosos que retienen la carga de sedimentos finos en suspensión que transportan los ríos en su tramo final, lo que supone la génesis de una marisma mareal.

FIGURA 11-1

A: Marismas en el litoral de Huelva. **B:** Marismas en el litoral andaluz.

FUENTE: Modificado de Castellanos y Luque 2009.





[2.1]

Planicies y marismas mareales

El origen de una marisma ocurre, por tanto, por la deposición de los sedimentos finos continentales que trae el río (limos y arcillas), que quedan atrapados por barras o ganchos de arena, sedimentos gruesos, que transporta el mar por deriva litoral. Estas barreras, que se generan al depositarse la arena en la bocana de los estuarios o en bahías, tras minimizarse la fuerza de deriva con los flujos y reflujos mareales y el caudal del río, conforman planicies costeras intermareales, poco profundas, que absorben la energía marina y retienen los sedimentos finos continentales [FIGURA 11-2]. Éstos, que llegan en suspensión, se depositan al disminuir la velocidad de la corriente del río en el estuario, ayudados por procesos de floculación de las arcillas, que ocurren por la mezcla de aguas continentales y marinas. La precipitación de sedimentos finos por floculación puede llegar a suponer hasta el 80% del total de sedimentos depositados sobre la marisma (Christiansen *et al.* 2000).

Se han desarrollado diferentes modelos para explicar la transición desde planicies intermareales fangoarenosas hasta la formación de una marisma, tanto modelos de dinámica vertical como modelos de dinámica lateral de migración de la marisma, dando mayor o menor relevancia a la pendiente de la planicie mareal hacia tierra (ramp models) o a la micromorfología de la red de canales mareales (creek models) (Pratolongo *et al.* 2019). Las variaciones microtopográficas que ocurran también tendrán importancia en la evolución de la marisma. Una mayor acumulación diferencial de sedimentos en el borde de los canales tras cada inundación acabará creando muros microelevados, los *levées*. Por el contrario, pequeñas depresiones que se retroalimenten con los flujos y reflujos mareales terminarán configurando cubetas. Ambos, *levées* y cubetas, modificarán localmente los patrones de inundación de la marisma, al ser elementos estructurales que retienen agua durante las bajamares.

Sin embargo, hasta ahora ningún estudio había analizado los cambios en el medio sedimentario y en la vegetación de marismas mareales durante el tiempo necesario para confirmar alguna de estas hipótesis, que no disponían por tanto del respaldo experimental necesario. Castillo *et al.* (2021), en un estudio de investigación en tiempo real durante 35 años, demuestran los papeles centrales que desempeñan la facilitación y la hipótesis del gradiente ambiental en la formación de estos ecosistemas, desde el comienzo de la formación de una marisma a partir de una planicie intermareal. Al comienzo de este estudio en 1984, el papel ecológico y evolutivo de la facilitación estaba lejos de ser aceptado como regla general. Tampoco estaba claro en ese momento que el estrés ambiental estuviera asociado con un cambio en las interacciones entre especies, pasando de la competencia entre ellas a la facilitación. De igual modo, el desarrollo geomorfológico ocurrido durante estos 35 años respalda la transición desde “marisma sumergida” a una “marisma emergida”, lo que hasta ahora sólo estaba teorizado para esta elevación de marea.

El proceso, inicialmente físico, se refuerza con la estabilización superficial de los sedimentos por cianobacterias, diatomeas y otras algas mucilaginosas (Coles 1979, Stal 2010) y por fanerógamas marinas [FIGURA 11-2A Y B]. Cuando los depósitos de fangos finos alcanzan una elevación suficiente, emergen durante las mareas bajas y pueden ser colonizados y estabilizados por una vegetación terrestre adaptada a las duras condiciones de inundación [FIGURA 11-2C]. Las plantas de marismas son plantas vasculares terrestres adaptadas a la inundación y el encharcamiento de los suelos, y comparten el hecho de



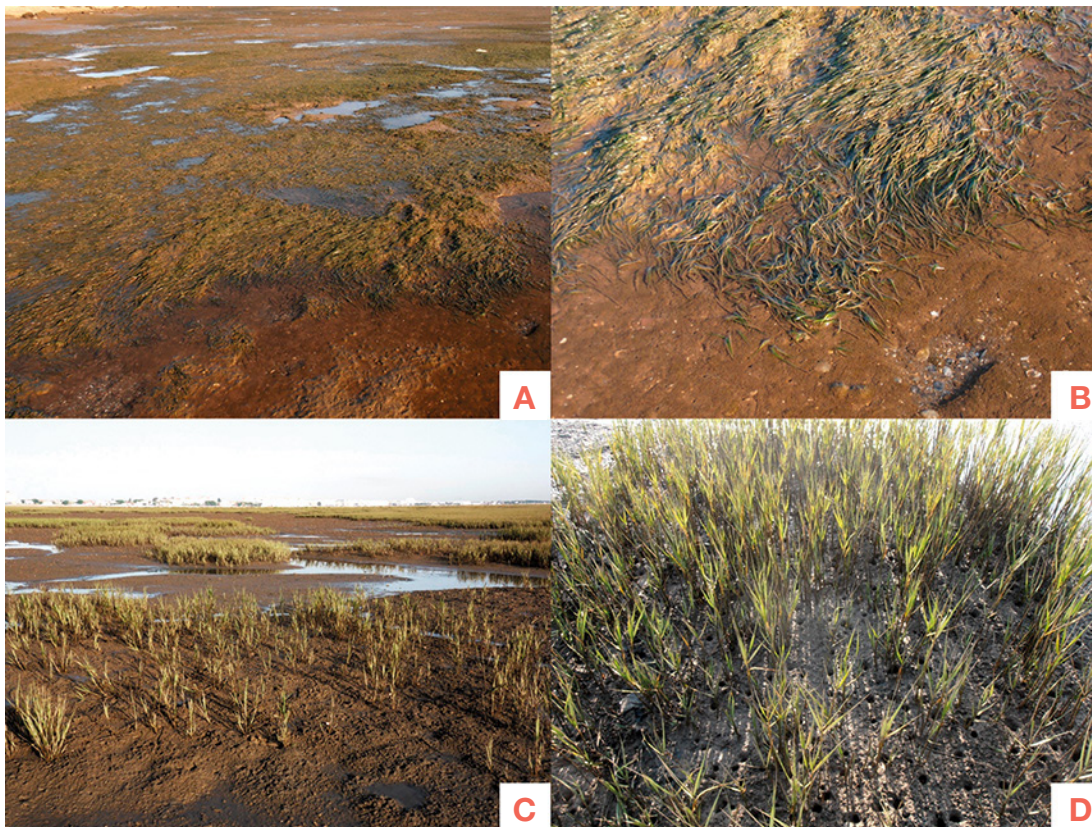
desarrollarse y reproducirse con la exposición repetida al agua marina. Son los organismos extremófilos llamados halófitos y suponen menos del 0,2% de todas las plantas del planeta (Flowers y Colmer 2015).

Se sabe que la morfología de las marismas está fuertemente correlacionada con los patrones de vegetación a través de una compleja interacción de procesos biológicos y físicos (Silvestri *et al.* 2005). Aunque los procesos físicos probablemente dominan en las marismas mareales, principalmente en los estadios iniciales, es la vegetación, la que comienza a estructurar la marisma. Donde la vegetación pionera coloniza una planicie fangosa, disminuye aún más la velocidad de flujo del agua, acelerando los procesos de floculación y la tasa de acreción de sedimentos. A la vez, el desarrollo de los rizomas y raíces de estas plantas los consolidan.

FIGURA
11-2

Marismas del río Odiel

A: Planicie mareal fangosa parcialmente cubierta por un tapete de algas bentónicas y de fanerógamas marinas. **B:** Tapete de la fanerógama marina *Zostera noltii*. **C:** *Spartina maritima* colonizando una planicie mareal. Al fondo rodales de esta especie y, entre ellos, una incipiente red de canales mareales en formación. **D:** Detalle de un rodal sobreelevado de *Spartina maritima* por la acreción diferencial de sedimentos sobre su cobertura vegetal respecto a zonas sin vegetación.





Si bien, los procesos de colonización no son simples (Balke *et al.* 2016), en las planicies intermareales, la vegetación se expande por nucleación (Castellanos *et al.* 1994), conformándose montículos de vegetación que alteran la hidrodinámica y retienen más sedimentos, alrededor de los cuales, en las zonas aún desnudas y más deprimidas, se empiezan a configurar por efecto del flujo y reflujo mareal una red de canales que resultará determinante en la configuración estructural y funcional de las marismas [FIGURA 11-2C Y D]. A partir de aquí, se desarrollan patrones predecibles pero complejos, que en ambientes de alta energía parecen reflejar las fuerzas abióticas, pero que son ampliamente controlados por procesos bióticos en ambientes de baja energía y de elevado estrés ambiental (Mitsch y Gosselink 2015, Castillo *et al.* 2021).

[2.2]

Facilitación competencia y sucesión

Entre los procesos bióticos que predominan en la colonización inicial de las planicies intermareales en ambientes de baja energía, destaca el de facilitación (Castellanos *et al.* 1994, Castillo *et al.* 2021). Con la aparición de las primeras especies se suavizan las duras condiciones del medio, ayudando esto a que otras especies también puedan establecerse, repitiéndose el proceso. En las planicies de marea desnudas es posible observar esta secuencia inicial de colonización y de sucesión ecológica, con la sustitución de las primeras especies por otras nuevas.

Las microalgas bentónicas que tapizan las planicies de fangos intermareales mejoran la estabilidad de estos sedimentos, lo que facilita la aparición de las primeras plantas vasculares. En las marismas de Huelva, mientras la inundación sea casi permanente, pueden observarse camas de la fanerógama marina *Zostera noltii* [FIGURA 11-2A Y B]. A su vez, estas poblaciones mejoran las tasas de acreción de sedimentos, posibilitando que semillas o propágulos de halófitas puedan establecerse cuando, por elevación topográfica, disminuya el tiempo de inundación. *Spartina maritima* [FIGURA 11-2C] es una de estas colonizadoras primarias sobre suelos con muy poco oxígeno y con muchas horas de inundación. Esta gramínea perenne rizomatosa se establece sobre ellos y se expande por nucleación y actúa desde ese momento como una ingeniera ecológica, al modificar y suavizar las duras condiciones ambientales iniciales que soporta y permitir así que lleguen otras especies que sin estos cambios no podrían vivir allí.

Spartina maritima configura pequeños domos sobreelevados [FIGURA 11-2D], por una mayor acreción diferencial de sedimentos sobre su dosel vegetal, que actúa como trampa para estos sedimentos, al disminuir la velocidad del agua del estuario que las inunda durante cada marea alta, favoreciendo así la precipitación de los elementos sólidos en suspensión. Estos, al depositarse, van creando zonas más elevadas y extensas que pasan menos tiempo sumergidas y que tienen más oxígeno en el suelo, lo que facilita que puedan ser colonizadas por otras especies. *Sarcocornia perennis* es la primera especie capaz de vivir en este ambiente mejorado, acelerando el proceso de atrapar sedimentos, al tiempo que es polinizada por otra especie estrechamente relacionada que vive en las zonas altas de la marisma, *Sarcocornia fruticosa*. El híbrido entre estas dos especies de *Sarcocornia* coloniza el centro más elevado de los montículos marismeños, con condiciones ambientales aún más suaves y, con el tiempo, logra desplazar a su madre (Figuroa *et al.* 2003).



FIGURA
11-3

Secuencia fotográfica que ilustra el desarrollo sucesional de una marisma en el litoral de Huelva entre 1986 y 2020. La Laguna de Don Claudio, Marismas del Odiel.

FUENTE: Modificado de Castillo *et al.* 2021.





De esta manera [FIGURA 11-3], los montículos casi permanentemente inundados construidos inicialmente por *Spartina*, que es desplazada posteriormente por las *Sarcocornia*, van uniéndose y aumentando en altura hasta formar una marisma de elevación media que se inunda mucho menos y coincide con el nivel medio de las mareas altas en esa zona. La última especie en aparecer en esta marisma media en ascenso es *Atriplex portulacoides* que llega a ser la especie dominante de las marismas medias al crecer sobre las tres especies anteriores. En esta sucesión de colonizaciones, Castillo *et al.* (2021) muestran como la competencia es una relación más de la naturaleza, quizás la más importante, aunque la facilitación domina las relaciones entre especies en condiciones muy estresantes. Las hipótesis sobre la sucesión en los ecosistemas de marisma, basadas en elementos teóricos descritos hace ya más de 300 años (Pignatti y Ubrizsy Savoia 1989), tienen ahora el respaldo experimental necesario (Castellanos 2022).

[3]

Mareas

Los ciclos y rangos mareales son importantes en la configuración física y biológica de este tipo de marismas. La dinámica de las mareas determina cuánto tiempo y con qué frecuencia se inunda cada zona, siendo esto último, la frecuencia, concluyente para establecer el límite de elevación inferior global de las plantas vasculares en las planicies intermareales (Balke *et al.* 2016), entre otros factores (Castillo *et al.* 2000, Silvestri *et al.* 2005).

Los ciclos mareales implican, además, un hecho diferenciador para este tipo de ecosistemas desde el punto de vista trófico, pues suponen una importante entrada de energía subsidiaria dos veces al día, convirtiendo a las marismas mareales en uno de los ecosistemas más productivos del planeta, con valores de entre 1000 y 3000 g.m⁻².año⁻¹ (Mitsch y Gosselink 2015). Esta entrada de energía fluye a través de la extensa red de canales que se comienza a configurar en la marisma desde su origen [FIGURA 11-4].

Preocupa por ello que existan evidencias de cambios en los rangos de las mareas debido al aumento del nivel del mar y a la ingeniería costera en todo el mundo y las consecuencias que puedan tener sobre la estructura y función de estos ecosistemas y sobre su producción.

El patrón observable de los ciclos mareales obedece a tres procesos principales superpuestos que ocurren a escalas temporales diarias, mensuales y anuales, respectivamente. Los tres, de naturaleza y exactitud astronómicas, están relacionados con la disposición que presentan la Tierra, la Luna y el Sol entre sí y el efecto de sus interacciones gravitatorias sobre los océanos y mares y el de las fuerzas centrípetas por rotación terrestre sobre estas masas de agua.

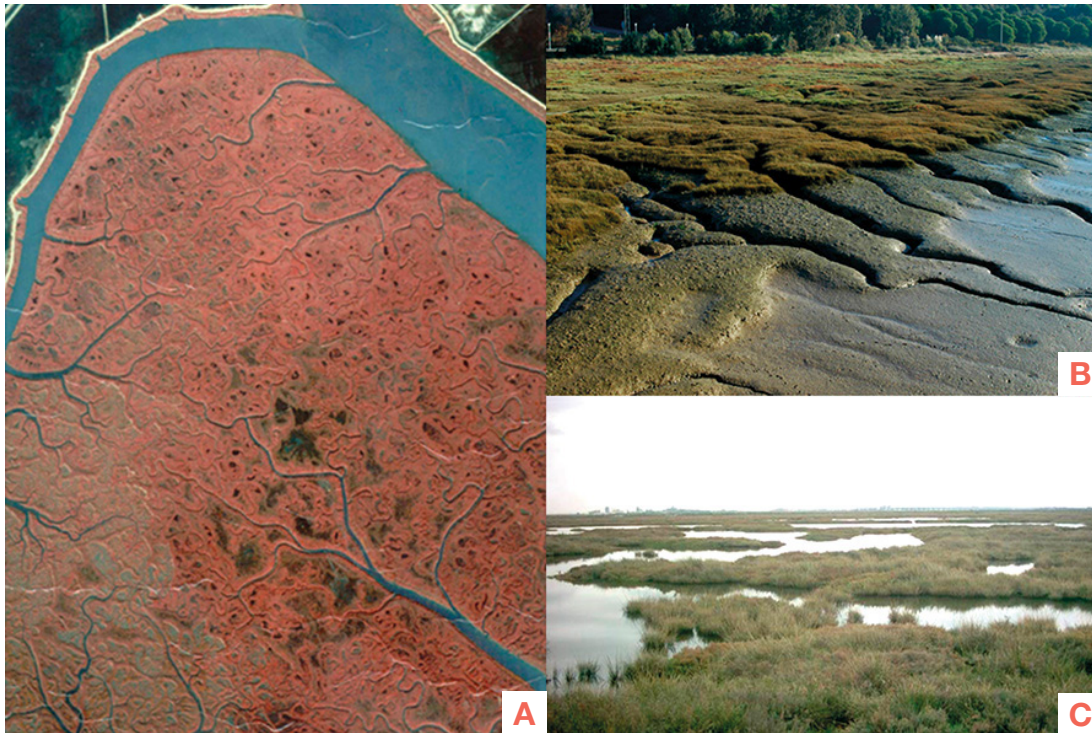
Es el carácter astronómico de estos procesos el que permite que los niveles que alcanza la marea en cada momento y sus máximos y mínimos diarios sean predecibles y puedan ser calculados con exactitud de centímetro para cualquier punto del planeta. Luego, las características de la costa, la latitud, el tamaño de la cubeta de los distintos mares y océanos en que los continentes fragmentan el mar, los patrones de vientos y la presión atmosférica determinarán la amplitud mareal y si el ciclo es semidiurno, excepcionalmente diurno o una mezcla de ambos (Adam 1993).



FIGURA
11-4

Red de canales mareales

A: Fotografía aérea en falso color de la zona norte de Isla de Enmedio, en las marismas del río Odiel. Se aprecia en azul la compleja red dendrítica de canales mareales que permite la inundación de la marisma con cada pleamar. **B:** Red de canales mareales entre la vegetación y en la planicie fangosa descubierta durante la bajamar en la margen derecha del Estero de Domingo Rubio. **C:** Canales mareales en las marismas del río Odiel durante una marea alta.



[3.1]

Mareas altas y bajas

El patrón mareal en Huelva es semidiurno [FIGURA 11-5A], con dos mareas altas y dos bajas, alternas, en un periodo de algo más de 24 horas, que transforman cíclicamente a la marisma de ecosistema acuático en terrestre y viceversa. Estas mareas ocurren, principalmente, por la atracción gravitatoria lunar ejercida sobre cualquier punto del mar en relación a su disposición relativa con la Luna, en cada momento del día. Esto, junto con la propia gravedad terrestre y la fuerza centrípeta debida a la rotación de la Tierra, hace que el resultado observable en el litoral sea una onda marina que inunda la costa en su recorrido. Cuando la Luna está frente a una zona litoral o de espaldas a ella, el océano se abomba y la pleamar cubre sus costas. Cuando seis horas más tarde su posición relativa es en ángulo recto con respecto a la Luna, las



fuerzas se han anulado entre sí y el mar tiende a recuperar su nivel, retirándose. Es la bajamar. Pleamares y bajamares no ocurren siempre a la misma hora y sus picos avanzan en el tiempo cada día. Esto se debe a que la rotación completa de la Tierra supera las 24 horas y, en ese periodo, la luna también se ha desplazado por lo que cualquier punto del océano no volverá a encarar a la Luna hasta más de un día después.

[3.2]

Mareas vivas y muertas

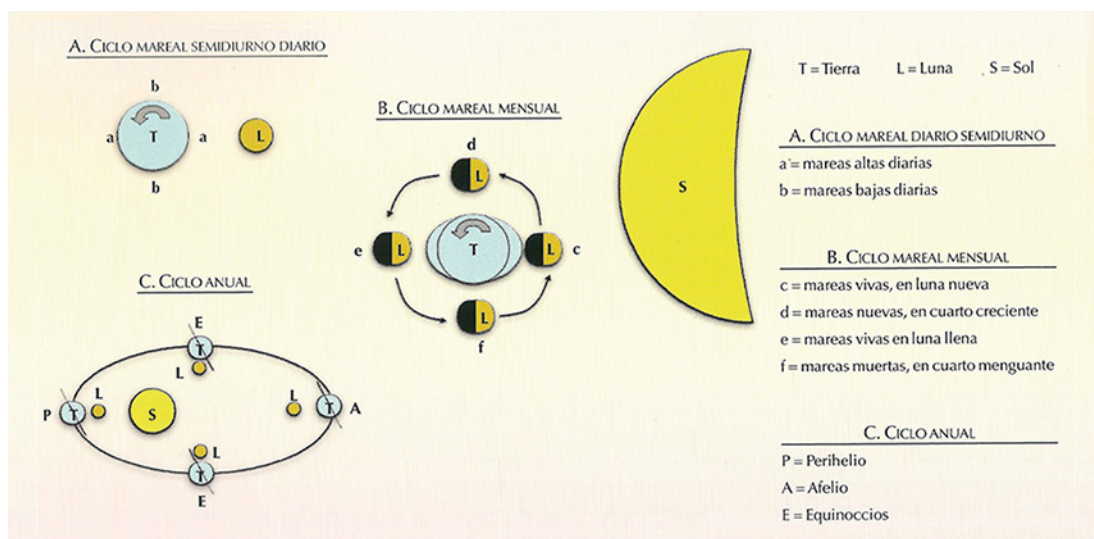
Al ciclo que se repite dos veces al día se superpone otro que se repite dos veces en algo menos de un mes, en el tiempo que tarda la luna en dar la vuelta a la Tierra [FIGURA 11-5B]. Se alternan así, aproximadamente cada semana, mareas vivas con mareas muertas. Cuando la Tierra, la Luna y el Sol están en sicigia (luna nueva y luna llena), la resultante de las fuerzas de gravitación de los tres planetas genera las mayores amplitudes diarias de marea. Son las mareas vivas. Cuando los tres planetas están en cuadratura (cuarto menguante y cuarto creciente) se anulan parcialmente estas fuerzas y la amplitud mareal es menor. Son las mareas muertas.

FIGURA 11-5

Ciclos mareales y procesos astronómicos que los originan

A: Ciclos mareales semidiurnos diarios, vinculados al movimiento de rotación de la Tierra y la posición relativa de la Luna con respecto a cualquier punto terrestre durante un día. **B:** Ciclos mareales mensuales, asociados a la traslación de la Luna alrededor de la Tierra y la posición que ocupan Tierra y Luna respecto al Sol. Una vuelta de la Luna se completa en unos 28 días, cuatro semanas. **C:** Ciclos mareales anuales, que ocurren por la traslación del sistema Tierra-Luna alrededor del Sol.

FUENTE: Modificado de Castellanos y Luque 2009.





[3.3]

Mareas equinocciales y mareas astronómicas

El tercer patrón de mareas está asociado a la traslación de la Tierra y la Luna alrededor del Sol [FIGURA 11-5C]. Aunque en el paso de la Tierra por el perihelio las mareas son intensas, el momento en el que se registran las mayores mareas vivas del año es cuando el sistema Tierra-Luna atraviesa los equinoccios, a finales de marzo y de septiembre. Son las mareas equinocciales. Hay una o dos mareas equinocciales con las máximas alturas absolutas sobre el cero hidrográfico, las mareas altas astronómicas, que ocurren en los días del equinoccio, y suelen ser precedidas o seguidas de las más próximas a este nivel cero de referencia, las mareas bajas astronómicas. Estos días se da el mayor recorrido mareal posible y las mareas serán excepcionales si la Luna cruza el plano de la eclíptica entre la tierra y el Sol. En las marismas del litoral de Huelva se superan entonces los 4 metros sobre el cero hidrográfico y las mareas bajas llegan a marcar uno o dos centímetros sobre este cero teórico de referencia.

Los tres patrones se superponen y, según la época del año, las mareas altas y bajas diarias podrán ser vivas o muertas, equinocciales o incluso astronómicas [FIGURA 11-6].

FIGURA
11-6

Bajamar astronómica en el Canal del Padre Santo en las marismas de la desembocadura conjunta de los ríos Odiel y Tinto en Huelva.





[4]

Mareas, marismas y producción

Las marismas mareales se encuentran entre los ecosistemas con mayores producciones primarias netas del mundo, alcanzando valores similares a los de los bosques ecuatoriales y tropicales lluviosos y superando puntualmente estas cifras. En nuestras costas, la producción de las marismas está muy por encima de la de los arenales adyacentes con matorral o bosque litoral mediterráneo. Esto se debe a la importante entrada de energía subsidiada por las mareas, que sólo afecta a las zonas que se inundan a través de los numerosos canales que configuran la estructura de una marisma. La benignidad de un clima mediterráneo suavizado por la influencia atlántica, con temperaturas moderadas y una elevada radiación solar, permite que los valores altos de producción se mantengan durante casi todo el año en las marismas de Huelva.

No existen balances globales de producción en las marismas mareales de la costa de Huelva, sin embargo, por la mayor extensión de sus estuarios y la mayor amplitud de sus mareas, se presuponen más productivas que las del litoral andaluz mediterráneo. De estas últimas, las del Mediterráneo, sí se encuentran con más frecuencia valores de producción primaria neta de las especies que las caracterizan. Estas especies son siempre plantas vasculares halófilas, pero no hay datos de lo que aportan las microalgas bentónicas ni el fitoplancton.

[4.1]

Detritívoros y descomponedores

Es evidente el peso que tienen los ciclos de marea y los innumerables canales mareales en explicar el porqué de esta elevada producción en toda la marisma inundable, que se ve abonada dos veces al día por aguas muy ricas en nutrientes y en materia orgánica refractaria, disuelta o particulada. Sin embargo, este subsidio energético (Odum 1980) asociado a la redistribución por las mareas de la carga en nutrientes y materia orgánica generada por la propia marisma o alóctona aportada por el río, no sería tal sin la actuación de la comunidad microbiana, principalmente bacterias y hongos saprobios. Estos desempeñan un papel clave en el equilibrio y la dinámica ecológica de las marismas, al contribuir a la degradación de la materia orgánica compleja y al reciclaje de nutrientes, que quedan de nuevo a disposición del sistema. En particular, resulta relevante la función de los hongos marinos saprobios en la degradación de lignina y celulosa de los restos vegetales de halófitas (Calado *et al.* 2015) y la actuación de las bacterias en la rápida degradación de la materia orgánica lixiviada de la vegetación de marismas (Wang *et al.* 2014).

Los ciclos mareales diarios y los cambios cíclicos que en pocas horas éstos generan en las condiciones abióticas, afectan a la estructura de las comunidades microbianas activas presentes en el agua que inunda la marisma, aunque se mantienen estables las comunidades que viven en los sedimentos, donde tanto hongos como bacterias parecen desempeñar un papel importante en la descomposición anaeróbica de la materia orgánica (Kearns *et al.* 2018).

Es poco conocida la forma en que cambios permanentes en las condiciones abióticas puedan afectar la proporción activa de la comunidad microbiana, aunque se sabe que el incremento de la sa-



linidad y de la temperatura aceleran la descomposición de los restos vegetales que redistribuyen las mareas (Wu *et al.* 2017). Atendiendo a esto, es probable que el ciclo de nutrientes, la captura de sedimentos y el almacenamiento de carbono pudieran verse afectados de manera compleja por un clima más cálido, por patrones de precipitación alterados y por intrusiones marinas vinculados al cambio climático y al aumento del nivel del mar.

Tampoco se sabe aún qué importancia puede tener en estos procesos la ocupación masiva de las marismas por halófitas exóticas invasoras. Su presencia, en detrimento de las especies autóctonas, puede suponer variaciones en los valores de producción, en los flujos de energía y su intercambio con otros ecosistemas vinculados, en la capacidad de secuestro de carbono del suelo por cambios inducidos en las actividades microbianas, en el contenido de carbono orgánico en los sedimentos y en los balances de las emisiones de metano y óxido de nitrógeno con la atmósfera. En nuestras marismas, la gramínea invasora *Spartina densiflora* llega a ocupar amplias extensiones de marisma media y alta (*mares de espartina*) y registra altos valores de producción, superiores a los encontrados en los lugares de origen de la especie (Peixoto y Costa 2004). Sin embargo, con escasos consumidores locales y con tasas de descomposición aparentemente bajas, la gramínea mantiene su biomasa muerta estante durante mucho tiempo. A los elevados valores de producción de las marismas invadidas por *Spartina densiflora* se contraponen muy probablemente bajas tasas de renovación, permaneciendo la energía fijada por estos productores primarios durante más tiempo sin estar disponible para otras comunidades, sedentarias o no, de la biocenosis de la marisma.

La meiofauna y la mesofauna son también un componente esencial en las asociaciones heterótroficas de las marismas, al proporcionar un enlace trófico entre los detritos de las plantas y las comunidades microbianas y de macroinvertebrados asociadas, y su contribución e importancia a la descomposición en marismas mareales empieza ahora a ser comprendida (Haynert *et al.* 2017). Los copépodos bentónicos dominan las comunidades meiofaunales de fitodetritos marinos, tanto en términos de abundancia numérica como de diversidad de especies (Mascart *et al.* 2018), por lo que es probable que en marismas mareales estos grupos biológicos tengan también un protagonismo relevante. En ecosistemas lóticos continentales sí se ha comprobado como cladóceros y copépodos agregan complejidad a las redes alimentarias detriticas al aumentar la diversidad vertical y modular las interacciones bióticas, con importantes consecuencias para las transferencias de carbono y energía (Chambord *et al.* 2017).

[5]

Marismas, producción y otros ecosistemas asociados

[5.1]

Escala local versus escala regional

La elevada producción de las marismas mareales las ha llevado a ser consideradas determinantes, a su vez, de la producción de los estuarios que las bañan y de los ecosistemas costeros próximos, al



exportar hacia ellos una importante carga de detritos, principalmente de macrófitos. Para Teal (1962) las mareas eliminan el 45% de la producción antes de que los consumidores de las marismas tengan la oportunidad de usarla y, al hacerlo, permiten que los estuarios puedan albergar una importante fauna. Este paradigma clásico del *outwelling* ha sido y sigue siendo revisado, vinculándose su confirmación o rechazo al caudal de los ríos, a la frecuencia y la amplitud mareales, a la geomorfología costera, a la edad funcional de la marisma, a periodos puntuales asociados a las grandes mareas equinocciales y a las tormentas o al secuestro de carbono azul.

Son complejos los procesos que explican el balance de carbono en ecosistemas costeros con vegetación (Nixon 1980, Hopkinson 1988, Kristensen *et al.* 2008), y no todos los estudios coinciden con el paradigma de Teal (1962) sobre la generalidad de estos ecosistemas como grandes exportadores de materia orgánica que respaldan gran parte de la producción secundaria de estuarios y aguas litorales próximas. No queda claro si las marismas mareales son exportadoras netas o importadoras de materia orgánica (Nixon 1980, Hopkinson 1988, Odum 2000). Más bien, la relación real dependerá en gran medida del régimen de inundación, la geomorfología y la forma de materia orgánica (disuelta/partícula), o el tipo de nutriente (carbono/nitrógeno), y podría modificarse en función de los cambios ambientales que puedan darse en el futuro próximo (Duarte *et al.* 2017). En este sentido, en la actualidad existen cada vez más estudios que se enfocan en el papel de la vegetación de los ecosistemas costeros, entre ellos las marismas, como sumideros de carbono azul debido a su eficiencia en la captura de materia en suspensión durante las inundaciones y la producción orgánica asociada (McLeod *et al.* 2011). El carbono secuestrado puede ser devuelto a la atmósfera, enterrado por largos períodos de tiempo, o exportado a los ecosistemas adyacentes, pero queda por dilucidar qué pesará más y qué menos en el balance total del carbono y el papel que esto pueda desempeñar en el cambio climático global. Se ha profundizado poco en la relación entre la producción aérea e hipogea de las halófitas de marismas, en las tasas de renovación de su biomasa, o en la relación producción-acreción y por lo tanto en la mineralización *in situ* de la materia, aunque se sabe que la descomposición de las raíces en marismas tiene un papel muy importante en el balance global de carbono, pudiendo llegar a suponer hasta el 80% de la tasa de acumulación de carbono almacenado en los sedimentos (Ouyang *et al.* 2017).

A escala regional, en el balance del carbono costero se debería incluir explícitamente lo que ocurre en humedales mareales, en los estuarios y en las aguas litorales adyacentes, así como los vínculos entre ellos. En particular, el peso de las marismas mareales en este balance es muy importante a pesar de suponer una extensión muy pequeña respecto a la del estuario y el litoral, por lo que ignorar cualquiera de estos ecosistemas puede producir una imagen sesgada del ciclo del carbono costero (Najjar *et al.* 2018). La relevancia de las marismas mareales del litoral onubense trasciende por tanto del ámbito local de cada una de ellas, siendo ecosistemas fundamentales en el funcionamiento de toda la costa del Golfo de Cádiz, desde Tarifa hasta Sagres.

Desde esta perspectiva regional, algunos estudios han apuntado la idea de que la exportación desde las marismas y el estuario a las costas próximas es probablemente más por biomasa de peces juveniles y por relaciones tróficas asociadas a migraciones ontogénicas y cíclicas de las especies neotónicas que por exportación de detritos orgánicos (Deegan *et al.* 2000). La significativa contribución de los productores primarios de marismas, vía red trófica, a la producción pesquera del estuario y el litoral es una certeza (Baker *et al.* 2016, Raoult *et al.* 2018).



[5.2]

Escala regional y escala global

En el caso de las marismas del litoral de Huelva, la importancia de su producción supera la escala regional y alcanza relevancia global. A ello contribuye también su posición biogeográfica. Miles de aves limícolas y acuáticas que siguen cada año la ruta migratoria del Atlántico Este, con requerimientos energéticos extremadamente altos y altísimas tasas de alimentación, dependen de la producción de nuestras marismas en su camino entre las zonas de invernada y las de reproducción y cría, utilizándolas para descansar y reponer energía [FIGURA 11-7]. Las relaciones tróficas que se establecen en este caso tampoco son simples, y están sujetas a variaciones estacionales de distribución y abundancia de predadores y presas. En las marismas del Odiel se ha comprobado que existe una elevada variación espacial y temporal en la dieta de aves limícolas (Charadriiformes) durante su migración en el Sur de Europa (Sánchez *et al.* 2005, 2006a y b). Para el archibebe común (*Tringa totanus*), la abundancia de diferentes grupos de invertebrados en egagrópilas varía estacionalmente. En primavera pupas y lar-

FIGURA
11-7

Aves limícolas (aguja y correlimos) y **zancudas** (garceta y espátulas) alimentándose y descansando en las marismas del río Odiel.





vas de *Chironomus salinarius* dominan en volumen, seguidas por larvas de *Ephydriidae* y *Paracymus aenus*. Poliquetos y moluscos predominan en otoño, e isópodos en invierno. En otoño, larvas de quironómidos, semillas de *Mesembryanthemum nodiflorum* y quistes de *Artemia* son relativamente más abundantes en heces, y poliquetos, isópodos y moluscos aparecen más en egagrópilas.

A su vez, estas aves juegan un importante papel en la distribución de otros organismos actuando como vectores de dispersión (Sánchez *et al.* 2006c, 2007, García-Álvarez *et al.* 2015).

El paradigma del *outwelling* para las marismas mareales (Teal 1962) se podría redefinir, por tanto, desde una perspectiva temporal más compleja y a una escala espacial regional y global. Resulta evidente, que la producción de las marismas del litoral onubense, en el marco del litoral suratlántico peninsular es, cuanto menos, cualitativamente de gran valor, tanto por su situación geográfica como por la variedad de los recursos que ofrece. La trascendencia ecológica de las marismas de Huelva supera su ámbito geográfico local y repercute directamente en el mantenimiento de las biocenosis de otros ecosistemas, que temporalmente llegan a formar parte de la biocenosis propia de la marisma. A escala regional, las marismas, son la zona de cría y guardería de numerosas especies animales, algunas de ellas de interés comercial para piscicultivos y para la pesca de bajura en el Golfo de Cádiz. A escala global, no es casual tampoco que las marismas del litoral onubense sean mundialmente reconocidas por su importancia ornitológica, ya que suponen una pieza fundamental para el sostenimiento de las aves de humedales alejados a cientos o miles de kilómetros que, en sus amplias rutas migratorias, encuentran en las marismas de Huelva puntos de alimentación, descanso y reproducción (Sánchez *et al.* 2005, 2006a y b).

Esto justifica la necesidad de conservarlas para preservar su estructura y los procesos ecológicos que determinan las funciones que desempeñan y los bienes y servicios que nos ofrecen como ecosistema.

[6]

Mareas, gradientes y adaptaciones

Una consecuencia de la dinámica mareal es que se generan fuertes gradientes para algunos de los factores abióticos determinantes en los procesos ecológicos de las marismas mareales. La duración y la frecuencia de las inundaciones, la salinidad, el pH, la disponibilidad de oxígeno en el suelo y su grado de encharcamiento, la incidencia mecánica del oleaje y la inestabilidad de los sedimentos oscilan marcadamente con la topografía del terreno y varían significativamente desde el extremo más oceánico de una marisma, más próximo a los niveles de marea baja, hasta el extremo más terrestre, más próximo a los niveles de marea alta. Hacia el límite más bajo e inundable de la marisma, los valores son más extremos y, además, más homogéneos, y a medida que nos acercamos a los ecosistemas estrictamente terrestres, se incrementa la heterogeneidad ambiental. Esto posibilita un gradiente de diversidad de organismos, con menor número de especies bajo las condiciones más duras cerca del límite de la inundación permanente y, al contrario, de mayor riqueza, con un ambiente más variables y, en general, más suave hacia el margen con menor duración y frecuencia de inundación. Cambios microtopográficos de cubetas y levées propician la retención de agua durante las bajamares y alteran esos gradientes.



En cualquier caso, en toda la marisma, para cada uno de estos factores abióticos, se dan valores que son extremos para la mayoría de los organismos vivos, comparados con los que se registran en los ecosistemas adyacentes, y solo especies evolutivamente adaptadas habitan estos ambientes. Todas las adaptaciones a un medio tan hostil tienen un coste energético elevado para los organismos vivos, bien para proteger los mecanismos internos de las condiciones extremas externas, bien para aumentar la eficiencia de los procesos bioquímicos en situaciones de estrés ambiental.

[6.1]

Mar, oleaje y movilidad

La fauna de las marismas mareales es tanto de afinidad marina como terrestre, principalmente invertebrados. En el extremo de la marisma más próximo al mar predominan los del primer grupo, que son más activos durante las inundaciones de marea, pero en marea baja se esconden en los sedimentos, cierran sus conchas generando microclimas con alta humedad o migran al mar. En el margen más continentalizado de la marisma abundan los organismos de afinidad terrestres, que están más presentes durante las bajamares y se desplazan a tierra o se refugian en pequeñas burbujas de aire sujetas a tallos y hojas durante las pleamares.

En el caso de la vegetación, que no puede desplazarse, en la marisma baja las especies crecen poco en altura y despliegan sistemas radiculares que retienen y estabilizan los sedimentos. Algunas desarrollan extensos sistemas rizomatosos de los que emergen tallos aéreos cortos y laxamente dispuestos, en guerrilla. Otras se expanden formando mullidos doseles vegetales que amortiguan el impacto de las olas, mientras que con sus raíces adventicias se sujetan a los fangos y los retienen. Las plantas incrementan su altura media desde la marisma más baja hacia la marisma alta, a medida que disminuye el estrés mecánico por el impacto de las olas y se estabilizan los sedimentos por el menor tiempo y frecuencia de inundación, aumentando la competencia en altura por el espacio y por la luz .

La vegetación solo dispone además de agua marina, en la que cada litro contiene aproximadamente 35 gramos de sales, principalmente de cloruro sódico, que baña los suelos de las marismas dos veces al día, salinizando el sustrato.

En los ambientes de clima mediterráneo, los gradientes de salinidad del suelo en las marismas mareales tienen un marcado carácter estacional. Tras las mareas equinocciales de septiembre, las lluvias desde otoño a primavera lavan durante unos meses los suelos de la marisma alta, la más continentalizada, propiciando suelos menos salinos que los de la marisma baja, que permanecen más tiempo inundados y con más frecuencia por agua marina. Este gradiente se invierte con las altas tasas de evapotranspiración del amplio verano mediterráneo. En la marisma baja se mantiene la salinidad, pero en la marisma alta se dispara y la sal llega a precipitar en costras salinas en las cubetas de la marisma alta, donde el agua queda retenida tras mareas vivas o equinocciales y se evapora rápidamente. Son las cubetas hipersalinas.

Sólo la vegetación halófila es capaz vivir con agua de mar y en suelos salinos, eso sí, con adaptaciones específicas y un coste energético en respiración muy elevado para eliminar la sal. Este gasto respiratorio se incrementa si las plantas crecen sobre fangos carentes de oxígenos y con potenciales



rédox muy negativos. Por ello, los gradientes físico-químicos más importantes son los de salinidad y los de óxido-reducción de los sedimentos, que vienen establecidos por la textura del suelo y por la duración y la frecuencia de las inundaciones mareales en cada zona de la marisma en relación con su altura topográfica sobre el nivel del mar.

[6.2]

Adaptaciones a la carencia de oxígeno

La disponibilidad de oxígeno en los sedimentos condiciona la química de los suelos de marismas. Cuando predominan limos y arcillas, los suelos quedan encharcados durante la bajamar, y se favorecen los procesos anóxicos. Por el contrario, texturas arenosas favorecen la percolación del agua y una mayor disponibilidad de oxígeno en los suelos al retirarse el mar. Cubetas y *levées*, que atrapan sedimentos finos, retienen agua durante las bajamares propiciando suelos fuertemente reducidos.

Para adaptarse a la carencia de oxígeno en los sedimentos, la fauna ha desarrollado mecanismos fisiológicos y estructurales, como mejoras en tejidos u órganos, mecanismos que incrementan los gradientes de oxígeno hacia el cuerpo, mejoras en el sistema circulatorio o pigmentos respiratorios más eficientes. En la tolerancia al estrés de la fauna intermareal parecen tener un papel fundamental las adaptaciones mitocondriales. Los animales de estos ambientes altamente estresantes pueden mantener la integridad y función mitocondrial a pesar de soportar fluctuaciones intensas y rápidas en la disponibilidad de oxígeno y de los cambios asociados que ello conlleva en el medio intracelular (Sokolova 2018).

La vegetación vascular se ha adaptado estructuralmente, con el desarrollo de poros en el tejido cortical que difunden oxígeno desde los órganos aéreos de las plantas hasta las raíces. Se generan microambientes oxidados de décimas de milímetros, lo que facilita la absorción radicular de los nutrientes en sedimentos altamente reducidos.

En última instancia para la vegetación, la falta de oxígeno en los sedimentos tiene un efecto directo sobre la fotosíntesis y por tanto sobre la producción neta de cada especie, lo que resulta determinante para establecer su límite de distribución más bajo en las zonas inundables, como se ha comprobado en las marismas mareales de los ríos Tinto y Odiel (Castillo *et al.* 2000).

[6.3]

Adaptaciones a la salinidad

Los organismos de marismas mareales viven en una situación paradójica. El agua, necesaria para todas las funciones vitales, aun siendo muy abundante, no se encuentra fácilmente disponible para ellos, por su elevada concentración salina. Tanto en plantas como animales, se han desarrollado tejidos u órganos especializados que regulan la concentración salina interna y protegen al organismo del efecto de la sal (osmorreguladores) o que incrementan la tolerancia fisiológica y metabólica a altas concentraciones salinas (osmoconformes). Estos procesos de regulación, tolerancia

y protección no son energéticamente baratos y los organismos, eurihalinos, deben responder ante un amplio rango de variaciones de salinidad y a potenciales hídricos muy negativos en los suelos, por lo que una mejor eficiencia en el uso del agua supone una clara ventaja competitiva.

En relación a las adaptaciones a la salinidad del medio, el grupo biológico más característico es el de la vegetación amante (*filo*) de la sal (*halo*). La vegetación halófila no sólo tolera la salinidad en el medio, sino que algunas especies necesitan vivir en presencia de una determinada concentración salina para alcanzar su estado de desarrollo óptimo. En las marismas del río Odiel, una especie característica de zonas elevadas, *Atriplex portulacoides*, estimula su capacidad de carboxilación a una moderada salinidad, incrementando así su tasa de crecimiento (Redondo-Gómez *et al.* 2007).

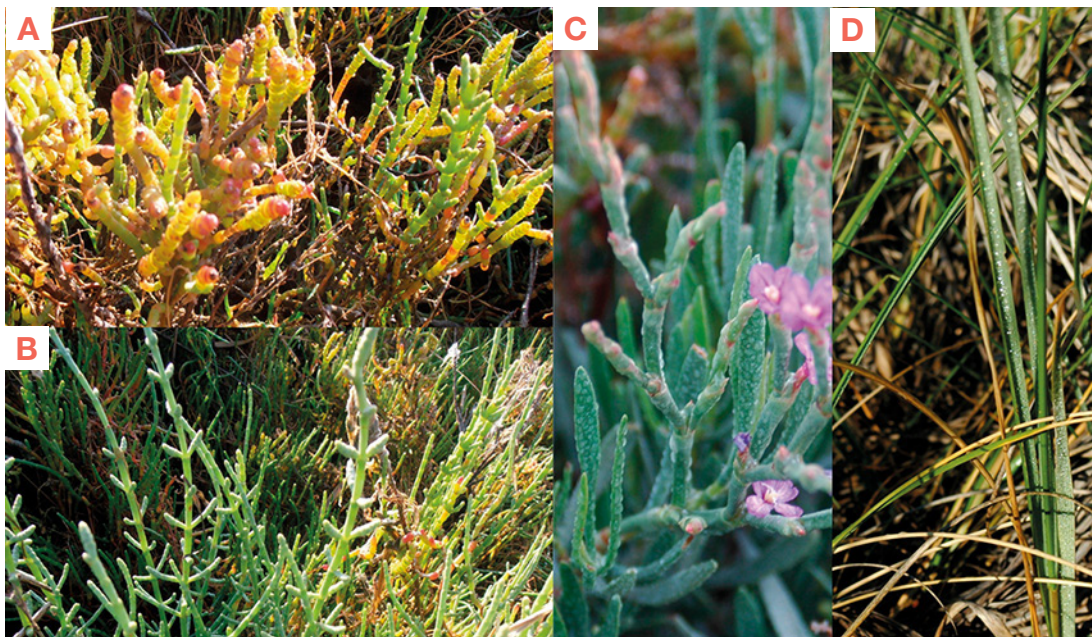
La acumulación de sales en vacuolas, la producción de moléculas osmóticamente activas, la excreción de sales por glándulas especializadas o la exclusión selectiva de iones en las raíces son los mecanismos que permiten vivir a las halófitas en estos ambientes salinos extremos.

En las marismas de Huelva son frecuentes los géneros *Arthrocnemum*, *Sarcocornia* y *Salicornia*, de la familia *Chenopodiaceae*. Estas halófitas suculentas se liberan del exceso de sal acumulándola en las vacuolas situadas en la punta de algunos de sus tallos articulados [FIGURA 11-8 A Y B], que posterior-

FIGURA 11-8

Adaptaciones de las halófitas a la salinidad del medio

Detalle de los tallos crasos de las quenopodiáceas **A:** *Arthrocnemum macrostachyum* y **B:** *Sarcocornia fruticosa*. **C:** Ligerá capa de sal fina y carbonatos sobre las hojas de la plumbaginácea *Limoniastrum monopetalum*, llamada comúnmente *salado*. **D:** Granos de sal en el envés de hojas de la gramínea *Spartina densiflora*.





mente se secan, mueren y se desprenden de la planta. Son también abundantes las plumbagináceas (*Plumbaginaceae*), como *Limoniastrum monopetalum*, y gramíneas, del género *Spartina*, que excretan el exceso de sal incorporado a sus tejidos mediante glándulas especiales que se encuentran en sus hojas, donde pueden observarse con facilidad pequeños cristales de sal, cuando la marea no cubre a estas plantas [FIGURA 11-8 C Y D], especialmente durante la época estival. En las gramíneas se observan también características xeromórficas, como el enrollamiento de las hojas para evitar pérdidas de agua, y géneros como *Limonium* y *Spartina* presentan esclerofilia como mecanismos de resistencia hídrica.

Se ha demostrado que las adaptaciones a la salinidad de las halófitas son también una ventaja para estas plantas frente a la toxicidad por metales. Los estuarios son sumideros de metales pesados, entre otros contaminantes, que se liberan directamente en ellos o que se transportan desde los ríos que drenan su cuenca. Estos metales acaban retenidos por los sedimentos ricos en arcillas de las marismas y concentrados en sus suelos. La vegetación halófila responde bien a la toxicidad por altas concentraciones de estos metales, que acumulan en sus tejidos (Luque *et al.* 1999), y la disponibilidad de sal les permite reducir su efecto fotoinhibidor (Mateos-Naranjo *et al.* 2014, 2018). Además, deben tenerse en cuenta las interacciones planta-microbio en condiciones de estrés abiótico, tanto por salinidad como por toxicidad de iones metálicos. Así, en las marismas del río Tinto, la gramínea *Spartina maritima* parece capaz de incrementar la biomasa de su raíz y aumentar su capacidad de rizoacumulación de metales pesados en suelos contaminados gracias a la comunidad bacteriana de su rizosfera (Mesa *et al.* 2018).

Un resultado evolutivo de los cambios en gradiente de los factores abióticos en las marismas mareales es la plasticidad fenotípica y genotípica que presentan los halófitos. Desde una perspectiva global, las duras condiciones abióticas en las marismas mareales han restringido el número de especies vegetales adaptadas a estos ambientes. Sin embargo, las innumerables combinaciones ambientales que genera la inundación periódica en estos ecosistemas, por sus características topográficas y microtopográficas, les han conferido una alta capacidad modular de respuesta a los cambios y son frecuentes los ecotipos y polimorfismos genéticos en algunos taxones, como las quenopodiáceas (Figueroa *et al.* 2003, Davy *et al.* 2006). La importancia de este hecho está aún por determinar, especialmente en los bienes y servicios que el conocimiento de cómo funcionan y de sus aplicaciones nos proporcione en aspectos fundamentales como la alimentación, la remediación ambiental, los retos farmacéuticos y biotecnológicos o la bioenergía.

[6.4]

Gradientes y zonación

El principal resultado de la existencia de estos marcados gradientes ambientales es la distribución de los organismos en la marisma en función de su grado de adaptación y tolerancia a los factores abióticos y de la competencia con otras especies en el uso de los recursos. En definitiva, de su balance energético. Desde una perspectiva energética simplificada, el balance positivo entre producción neta y respiración será el que determine los límites inferiores de distribución de la vegetación halófila de la marisma, dado el elevado gasto energético metabólico necesario para tolerar la inundación mareal, mantener el equilibrio salino interno y contrarrestar la reiterada falta de oxígeno en la rizosfera. Evolutivamente, con

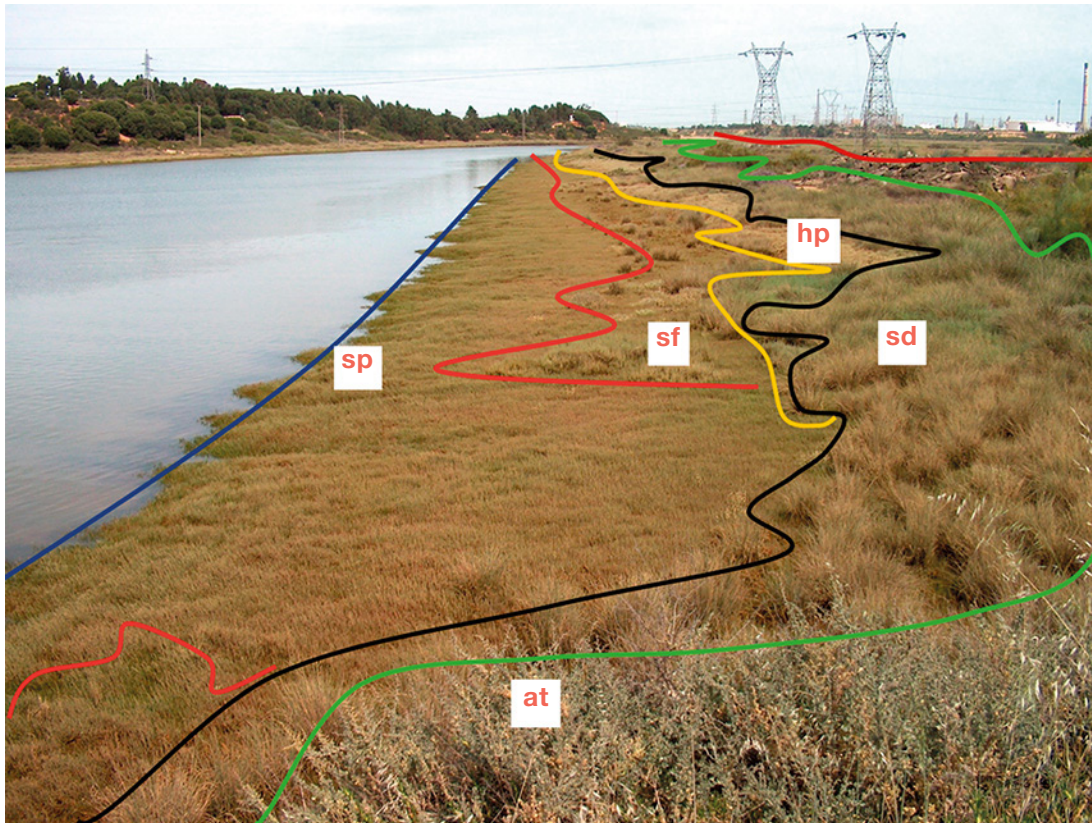


carácter general, mejoras adaptativas a los extremos ambientales se intercambian con una reducción en la capacidad competitiva de las especies. Es frecuente ver por ello una distribución en zonación de la vegetación de la marisma, dado que, para cada especie, pesa más sobre sus límites de distribución hacia el mar, la tolerancia fisiológica a los factores abióticos, mientras que los bióticos, particularmente la competencia, condicionan su expansión hacia el continente (Adams 1993), aunque regulados estos úl-

FIGURA
11-9

Marisma en el tramo final del Estero de Domingo Rubio

El dosel vegetal de *Sarcocornia perennis* (**sp**), más próxima al agua, forma un manto mullido y poco elevado que le permite soportar el impacto del oleaje. Las demás especies, *Sarcocornia fruticosa* (**sf**), *Halimione portulacoides* (**hp**), *Spartina densiflora* (**sd**) y *Atriplex halimus* (**at**), van ganando en porte con el aumento de su distancia al agua, al disminuir la frecuencia de inundación y de golpeo de las olas sobre ellas. Se aprecia una clara distribución en zonación de estas especies, que forman bandas monoespecíficas paralelas a la línea de marea (en azul). Las demás líneas marcan la separación virtual de estas bandas.





timos por los factores físico-químicos relacionados con la elevación. En bajamar, se aprecia así como la vegetación configura bandas monoespecíficas diferenciadas, paralelas a la línea de marea. [FIGURA 11-9].

La zonación suele ser más clara en espacios topográficamente más bajos, donde los periodos y la frecuencia de inundación son mayores y menor el número de especies adaptadas a condiciones ambientales tan duras. Este patrón general se ve alterado y, en conjunto, se observan paisajes con manchas de vegetación que se superponen a las bandas zonales (Adams 1993). Las cubetas, las cubetas hipersalinas, los levées, los canales, las variaciones microtopográficas y, en nuestras marismas, las modificaciones estacionales de los gradientes de salinidad del suelo fragmentan las bandas y permiten parches de vegetación. Una vez establecida, es esta vegetación la que define la matriz principal de la estructura biótica en las marismas mareales.

Es frecuente que los vientos dominantes de mar a tierra en el litoral arrastren microscópicas gotas de agua hacia el continente (espray salino) y salinicen el suelo, desplazando hacia tierra el límite superior de distribución de las halófitas. Además de sal, muchos otros elementos minerales enriquecen unos suelos más arenosos y pobres que ya no reciben el subsidio nutritivo de las inundaciones mareales.

[7]

Vegetación y fauna

La vegetación en el ámbito estricto de influencia mareal está limitada a las halófitas. Sin embargo, junto a la elevada salinidad del medio, otros factores determinantes como la duración y frecuencia de inundación y la carencia de oxígeno en los suelos hacen que el número de taxones vegetales adaptados a estas duras condiciones ambientales no sea muy elevado. En las marismas del litoral onubense destaca la familia *Chenopodiaceae* (quenopodiáceas) [FIGURA 11-10A], representada por especies muy abundantes como las anuales *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima* y las perennes, *Sarcocornia perennis* subs. *perennis*, *Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides* y *Suaeda vera*. Asociadas a las poblaciones de quenopodiáceas es habitual encontrar *Cistanche phelypaea* [FIGURA 11-10B], de la familia *Orobanchaceae*, plantas parásitas cuyo hospedador son individuos de la familia *Chenopodiaceae*.

También son muy frecuentes las gramíneas (*Poaceae*), como la autóctona *Spartina maritima* y *Spartina densiflora*, especie exótica invasora que llega a ocupar de manera monoespecífica y permanente grandes planicies de marisma media y alta, los *mares de espartina* [FIGURA 11-10C].

En la marisma más alta, en los contactos con los ganchos arenosos y sobre estos mismos arenales, son característicos los matorrales de *Limoniastrum monopetalum* (*Plumbaginaceae*), que destacan con sus numerosas flores púrpuras durante el verano [FIGURA 11-10D]. En el extremo opuesto, los fangos más bajos, que quedan descubiertos de agua muy poco tiempo durante las mareas equinociales, pueden estar ocupados por fanerógamas marinas como *Zostera noltii*.

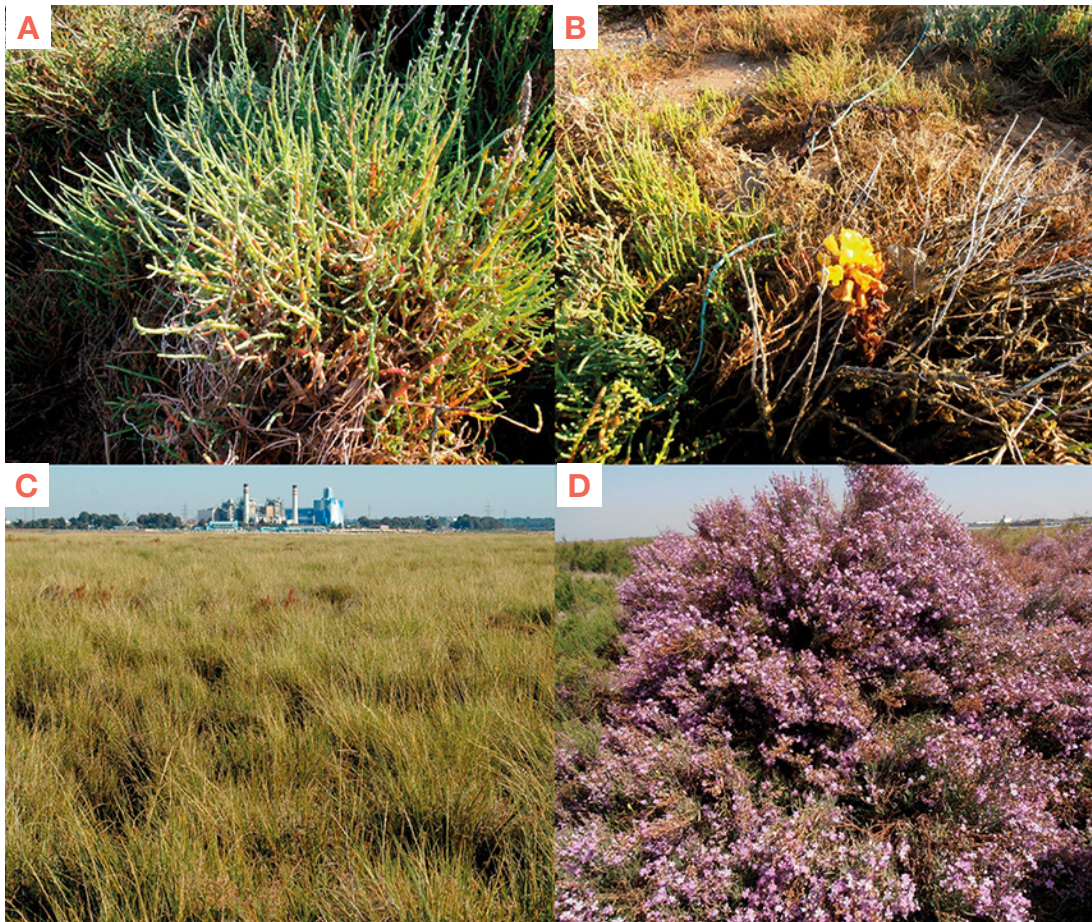
La fauna invertebrada de las marismas mareales y de las salinas es muy importante, tanto su comunidad acuática como la que habita en los sedimentos. En las aguas de las balsas de las salinas, microcrustáceos del grupo de los copépodos, como *Cletocamptus retrogressus*, y de las artemias (*Artemia parthenogenetica*)



FIGURA
11-10

Vegetación característica de las marismas mareales del litoral onubense

A: *Sarcocornia fruticosa* (Chenopodiaceae). **B:** De color amarillo, *Cistanche phelipaea* (Orobanchaceae), parásita de las especies de la familia Quenopodiácea. **C:** Mar de espartina en las marismas del río Odiel, cubierta vegetal monoespecífica de la gramínea *Spartina densiflora*. **D:** *Limoniastrum monopetalum* (Plumbaginaceae).



constituyen los taxones más abundantes. Son también frecuentes las larvas de quironómidos (*Chironomus salinarius*). En determinados periodos, *Artemia parthenogenetica* llega a suponer más del 95% de la biomasa de invertebrados en estas aguas y su disponibilidad está fuertemente correlacionada con el número de aves acuáticas presentes, muchas migradoras, que se alimentan de ellas (Sánchez *et al.* 2006a y b).

En los sedimentos abundan poliquetos del genero *Nereis* y hay grandes poblaciones de cangrejos violinistas (*Uca tangerii*). Éstos no solo son importantes para la avifauna de las marismas, sino que forman parte del patrimonio etnológico de los habitantes del entorno. Se recolectan artesanalmente



las bocas, nombre local utilizado para designar la pinza grande del cangrejo violinista, y la *gusana* (*Nereis diversicolor*), que se captura en los fangos y se emplea como cebo para la pesca deportiva.

La fauna ornítica de la marisma es muy abundante y se desplaza de unos humedales a otros a lo largo del litoral. Es también muy variada, con aves sedentarias y migradoras, estivales e invernantes, siendo sus grupos más representativos los láridos, las ardeidas, los limícolas, las anátidas, los flamencos y espátulas y las rapaces. La forma de sus picos está relacionada con la alimentación, que es muy variada dada la diversidad de microhábitats que se generan en las marismas, lo que también ha condicionado evolutivamente la forma de sus patas. Hay picos de pato para herbívoros y filtradores, en gancho para carnívoros, finos y largos para los que se alimentan de invertebrados acuáticos, con diferentes longitudes y curvaturas para los limícolas o como arpones para los piscívoros. Y patas palmeadas para nadar, lobuladas para nadar y andar por tierra, largas para andar sobre fangos y robustas con garras para agarrar presas.

Quizás el mayor grupo sea el de las aves limícolas, especialmente en los periodos de paso migratorio, cuando se congregan decenas de miles de ejemplares en las planicies fangosas intermareales o en las balsas de salinas. Avocetas (*Recurvirostra avosetta*), cigüeñuelas (*Himantopus himantopus*), agujas (*Limosa* spp.), archibebe (*Tringa* spp.), correlimos (*Calidris* spp.), chorlitejos (*Charadrius* spp.), chorlito gris (*Pluvialis squatarola*), zarapitos (*Numenius* spp.), ostreros (*Haematopus ostralegus*) y vuelvepiedras (*Arenaria interpres*) son algunos de los más numerosos.

Son abundantes también las gaviotas (*Larus* spp), el charrán patinegro (*Sterna sandvicensis*), la garza real (*Ardea cinerea*) e imperial (*Ardea purpurea*), la cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*), el cormorán grande (*Phalacrocorax carbo*), los somormujos (*Podiceps cristatus*), el zampullín chico (*Tachybaptus ruficollis*), las canasteras (*Glareola pranticola*), y anátidas como el ánade real (*Anas platyrhynchos*), el ánade rabudo (*Anas acuta*) y el pato cuchara (*Anas clypeata*). Y destacan las colonias reproductoras de espátulas (*Platalea leucorodia*) y de flamencos, de las más importantes de Europa.

Entre las rapaces resaltan el aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus*) y el águila pescadora (*Pandion haliaetus*). Ésta última, cuenta desde 2009 en las marismas del río Odiel con una población reproductora estable, después de no nidificar en el Golfo de Cádiz desde la década de los 80 del siglo pasado. En el litoral de Huelva el águila pescadora encuentra abundancia de lenguados (*Solea senegalensis*, *Solea solea*), lubinas (*Dicentrarchus labrax*) y doradas (*Sparus aurata*) que se crían de forma natural en los esteros de la marisma y las salinas.

[8]

Marismas mareales del litoral de Huelva

La práctica totalidad de la superficie que ocupan las marismas mareales del litoral de Huelva está incluida bajo algún tipo de figura de protección en Red de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía. Están declaradas con una o varias figuras entre *Paraje Natural*, *Lugar de Interés Comunitario* (LIC), *Zona de Especial Conservación* (ZEC) y *Zona de Especial Protección para Aves* (ZEPA), y forman parte de la red de áreas de conservación de la biodiversidad en la Unión Europea, la Red Natura 2000, lo que resalta su elevado valor ecológico y su importancia a nivel mundial, y no solo para nuestro li-



toral y nuestra provincia. Son marismas mesomareales, con una relevante influencia del océano, que sube estuario arriba dos veces al día, por la red de canales mareales (canales y caños) de los ríos que desembocan en la provincia: Guadiana, Carreras, Piedras, Odiel y Tinto.

[8.1]

Marismas de los ríos Guadiana y Carreras

Son las marismas más occidentales del litoral onubense. Forman un extenso complejo mareal, con numerosos canales y caños que le garantizan un buen funcionamiento. Incluye los espacios protegidos de la Red Natura 2000 *Isla de San Bruno*, en el municipio de Ayamonte, y *Marismas de Isla Cristina*, en el municipio de Isla Cristina, siendo éste último espacio protegido, además, Paraje Natural. En el Guadiana se extienden también sobre una parte de su orilla derecha, en la *Reserva Natural do Sapal de Castro Marim e Vila Real de Santo António*, en estos dos municipios portugueses. En conjunto son 4522 hectáreas protegidas, principalmente ocupadas por marismas mareales repartidas casi al 50% en cada orilla del estuario, que suponen un espacio verde de gran calidad para la Eurociudad del Guadiana e Isla Cristina. Una amplia superficie de estas marismas está transformada en salinas tradicionales, algunas en uso, otras convertidas en granjas piscícolas y bastantes abandonadas, aunque conservan su estructura.

La vegetación predominante está constituida por halófilas mareales, como *Spartina maritima* y *Sarcocornia perennis* en las zonas bajas y *Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides* y la exótica invasora *Spartina densiflora* en las zonas medias y altas. Esta última especie es muy abundante en la *Isla de San Bruno*, donde ocupa casi el 50% de su superficie, normalmente de manera monoespecífica (Luque *et al.* 2010).

Es posible observar también poblaciones de la fanerógama marina *Zostera noltii* en las zonas más inundables de las planicies fangosas mareales. Desde el punto de vista botánico destaca en este paraje la presencia de especies poco frecuentes en nuestras marismas, como son las compuestas *Artemisia caerulescens* subsp. *caerulescens* y *Aster tripolium* subsp. *pannonicus*.

Entre la variada fauna que albergan estos espacios, destaca su importante colonia de espátulas (*Platalea leucorodia*), que nidifica en estas marismas. Abundan también los cormoranes grandes (*Phalacrocorax carbo*), los láridos (gaviotas) y las ardeidas, como garcetas (*Egretta garzetta*) y garzas reales (*Ardea cinérea*) e imperiales (*Ardea purpurea*), y son decenas de especies de aves limícolas las que usan estas marismas en sus migraciones.

[8.2]

Marismas del río Piedras

Son las marismas mareales formadas en el tramo final del río Piedras, al abrigo de la Flecha del Rompido, un cordón litoral de arena de más de 12 kilómetros de longitud que hace que el estuario tenga una característica forma en L. En conjunto, más de 2800 hectáreas de los municipios de Cartaya y Lepe incluidas en la Red Natura 2000 bajo las denominaciones de *Marismas del Río Piedras* y *Flecha*



del *Rompido*, que es Paraje Natural, y *Estuario del Río Piedras*. Aunque en su conjunto las marismas están bien conservadas, una creciente actividad marítima recreativa, y la necesidad de dragar por ello la desembocadura del río, altera el crecimiento de la flecha, al deberse retirar periódicamente en esta zona los bajos arenosos que se depositan por deriva litoral.

La vegetación y la fauna son las características de las marismas mareales del litoral onubense. La fanerógama marina *Zostera noltii* se asienta principalmente sobre llanuras intermareales poco expuestas, de sustrato limoso o arena fina enriquecida de materia orgánica. La gramínea autóctona *Spartina maritima* está dispersa por todo el estuario y son abundantes las poblaciones de *Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia perennis*, *Sarcocornia fruticosa* y *Arthrocnemum macrostachyum*. En estas marismas es donde se registra la menor presencia de *Spartina densiflora* en el litoral onubense (Luque et al. 2010). Numerosas aves usan estas marismas como lugares de alimentación, reproducción y descanso. Láridos, ardeidas, limícolas, anátidas, flamencos, cormoranes, espátulas y algunas rapaces, entre ellas el águila pescadora, utilizan los recursos que les ofrece este ecosistema.

[8.3]

Marismas del río Odiel

Las marismas mareales del río Odiel son las más amplias del litoral onubense y se extienden, de norte a sur, desde Gibraleón hasta los arenales costeros adosados al dique Juan Carlos I y, de oeste a este, desde los pinares y enebrales de Punta Umbría hasta Huelva. Incluyen a los espacios protegidos de la Red Natura 2000 *Marismas del Odiel* y *Marisma de Las Carboneras*. *Marismas del Odiel* fue además el primero de los Parajes Naturales declarados en Andalucía en 1984. Es además Reserva de la Biosfera desde 1983 por el Programa MaB (Man and Biosphere -Hombre y Biosfera) de la UNESCO y está incluido en la Lista Ramsar de Humedales de Importancia Internacional desde desde 1989. En conjunto, estas figuras protegen algo más de 7400 hectáreas de espacios naturales de gran valor ecológico de los municipios de Aljaraque, Gibraleón, Huelva y Punta Umbría.

Estos espacios protegidos presentan una elevada riqueza de hábitats contrastados que posibilitan una amplia riqueza biológica: dunas, bosquetes litorales sobre arenales estabilizados, lagunas de agua dulce, graveras, monte de repoblación, pequeñas salinas tradicionales y extensas balsas de salinas industriales. Pero sin duda, destacan las marismas, que dan nombre al paraje natural.

Desde una perspectiva fisiográfica, podemos distinguir, al norte, una marisma más antigua y, al sur, una marisma joven y geomorfológicamente más dinámica. Entre ambas, una marisma central constituida por un complejo de islas separadas por numerosos canales mareales.

Cada invierno, las marismas del río Odiel acogen casi al 40 por ciento de todas las aves acuáticas que, desde Huelva hasta Ayamonte, encuentran durante sus rutas migratorias puntos de alimentación, descanso y reproducción en sus marismas mareales.

[8.3.1] La marisma norte

En la marisma norte, desde Huelva a Gibraleón, los depósitos sedimentarios son más antiguos y la red de canales y caños presenta un mayor grado de colmatación. Casi 600 hectáreas están prote-



gidas como *Reserva Natural Marisma del Burro*, un espacio relevante como hábitat para la colonia de espátulas (*Platalea leucorodia*) que habita en este humedal.

Son frecuente halófitas de marisma media-alta como *Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum* y *Halimione portulacoides* y hay extensos mares de espartina, grandes extensiones monoespecíficas de *Spartina densiflora*. Esta especie procedente de Sudamérica está presente, con mayor o menor intensidad, en todas las marismas del litoral de Huelva, pero es muy abundante en las marismas del río Odiel (Luque *et al.* 2010). Ocupa un ancho rango de hábitats, desde las dunas o la marisma alta hasta los fangos intermareales (Castillo *et al.* 2000), con un alto potencial competitivo frente a la vegetación autóctona, soportando con éxito casi todo el gradiente ambiental con influencia mareal y alcanza en las marismas del río Odiel sus máximos valores mundiales de producción (Peixoto y Costa 2004). Su presencia altera los patrones de distribución de las especies nativas, con importantes implicaciones ecológicas, estructurales y funcionales, como cambios en los canales de drenaje de la marisma, pérdida de hábitats y de biodiversidad, modificaciones en los procesos de descomposición o su hibridación con otras especies (Luque *et al.* 2006, Castellanos *et al.* 2010, Castillo *et al.* 2010).

En la marisma norte aparecen también amplias cubetas hipersalinas sin vegetación, por la elevada cantidad de sal que acumulan sus suelos.

| 8.3.2 | Las islas

La zona geográficamente central de las marismas del río Odiel, la conforma un complejo de islas situadas entre Huelva, Aljaraque y Punta Umbría. Las islas de Bacuta Norte, de Bacuta Sur, de Enmedio, de la Liebre, el borde continentalizado de Cajavías y la Marisma de Las Carboneras están separados por marcados caños y esteros que se ramifican dentro de cada isla configurando una red de drenaje muy densa, meandriforme o dendritiforme, profunda y muy funcional. De este conjunto de islas, 480 hectáreas de alto valor ecológico están declaradas como *Reserva Natural Isla de Enmedio*. Su vegetación predominante es de marisma media-alta, con *Sarcocornia perennis*, *Sarcocornia fruticosa*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides*, *Limoniastrum monopetalum* y *Spartina densiflora*, esta última con una importante presencia. La zona de islas y la marisma norte acumulan las mayores extensiones de *Spartina densiflora* en las marismas del río Odiel, con más de 1100 hectáreas en conjunto con coberturas superiores al 75% para esta especie, de las que casi 500 hectáreas las ocupa de manera monoespecífica (Luque *et al.* 2010).

Destaca la numerosa colonia de espátulas (*Platalea leucorodia*) y de ardeidas, con garzas reales (*Ardea cinérea*) e imperiales (*Ardea purpurea*) y garcillas cangrejera (*Ardeola ralloides*). Las espátulas de la Isla de Enmedio constituyen una de las mayores colonias nidificantes de esta especie en Europa, distribuida en diversos núcleos por toda la isla. En primavera construyen sus nidos sobre la vegetación inundable, por lo que una parte importante de sus puestas se suele ver afectada por las mareas equinocciales. De vida larga y migratoria, realiza un periodo de su ciclo de vida en África, desde donde vuelve para criar. Este espacio natural es además una etapa fundamental en su ruta migratoria entre África y el Norte de Europa.

Son frecuentes rapaces como el aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus*) y el águila pescadora (*Pandion haliaetus*). Esta última, de alimentación exclusivamente piscícola que encuentra en los exten-



Los esteros de las salinas y en los canales y caños mareales, tiene en las marismas del río Odiel una población reproductora estable.

Son muy numerosas las aves limícolas que se alimentan en los fangos de los canales durante la marea baja, pero, sin duda, donde este último grupo cobra protagonismo es en las salinas industriales que ocupan Cajavías, la isla de la Liebre y casi la totalidad de Bacuta Norte.

Aunque la transformación en extensas salinas supuso la pérdida de unas 1000 hectáreas de marismas de alto valor ecológico, significó la aparición de otro interesante y extenso ecosistema en el interior del Paraje Natural. Aguas con distintas concentraciones salinas, donde no ocurren fluctuaciones mareales ni corrientes, con diferentes profundidades, favorecen la diversidad de hábitats que son empleados por numerosas especies de aves limícola y por zancudas, gaviotas y anátidas. Existen también salinas tradicionales que se han reconvertido parcialmente en piscifactorías, como las Salinas del Astur, en Punta Umbría, pero hay otras que han abandonado su actividad, como las de Bacuta Sur, aunque mantienen parcialmente su estructura, tanto por su importante contribución al patrimonio etnográfico como por los numerosos recursos que ofrecen a las aves para su alimentación, descanso y nidificación (Sánchez *et al.* 2006 a y b).

En las salinas, una de las especies más características es el flamenco (*Phoenicopterus ruber*). Desde 2008 de manera casi ininterrumpida, esta colonia cría en las salinas de las marismas del Odiel donde construye nidos de fango apilado que sobresalen del agua varios centímetros. Es un ave extremadamente gregaria que no suele asociarse con otras especies ni para criar, comer o descansar, agrupándose en bandos de cientos de ejemplares. En las colonias de cría, los pollos se reúnen en guarderías y son vigilados por los adultos tras abandonar el nido al cabo de dos semanas.

| 8.3.3 | La marisma sur

La zona sur de las marismas del río Odiel incluye la extensa isla de Saltés, donde ocurren los procesos geomorfológicos más dinámicos y recientes en todo el Paraje.

Al norte de esta isla se observan tres importantes ganchos arenosos, el Almendral, el Acebuchal y la Cascajera entre los que se asienta una marisma bien consolidada. El gancho más meridional, el de la Cascajera, lo ocupa uno de los bosques litorales mediterráneo en mejor estado de conservación.

El sur de Saltés es mucho más dinámico, aunque tras quedar dividida la isla de norte a sur por la construcción del espigón portuario Juan Carlos I, presenta dos zonas bien diferenciadas. La zona este del dique protege el Canal del Padre Santo permitiendo la actividad portuaria. Esta zona continúa recibiendo la mayoría de los sedimentos finos que transportan los ríos Odiel y Tinto, que van colmatando las marismas ya formadas que los reciben. Sin embargo, no llegan arenas de deriva litoral, por lo que desde entonces no se forman nuevas planicies fangosas mareales. Estas arenas se quedan retenidas en la cara oeste del espigón. Aquí sí se han configurado nuevas barras de arena y, a su abrigo, nuevas planicies de fangos. Pero al contrario que ocurre en la zona este, la tasa de sedimentación de limos y arcillas es menor y la marisma evoluciona lentamente. La vegetación predominante es de *Salicornia*, *Spartina maritima* y *Sarcocornia perenni* y en bajamar quedan descubiertos extensos rodales de *Zostera noltii*. Las extensas planicies limoarcillosas acogen a numerosas aves cuando la marea se retira, especialmente limícolas que se alimentan de los muchos invertebrados que habitan en sus fangos.



Son muy abundantes los poliquetos, como *Nereis diversicolor*, y los crustáceos, con poblaciones muy grandes de cangrejos violinistas (*Uca tangerii*).

| 8.3.4 | Marismas del río Tinto y del Estero de Domingo Rubio

Las marismas mareales en el estuario de río Tinto se extienden desde su unión con el Odiel en el Canal del Padre Santo hasta algo más arriba de San Juan del Puerto. Actualmente, una parte importante de las zonas afectadas por las mareas están protegidas dentro de la Red Natura 2000 con las denominaciones de *Marismas y Riberas del Tinto* y *Estuario del Tinto*, con más de 4100 hectáreas de extensión de los términos municipales de Huelva, Moguer, Palos de la Frontera, San Juan del Puerto y Trigueros. Estuario del Tinto incluye también el Canal del Padre Santo y el estuario del río Odiel desde la Punta del Sebo al Puente del Sifón, con 687 hectáreas de territorio marítimo fuera de los términos municipales. *Marismas y Riberas del Tinto* engloba a las marismas del Fortín en la zona inundable del Estero del Rincón, en Huelva, y la del arroyo Rivera de Nicoba, en San Juan del Puerto.

El Estero de Domingo Rubio, en su tramo final, es un característico canal mareal sinuoso que se localiza en la margen izquierda del río Tinto, justo donde confluye con el río Odiel, y es importante como humedal de agua continental en su tramo de cabecera y su tramo medio, tanto por la vegetación como por la fauna que alberga. Está incluido en la Red Natura 2000 y en su conjunto está protegido bajo la figura de Paraje Natural, ocupando casi 500 hectáreas de los términos municipales de Palos de la Frontera y Moguer.

Las zonas mareales de estos espacios están ocupadas por una vegetación halófila característica de quenopodiáceas (*Salicornia*, *Sarcoconia*, *Arthrocnemum*) y gramíneas (*Spartina*) y las planicies fangosas son frecuentadas en bajamar por numerosas aves limícolas.

Si bien el estado de conservación de estos espacios mareales, especialmente los del río Tinto, no es tan elevado como el del resto de marismas del litoral de Huelva, principalmente por la importante carga de metales que transporta el río desde su cabecera, es determinante el papel que estos ecosistemas desempeñan en la conectividad ecológica regional, lo que les atribuye especial relevancia desde la perspectiva de la gestión y de su preservación.

[9]

Por qué debemos conservar las marismas mareales del litoral de Huelva

Si cambiamos o destruimos la estructura de cualquier ecosistema, estamos alterando los procesos que esa estructura posibilita y por lo tanto mermando las funciones que realiza dicho ecosistema. Perdemos así parte de los bienes y servicios que el ecosistema nos ofrece.

Puede modificar la estructura biológica de una marisma, por ejemplo, su invasión masiva por especies alóctonas. Los mares de espartina disminuyen drásticamente la biodiversidad de los espacios que ocupan y el ecosistema deja de realizar las funciones vinculadas a los procesos que implicaban a las especies autóctonas que desaparecen.



Puede dañarse también su estructura abiótica, por ejemplo, si perturbamos o suprimimos parcialmente la red de canales mareales, y acabamos con la función tan importante que tienen de distribuir el agua del estuario rica en nutrientes por toda la marisma en cada pleamar.

En ambos casos, puede resultar afectado un bien importante que proporcionan las marismas mareales, su alta producción, y perderse o disminuir servicios que este ecosistema nos facilita, como ser el motor de la pesquería tanto del estuario que las alberga como del litoral adyacente.

Además de sus altas tasas de producción y su amplia diversidad biológica y paisajística, son muchos otros los bienes y servicios asociados a las marismas mareales. Están implicadas en el ciclo hidrológico y en los ciclos biogeoquímicos y su elevada carga en arcillas las convierten en sumidero de numerosos contaminantes, que quedan retenidos en los sedimentos y son aislados, controlados y reducidos por la vegetación, que actúa como fitorremediadora. Actúan como sumideros de carbono azul, el carbono capturado por los organismos fotosintéticos de los océanos del mundo y de los ecosistemas costeros, entre ellos las marismas, por lo que desempeñan un papel relevante en la mitigación del cambio climático. Modulan avenidas fluviales, fijan sedimentos con su vegetación, y estabilizan áreas litorales. Son el punto de inicio y de cierre del ciclo biológico de numerosas especies animales, algunas de gran interés comercial, y área de invernada y de descanso migratorio para numerosas especies de aves. Son importantes también sus valores socioculturales: pesca, marisqueo, producción de sal, cultivo de arroz, navegación, turismo y ocio.

Sin embargo, cada vez es mayor la presión a la que están sometidos estos ecosistemas y sufren daños, a veces irreversibles, en sus estructuras física y biológica. Las transformaciones intensivas para construir en o sobre las marismas grandes infraestructuras viarias, industriales o para acuicultura, cultivos o salinas extensivas, la alteración o destrucción de su red de canales, la fragmentación y pérdida de hábitats que ello conlleva para las numerosas especies que necesitan de las marismas en algún momento de su ciclo biológico, las altas tasas de erosión que se registran por la sobre-dimensión de estas actividades y el incremento desmesurado de contaminación en las cuencas hidrográficas de los ríos son las principales amenazas que se detectan y suponen un riesgo para su conservación. Esto unido a la creciente introducción de especies exóticas invasoras y a la subida del nivel del mar debido al cambio climático, hablan de la elevada tensión que soportan estos ecosistemas. Las marismas de los ríos Odiel y Tinto son paradigma de esta presión, a pesar de lo cual, gracias a su elevada resiliencia, mantienen los valores ecológicos que las hacen ecosistemas únicos a escala local, regional y global y que nos han concienciado de la necesidad de establecer para ellas y para el resto de las marismas de Huelva y de Andalucía figuras administrativas de protección ambiental.

Pero esto puede no ser suficiente. El medio ambiente es un bien común, y los recursos y servicios que nos ofrecen ecosistemas tan importantes como las marismas mareales, son de todos, por lo que no deben servir para el beneficio exclusivo de un sector de la sociedad. Su protección es incompleta si no se enfoca desde una gestión integral de las cuencas hidrográficas de los ríos y del litoral en los que estos desembocan y su salvaguarda debe ser el conjunto de la sociedad. Concienciarnos de la importancia de las marismas mareales para protegerlas y conservarlas, preservando la integridad de su estructura y sus funciones, no es sino permitir que nos sigan ofreciendo su riqueza a todos, a nosotros y a nuestras generaciones futuras.



[10] Bibliografía

- | Adam, P. (1993). *Saltmarsh Ecology*. First paperback edition. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- | Balke, T.; Stock, M.; Jensen, K.; Bouma, T.J.; Kleyer, M. (2016). *A global analysis of the seaward salt marsh extent: the importance of tidal range*. *Water Resources Research* 52: 3775-3786.
- | Baker, H.K.; Nelson, J.A.; Leslie, H.M. (2016). *Quantifying Striped Bass (*Morone saxatilis*) Dependence on Saltmarsh-Derived Productivity Using Stable Isotope Analysis*. *Estuaries and Coasts* 39: 1537-1542.
- | Calado, M.L.; Carvalho, L.; Pang, K.L.; Barata, M. (2015). *Diversity and Ecological Characterization of Sporulating Higher Filamentous Marine Fungi Associated with *Spartina maritima* (Curtis) Fernald in Two Portuguese Salt Marshes*. *Microbial Ecology* 70: 612-633.
- | Castellanos, E.M. (31 de enero de 2022). Las plantas ingenieras que construyen las marismas. <https://theconversation.com/las-plantas-ingenieras-que-construyen-las-marismas-175744>
- | Castellanos, E.M.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (1994). *Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne**. *Journal of Ecology* 82: 239-248. <https://doi.org/10.2307/2261292>
- | Castellanos, E.M.; Luque, C.J. (2009). *Ecología de las Marismas Mareales de Andalucía*. En *Proyecto Andalucía. Tomo XXIX: Ecología II*. Cap. 8.; pp. 226-282. Publicaciones Comunitarias. Sevilla. ISBN Tomo: 978-84-936736-1-1; Obra: 978-84-933178-2-9.
- | Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Mateos, E.; Castillo, J.; Figueroa, M.E.; Green, A.J. (2010). *Implicaciones ecológicas de la presencia de flora exótica invasora en ecosistemas de marismas. Estudio de un caso: *Spartina densiflora**. En *Especies Exóticas Invasoras en Andalucía: Situación y líneas de Acción. Talleres provinciales 2004-2006*, pp. 124-131. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- | Castillo, J.M.; Ayres, D.R.; Leira-Doce, P.; Bailey, J.; Blum, M.; Strong, D.R.; Luque, T.; Figueroa, E. (2010). *The production of hybrids with high ecological amplitude between exotic *Spartina densiflora* and native *S. maritima* in the Iberian Peninsula*. *Diversity and Distributions* 16: 547-558.
- | Castillo, J.M.; Fernandez-Baco, L.; Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (2000). *Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh determined by different ecophysiological tolerances*. *Journal of Ecology* 88: 801-812. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00492.x>
- | Castillo, J.M.; Gallego-Tébar, B.; Castellanos, E.M.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (2021). *Primary succession in an Atlantic salt marsh: From intertidal flats to mid-marsh platform in 35 years*. *Journal of Ecology* 109: 2909-2921. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13692>
- | Chambord, S.; Tackx, M.; Chauvet, E.; Escolar, G.; Colas, F. (2017). *Two microcrustaceans affect microbial and macroinvertebrate-driven litter breakdown*. *Freshwater Biology* 62: 530-543.
- | Christiansen, T.; Wiberg, P.L.; Milligan, T.G. (2000). *Flow and Sediment Transport on a Tidal Salt Marsh Surface*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 315-331.
- | Coles, S.M. (1979). *Benthic microalgal populations on intertidal sediments and their role as precursor to salt marsh development*. En *Ecological processes in coastal environments* (eds. Jefferies RL & Davy AJ), pp. 25-42. Blackwell Scientific Publications, Oxford.



- | Davy, A.J.; Bishop, G.F.; Mossman, H.; Redondo-Gomez, S.; Castillo, J.M.; Castellanos, E.M.; Luque, T.; Figueroa, M.E. (2006). *Biological flora of the British Isles: Sarcocornia perennis (Miller) A.J. Scott*. Journal of Ecology 94: 1035-1048. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01156.x>
- | Deegan, L.A.; Hughes, J.E.; Rountree, R.A. (2000). *Salt marsh ecosystem support of marine transient species*. En *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology* (eds. Weinstein MP & Kreeger DA), pp. 333-365. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- | Duarte, B.; Vaz, N.; Valentim, J.M.; Dias, J.M.; Silva, H.; Marques, J.C Sleimi, N.; Caçador, I. (2017). *Revisiting the outwelling hypothesis: Modelling salt marsh detrital metal exports under extreme climatic events*. Marine Chemistry 191: 24-33.
- | Figueroa, M.E.; Castillo, J.M.; Redondo, S.; Luque, T.; Castellanos, E.M.; Nieva, F.J.; Luque, C.J.; Rubio-Casal, A.E.; Davy, A.J. (2003). *Facilitated invasion by hybridization of Sarcocornia species in a salt-marsh succession*. Journal of Ecology 91: 616-626. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00794.x>
- | Flowers, T.J.; Colmer, T.D. (2015). *Plant salt tolerance: adaptations in halophytes*. Annals of Botany 115: 327-331.
- | García-Álvarez, A.; van Leeuwen, C.H.A.; Luque, C.J.; Hussner A.; Vélez-Martín, A.; Pérez-Vázquez, A.; Green, A.J.; Castellanos, E.M. (2015). *Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study*. Freshwater Biology 60: 1316-1329. <https://doi.org/10.1111/fwb.12567>
- | Haynert, K.; Kiggen, M.; Klärner, B.; Maraun, M.; Scheu, S. (2017). *The structure of salt marsh soil mesofauna food webs - The prevalence of disturbance*. PLoS ONE 12(12): e0189645. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189645>
- | Hopkinson, C.S. (1988). *Patterns of organic carbon exchange between coastal ecosystems: the mass balance approach in salt marsh ecosystems*. En *Coastal-offshore Ecosystem Interactions*. (Ed. Jansson B-O), pp. 122-154. Springer-Verlag, Berlin.
- | Kearns, P.J.; Bulseco-McKim, A.N.; Hoyt, H.; Angell, J.H.; Bowen, J.L. (2018). *Nutrient Enrichment Alters Salt Marsh Fungal Communities and Promotes Putative Fungal Denitrifiers*. Microbial Ecology, 77: 358-369. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1223-z>.
- | Kristensen, E.; Bouillon, S.; Dittmar, T.; Marchand, C. (2008). *Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review*. Aquatic Botany 89: 201-219.
- | Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; González-Vilches, M.C.; Figueroa, M.E. (1999). *Metals in halophytes of a contaminated estuary (Odiel Salt-Marshes, SW Spain)*. Marine Pollution Bulletin 38: 49-51. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)80012-5](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)80012-5)
- | Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E. (2006). *Diversidad en marismas mediterráneas. II. Cambios de la diversidad específica*. En *Diversidad Ecológica y Biodiversidad*, pp. 63-66. Centro de Estudios Ramón Areces, Madrid.
- | Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; Mateos-Naranjo, E.; Álvarez-López, A.A.; Rubio-Casal, A.; Redondo, S.; Figueroa, M.E. (2010). *Distribución y ocupación de Spartina densiflora en el litoral de la provincia de Huelva*. En *Especies Exóticas Invasoras en Andalucía: Situación y líneas de Acción. Talleres provinciales 2004-2006*, pp. 198-203. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- | Mascart, T.; De Troch, M.; Remy, F.; Michel, L.N.; Lepoint, G. (2018). *Seasonal dependence on seagrass detritus and trophic niche partitioning in four copepod eco-morphotypes*. Food Webs 16, <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00086>.



- | Mateos-Naranjo, E.; Castellanos, E.M.; Perez-Martin, A. (2014). *Zinc tolerance and accumulation in the halophytic species Juncus acutus*. Environmental and Experimental Botany 100: 114-121. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.023>
- | Mateos-Naranjo, E.; Pérez-Romero, J.A.; Redondo-Gómez, S.; Mesa-Marín, J.; Castellanos, E.M.; Davy, A.J. (2018). *Salinity alleviates zinc toxicity in the saltmarsh zinc-accumulator Juncus acutus*. Ecotoxicology and Environmental Safety 163: 478-485. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.07.092>
- | Mcleod, E.; Chmura, G.L.; Bouillon, S.; Salm, R.; Björk, M.; Duarte, C.M.; Lovelock, C.E.; Schlesinger, W.H. Silliman, B.R. (2011). *A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂*. Frontiers in Ecology and Environment 9: 552-560.
- | Mesa-Marín, J.; Fernandez Del-Saz, N.; Rodriguez-Llorente, I.D.; Redondo-Gómez, S.; Pajuelo, E.; Ribas-Carrió, M.; Mateos-Naranjo, E. (2018). *PGPR Reduce Root Respiration and Oxidative Stress Enhancing Spartina maritima Root Growth and Heavy Metal Rhizoaccumulation*. Frontiers in Plant Science 9: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01500>.
- | Mitsch, W.J.; Gosselink, J.G. (2015). *Wetlands*. Fifth edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- | Najjar, R.G.; Herrmann, M.; Alexander, R.; et al. (2018). *Carbon Budget of Tidal Wetlands, Estuaries, and Shelf Waters of Eastern North America*. Global Biogeochemical Cycles 32: 389-416.
- | Nixon, S.W. (1980). *Between coastal marshes and coastal waters: A review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry*. In: Estuarine and wetland processes. (Eds. Hamilton P & McDonald KB), pp. 437-525. Plenum Press, New York.
- | Odum, E.P. (1980). *The status of three ecosystems-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling, and detritus-based food chains*. In: Estuarine Perspectives (ed. Kennedy VS), pp. 485-495. Academic Press, New York.
- | Odum, E.P. (2000). *Tidal marshes as outwelling/pulsing systems*. In: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology (eds. Weinstein MP & Kreeger DA), pp. 3-7. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- | Ouyang, X.; Lee, S.Y.; Connolly, R.M. (2017). *The role of root decomposition in global mangrove and saltmarsh carbon budgets*. Earth-Science Reviews 166: 53-63.
- | Peixoto, A.R.; Costa, C.S.B. (2004). *Produção primária líquida aérea de Spartina densiflora Brong. (Poaecaea) no estuário da laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil*. Iheringia Série Botânica 59: 27-34.
- | Pignatti, S.; Ubrizsy Savoia, A. (1989). *Early use of the succession concept by G.M. Lancisi in 1714*. Vegetatio 84: 113-115. <https://www.jstor.org/stable/20038541>
- | Pratolongo, P.; Leonardi, N.; Kirby, J.R.; Plater, A. (2019). *Temperate Coastal Wetlands: Morphology, Sediment Processes, and Plant Communities*. In: Coastal Wetlands. An Integrated Ecosystem Approach. Second Edition. (Eds. Perillo G.; Wolanski E.; Cahoon R.; Hopkinson CS), pp. 105-152. Elsevier, Amsterdam.
- | Raoult, V.; Gaston, T.F.; Taylor, M.D. (2018). *Habitat-fishery linkages in two major south-eastern Australian estuaries show that the C4 saltmarsh plant Sporobolus virginicus is a significant contributor to fisheries productivity*. Hydrobiologia 811: 221-238.
- | Redondo-Gómez, S.; Mateos-Naranjo, E.; Davy, A.J.; Fernández-Muñoz, F.; Castellanos, E.M.; Luque, T.; Figueroa, M.E. (2007). *Growth and photosynthetic responses to salinity of the salt-marsh shrub Atriplex portulacoides*. Annals of Botany 100: 555-563. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm119>



- | Sánchez, M.I.; Green, A.J.; Castellanos, E.M. (2005). *Seasonal variation in the diet of Redshank Tringa totanus in the Odiel Marshes, southwest Spain: a comparison of faecal and pellet analysis*. Bird study 52: 210-216. <https://doi.org/10.1080/00063650509461393>
- | Sánchez, M.I.; Green, A.J.; Castellanos, E.M. (2006a). *Spatial and temporal fluctuations in presence and use of chironomid prey by shorebirds in the Odiel salt pans, south-west Spain*. Hydrobiologia 567: 329-340. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0060-0>
- | Sánchez, M.I.; Green, A.J.; Castellanos, E.M. (2006b). *Temporal and spatial variation of an aquatic invertebrate community subjected to avian predation at the Odiel salt pans (SW Spain)*. Archiv für Hydrobiologie 166: 199-223. <http://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0166-0199>
- | Sánchez, M.I.; Green, A.J.; Castellanos, E.M. (2006c). *Internal transport of seeds by migratory waders in the Odiel marshes, south-west Spain: consequences for long-distance dispersal*. Journal of Avian Biology 37: 201-206. <https://doi.org/10.1111%2Fj.2006.0908-8857.03719.x>
- | Sánchez, M.I.; Green, A.J.; Amat, F.; Castellanos, E.M. (2007). *Transport of brine shrimps via the digestive system of migratory waders: dispersal probabilities depend on diet and season*. Marine Biology 151: 1407-1415. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-006-0577-9>
- | Silvestri, S.; Defina, A.; Marani, M. (2005). *Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation*. Estuarine, Coastal and Shelf Science 62: 119-130.
- | Sokolova, I. (2018). *Mitochondrial Adaptations to Variable Environments and Their Role in Animals' Stress Tolerance*. Integrative and Comparative Biology 58: 519-531.
- | Stal, L.J. (2010). *Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization*. Ecological Engineering 36: 236-245.
- | Teal JM. (1962). *Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia*. Ecology 43: 614-624.
- | Wang, X.; Chen, R.F.; Cable, J.E.; Cherrier, J. (2014). *Leaching and microbial degradation of dissolved organic matter from salt marsh plants and seagrasses*. Aquatic Sciences 76: 595-609.
- | Wu, W.; Huang, H.; Biber, P.; Bethel, M. (2017). *Litter Decomposition of Spartina alterniflora and Juncus roemerianus: Implications of Climate Change in Salt Marshes*. Journal of Coastal Research 33: 372-384.





Se terminó de editar el libro
Biología de Huelva
Naturaleza, Biodiversidad,
Bioindicadores y Biomarcadores
el 12 de mayo de 2022,
estando al cuidado de la edición
el Servicio de Publicaciones
de la Universidad de Huelva





DIPUTACIÓN
DE **HUELVA**



Universidad
de Huelva



CÁTEDRA
DE LA PROVINCIA