

ESTUDIO BIOGEOQUÍMICO DE LOS FONDOS DEL MAR MENOR (MURCIA) – PAPEL DE LA VEGETACIÓN BENTÓNICA. Ref. TEC0004881.

INFORME FINAL

INSTITUTO ESPAÑOL DE OCEANOGRAFÍA

JULIO 2019

Redacción del informe

Dr. Juan Manuel Ruiz Fernández (Científico Titular IEO)

Dr. Jaime Bernardeau Esteller (Contratado post-doctoral)

Dra. Maria Dolores Belando (Contratada por TRAGSA)

Equipo de trabajo:

Dr. Juan Manuel Ruiz Fernández (Científico Titular IEO)

Dr. Jaime Bernardeau Esteller (Contratado post-doctoral)

Dra. Maria Dolores Belando (Contratada por TRAGSA)

Dña. Rocío García Muñoz (Técnico de actividades de campo y laboratorio)

Lcda. Aranzazu Ramos Segura (Técnico Superior Especialista)

D. Jean Ibagnes (alumno de la Universidad Aix-Marseille (Marsella, Francia))

Lcda. Judit Jiménez Casero (alumna predoctoral de la Universidad de Alicante)

Índice

1. Introducción: el papel de la vegetación bentónica en los ciclos biogeoquímicos de ambientes marinos costeros

La vegetación bentónica es capaz de desarrollar importantes biomásas fotosintéticas (en la columna de agua) y no fotosintéticas (subterráneas; en particular en las angiospermas marinas). Tanto la estructura como la actividad metabólica de las praderas que forman tienen una demostrada capacidad de modificar las características físicas y químicas de las áreas que colonizan.

En efecto, su metabolismo afecta la dinámica del carbono y los nutrientes en áreas costeras (Mateo et al 2006; Romero et al 2006) o la concentración de oxígeno en la columna de agua (Larkum et al. 2006). La estructura de las comunidades de macrófitos bentónicos es capaz de modificar el régimen hidrodinámico local, o intensificar la deposición de partículas en suspensión, o prevenir la resuspensión de sedimentos (Gacia y Duarte 2001). Estos cambios de las condiciones físico-químicas impuestas por la vegetación bentónica afectan también a las **comunidades microbianas bentónicas** y, por tanto, a los procesos implicados en la **mineralización** de la materia orgánica y la **regeneración** de nutrientes en las áreas costeras. En consecuencia, se considera que las comunidades de macrófitos bentónicos desempeñan un papel “ingeniero” en el control de los procesos biogeoquímicos costeros (Figura 1).

1.1 Efectos de la vegetación en las características físico-químicas del sedimento

Parte de la producción de la vegetación bentónica se acumula en los sedimentos, enriqueciendo a éstos de **materia orgánica**; las praderas son además eficaces trampas de sedimentos que favorecen la sedimentación de materia orgánica alóctona que se añade a la materia orgánica autóctona. El resultado es un **enriquecimiento orgánico** del sedimento superior a los de los sedimentos no colonizados por la vegetación. Este enriquecimiento intensifica la actividad microbiana, que agota rápidamente el oxígeno y favorece los procesos de **mineralización anaerobia** de la materia orgánica (Holmer y Nielsen 1997). La elevada disponibilidad de sulfato en las aguas marinas hace que la **sulfatoreducción**, y en consecuencia la producción de sulfhídrico, sea el proceso anaerobio más importante en los sedimentos marinos (Canfield et al. 1993).

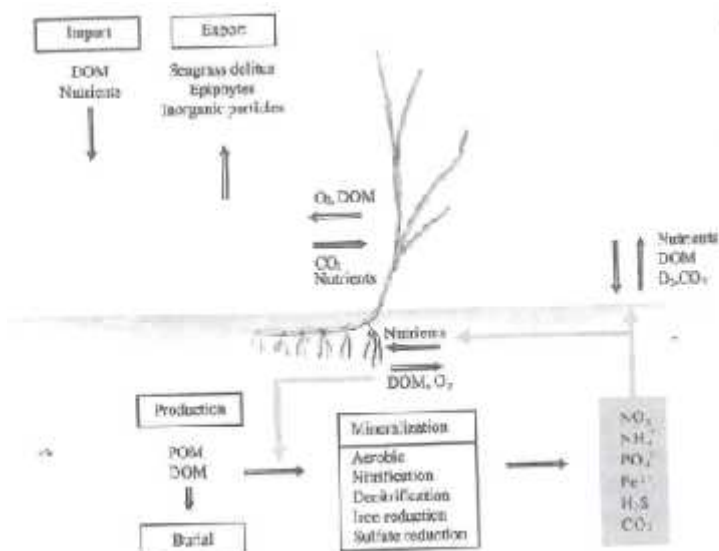


Figura 1. Esquema simplificado de los principales procesos que rigen los ciclos biogeoquímicos en los sedimentos marinos colonizados por vegetación (Marbà et al. 2006).

Además de materia orgánica particulada, la vegetación puede aportar también **materia orgánica disuelta** (genéricamente referido como carbono orgánico disuelto o COD) al agua y sedimentos, principalmente por exudación desde las hojas y raíces. Se estima que este proceso representa entre el 1 y el 11% de carbono total fijado o de la producción primaria neta (Blaabjerg et al 1998; Ziegler y Benner 1999). En la angiosperma marina tropical *Thalassia testudinum* se ha comprobado mediante cámaras bentónicas que el flujo de COD hacia la columna de agua ($23 \text{ mmol C m}^{-2}\text{d}^{-1}$) es mayor que en sedimentos vecinos sin vegetación (-26 a $10 \text{ mmol C m}^{-2}\text{d}^{-1}$). De acuerdo con esto, otros autores (p.e. Velimirov 1986) han comprobado que las comunidades de angiospermas marinas mantienen una liberación neta de COD mientras que los sedimentos desnudos adyacentes se comportan como una fuente o un sumidero dependiendo de la época del año. La liberación de COD puede intensificar la actividad microbiana del agua y del sedimento, compitiendo por los nutrientes con el fitoplancton y la propia vegetación bentónica. Es más, estudios recientes demuestran que el exudado de COD por las raíces de las angiospermas marinas es suficiente para explicar la actividad microbiana anaerobia del sedimento (Holmer et al 2001, 2004).

En el caso de las angiospermas marinas no solo se libera oxígeno a través de las hojas a consecuencia de la fotosíntesis, sino que parte de este oxígeno es transportado a los rizomas y raíces, desde donde es liberado al agua intersticial, creando una microcapa oxidada (de 80 μm de espesor) denominada **rizosfera** (Pedersen et al 1998; Kuo y den Hartog 2006). Esto es un mecanismo fundamental para mantener los tejidos subterráneos de los macrófitos protegidos del efecto tóxico del sulfhídrico acumulado por la actividad microbiana anaerobia. Este flujo de oxígeno al sedimento favorece la mineralización aerobia de la materia orgánica (producción de CO_2), lo que parece explicar a su vez las elevadas tasas de **disolución de carbonatos** (altas concentraciones de Carbono Inorgánico Disuelto, o CID) en los sedimentos colonizados por angiospermas marinas. Puesto que el P de los sedimentos se encuentra adsorbido a los carbonatos, este proceso podría resultar en un incremento de la disponibilidad de este nutriente para la vegetación.

El flujo de O_2 al sedimento por las plantas también parece influir en el **potencial redox**, mostrando rangos que son entre 100 y 200 mV mayores que los medidos en sedimentos sin vegetación, o que sedimentos colonizados por macroalgas que no disponen de estos mecanismos de bombeo de O_2 al sedimento. En praderas marinas el Eh suele estar en el rango -175 a +300 mV (Terrados et al. 1999). No obstante, el desarrollo de las praderas puede intensificar la materia orgánica del sedimento y llevar a un metabolismo heterotrófico de la comunidad (Barrón et al. 2004), lo cual implica unas condiciones más anóxicas que los sedimentos adyacentes sin vegetación. Por ejemplo, las praderas de *C. nodosa* van haciendo el potencial redox de los sedimentos más negativo a medida que su desarrollo avanza (Marbà y Duarte 2001; Barrón et al. 2004).

1.2 Mineralización de la materia orgánica y flujos de nutrientes

Las angiospermas marinas absorben y almacenan nitrógeno y fósforo del medio (tanto del agua como del sedimento), que son los macronutrientes esenciales para la formación de la materia orgánica vía fotosíntesis. De esta forma las praderas marinas ejercen un control de los ciclos de nutrientes en las zonas costeras, evitando la proliferación masiva de especies oportunistas del bentos y el plancton capaces de desplazarlas (Romero et al., 2006). La presencia de vegetación en los sedimentos marinos causa una estrecha y compleja interacción con los flujos de nutrientes del ecosistema que se traduce en un mayor control de

los mismos, disminuyendo su disponibilidad para otros compartimentos como las comunidades fitoplanctónicas.

La materia orgánica del sedimento es inicialmente remineralizada de forma secuencial hasta compuestos orgánicos solubles de bajo peso molecular que son transformados en productos de fermentación (DOC, ácidos grasos volátiles, carbohidratos solubles), que finalmente son remineralizados hasta CO₂. Las aguas de poro de los sedimentos colonizados por la vegetación bentónica son ricas en estos compuestos orgánicos respecto a los sedimentos no vegetados. La etapa final del proceso son los diferentes aceptores de electrones que pueden ser empleados por la comunidad microbiana, y que se resume en la siguiente tabla:

Proceso	Sustrato	Aceptor terminal	Producto metabólico
Respiración	CH ₂ O	O ₂	CO ₂
Nitrificación	NH ₄ ⁺	O ₂	NO ₃ ⁻ , H ⁺
Denitrificación	CH ₂ O	NO ₃ ⁻	CO ₂ , N ₂
Reducción Manganeseo	CH ₂ O	MnO ₂	CO ₂ , Mn ²⁺
Reducción Hierro	CH ₂ O	FeOOH	CO ₂ , Fe ²⁺
Reducción sulfato	CH ₂ O	SO ₄ ²⁻	CO ₂ , H ₂ S
Metanogénesis	CH ₂ O		CO ₂ , CH ₄

La producción de **amonio** en los sedimentos por mineralización es una importante fuente de nitrógeno para el crecimiento de los macrófitos y puede ser intensificada por a) acumulación de materia orgánica alóctona, b) liberación de compuestos de nitrógeno orgánico disuelto a través de las raíces y c) descomposición del material vegetal senescente (Figura 2).

La **fijación de nitrógeno** por el sedimento puede ser también relevante y se ha comprobado que puede aportar una fracción no despreciable de las demandas de las plantas para el crecimiento, sobre todo en aéreas tropicales. Buena parte de esta fijación de N puede provenir de bacterias sulfato reductoras asociadas a rizomas y raíces, aunque este acoplamiento entre ambos procesos necesita ser estudiado con más detalle.

La **denitrificación**, bien apoyada por nitrato en el agua o bien a través de acoplamiento nitrificación-denitrificación, también puede ser importante. Ocurre en la rizosfera donde hay un microambiente oxidado en contacto con la parte anaerobia del sedimento. Los procesos

de **nitrificación** y **denitrificación** se encuentran a menudo acoplados en espacio y tiempo aunque los resultados disponibles son inconsistentes en lo que respecta a sus tasas en praderas marinas. Los casos en los que se han medido tasas elevadas se asocian a la liberación de O_2 por las raíces, mientras que los casos en que son bajas denotan competencia entre la nitrificación microbiana y la absorción por raíces, que disminuye el acoplamiento entre la nitrificación-denitrificación. En realidad depende mucho de la especie, pero se ha estudiado solo en unas pocas (p.e. *Z. marina* muestra una baja capacidad de eliminar N del sedimento por este proceso).

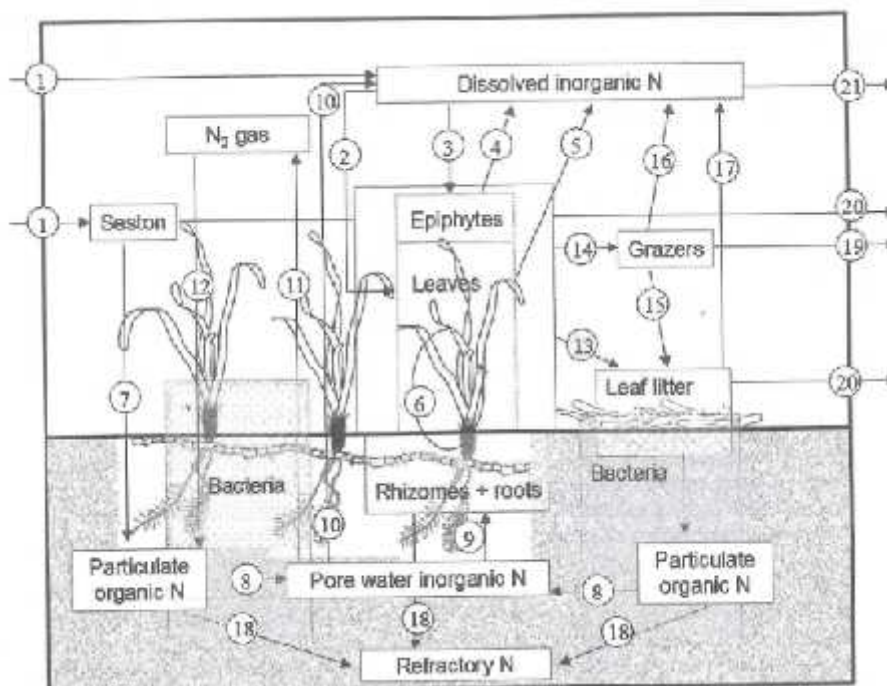


Figura 2. Principales rutas e interacciones del nitrógeno en sedimentos marinos colonizados por vegetación: absorción, liberación, denitrificación, nitrificación, fijación, mineralización, etc. (Romero et al. 2006).

La mineralización por **reducción microbiana de hierro** es importante en sedimentos con elevada concentración del metal, como los aportes terrígenos. Sedimentos de humedales con *Spartina alterniflora* con alto contenido en hierro han mostrado altas tasas de reducción de hierro y una inhibición de la sulfato reducción. En sedimentos carbonatados de *P. oceanica* se observa una escasa penetración del O_2 y altas tasas de sulfato reducción cerca de la superficie, sugiriendo que el Fe es consumido por reoxidación de sulfuros más que por respiración microbiana.

La **sulfato reducción** es un proceso importante en sedimentos marinos debido a la abundancia de sulfuros y generalmente se intensifica por la presencia de vegetación bentónica, ya que se intensifica la deposición de materia orgánica. Los *pools* de otros aceptores de electrones aparecen reducidos en sedimentos marinos debido a la competencia con las plantas (nitrógeno) o por condiciones fuertemente reductoras a consecuencia de la elevada respiración microbiana y vegetal. Las tasas de sulfato reducción se estimulan durante el día con la fotosíntesis y por los compuestos de carbono exudados por las raíces. Existe una alta correlación positiva entre la biomasa subterránea de plantas marinas y las tasas de sulfato reducción, pero la sulfato reducción disminuye a medida que la biomasa de raíces aumenta. Esto sugiere que las raíces pueden controlar la sulfato reducción creando un ambiente más oxidado y favoreciendo los otros procesos de mineralización. Los sulfuros generados por este proceso pueden ser reoxidados según la capacidad de amortiguación de los sedimentos, determinado primariamente por los *pools* de Fe oxidado, pero también por la regeneración de este *pool* (p.e. por bioturbación o difusión de O₂ por las raíces). Los sulfuros son tóxicos para las plantas y solo les llega a afectar en condiciones muy extremas, es decir, cuando la acumulación de sulfuros excede la capacidad de oxidación de las raíces. Otra cosa es si el O₂ se agota de noche por la actividad respiratoria de la planta o hay condiciones de calma con poco intercambio. En estas condiciones, la anoxia prolongada puede causar deterioro y muerte de las plantas, sobre todo cuando hay temperaturas altas, lo que sugiere que la mortalidad de la vegetación bentónica en respuesta a la eutrofización es un proceso complejo en el que pueden estar implicados otros factores.

La **eutrofización** incrementa las tasas de sulfato reducción en sedimentos marinos (como se ha visto en *P. oceanica* afectada por aportes externos de nutrientes y materia orgánica). El estrés por sulfuros sobre las plantas puede ser crítico en situaciones de limitación de luz como las que pueden ocurrir en situaciones eutróficas debido al desarrollo del fitoplancton (Touchette y Burkholder 2000; Romero et al 2006).

En los sedimentos marinos, **el hierro y los sulfuros interaccionan** con importantes consecuencias para el metabolismo del sedimento y las plantas. En sedimentos carbonatados se ha puesto en evidencia que la adición de hierro incrementa la biomasa foliar, lo que sugiere una eliminación de sulfuro por precipitación como SFe; por otro lado se observó un incremento de la actividad de Fosfatasa Alkalina demandante de hierro, sugiriendo una

limitación inicial por fósforo. En sedimentos terrígenos el hierro es elevado, incrementando la reoxidación de sulfuros por oxidación de hierro, así como el enterramiento de dichos sulfuros como FeS_2 o *piritas*. La reoxidación de sulfuros tiene como principal producto el sulfato que puede volver a ser utilizado por las bacterias. Este proceso es importante (más del 90% de la producción de sulfuros), y puede llegar a ser superior en sedimentos con vegetación debido al aporte de oxígeno por las raíces.

El **Fósforo** en el sedimento parece estar irreversiblemente ligado a las reservas de compuestos orgánicos y carbonatados (Jensen et al 1998), excepto una pequeña fracción disponible en agua de poro, favorecido por la intensificación de la disolución de carbonatos promovido por la vegetación. En ciertas especies de angiospermas marinas se ha visto que esta fracción de P en las aguas de poro representan solo una pequeña fracción de los nutrientes requeridos para su crecimiento (McGlathery et al 2001). De acuerdo con esto, los estudios de fertilización demuestran un mayor crecimiento tras la adición de P más que de N, confirmando el papel limitador del P en **sedimentos carbonatados**. En el Mar Menor, *C. nodosa* creciendo en arenas mostró estar limitada tanto por P como por N tras la adición experimental de nutrientes (Terrados 1991). En **sedimentos terrígenos** el contenido de P es generalmente mayor, donde está ligado bien al reservorio mineral o bien a la materia orgánica de forma que el P del agua de poro es un *pool* menor. El P ligado al reservorio mineral es sensible a cambios redox, al estar el P ligado al Fe oxidado. En sedimentos eutrofizados, los SH compiten con el P inorgánico por el Fe oxidado, disminuyendo la disponibilidad de Fe oxidado (Thamdrup 2000). Terrados (1991) no observó limitación por P (ni por N) tras fertilizar experimentalmente una pradera de *C. nodosa* en sedimentos someros fangosos, probablemente porque en estos sedimentos anóxicos los sulfuros se encuentran ligados más al Fe oxidado y hay más P disponible.

Las praderas de angiospermas marinas son consideradas habitualmente **sumideros de fósforo**, que en un alto grado se considera que es reciclado dentro de la pradera a lo largo de la colonización y desarrollo (Pedersen et al 1997). Solo en condiciones eutróficas las praderas de angiospermas marinas se han mostrado como **fuentes de fósforo** al medio, tal y como se ha demostrado para *C. nodosa* en el Mediterráneo (p.e. Alfacs; Pérez et al 2001). Bajo condiciones hipetróficas en una pradera de *Ruppia cirrhosa*, la sulfato reducción incrementó y como resultado el P era liberado desde los sedimentos, retroalimentando los efectos de la eutrofización y acelerando la desaparición de las praderas de angiospermas

marinas (Heijs et al. 2000). Este es un ejemplo excelente de la compleja interacción entre fósforo, hierro y azufre en el ambiente marino.

Las angiospermas marinas y las macroalgas retiran nutrientes del sedimento mediante absorción directa. En el caso de las angiospermas marinas la absorción de nutrientes se puede producir tanto por las hojas como por las raíces, aunque son las hojas las que muestran mayores afinidades (V_m) y tasas (K_m), probablemente como reflejo de su adaptación a las concentraciones de sus aguas circundantes respectivas. La actividad nitrato reductasa es mayor en macroalgas que en angiospermas marinas, probablemente como reflejo de la adaptación de las angiospermas marinas para emplear el amonio del sedimento, o bien aprovechar el flujo de amonio desde el sedimento (Marbà et al. 2006).

Se suele pensar que la absorción de nutrientes por las angiospermas marinas se produce principalmente via raíces, pero en realidad la evidencia disponible indica cierta plasticidad en la adquisición de nutrientes. De hecho las hojas juegan un papel muy relevante en la adquisición de los nutrientes necesarios para el crecimiento. La importancia relativa de un compartimento u otro (hojas vs raíces) atiende en última instancia a condicionantes ambientales. Los datos disponibles hasta la fecha indican que las hojas y las raíces son igualmente importantes en la adquisición de los nutrientes (Lee and Dunton 1999), lo cual cae en aparente contradicción con la desigual disponibilidad de nutrientes entre el agua y los sedimentos. Esto tiene varias explicaciones. En primer lugar la asimilación de los nutrientes es más viable energéticamente en las hojas que en las raíces, sobre todo en condiciones de luz limitante (Zimmerman et al 1987). Por otro lado, la adquisición y asimilación de nutrientes es una función de la superficie de contacto con el agua circundante, siendo esta entre 10 y 30 veces mayor en las hojas que en las raíces (Pérez-Llorens 1991). Pero además, ambos compartimentos no actúan de forma independiente de forma que si hay un aporte alto de amonio en las hojas, la adquisición por las raíces se inhibe, aunque esto no se puede generalizar para todas las especies (Thursby y Harlin 1982). Por último, como se ha explicado en apartados anteriores, aunque el pool de nutrientes (N y P) en los sedimentos puede ser cuantitativamente muy elevado, su disponibilidad en el agua de poro puede estar muy limitada por muchos factores, como competencia con la comunidad microbiana o su unión a la fracción orgánica y mineral.

De la misma forma que retiran nutrientes del agua y de los sedimentos, los macrófitos bentónicos pueden retirar compuestos contaminantes de origen mineral y orgánico. Es conocida, por ejemplo, la elevada capacidad bioacumuladora de metales pesados en las angiospermas marinas, como se ha comprobado en el caso de *Cymodocea nodosa* (Marín-Guirao et al 2001), cuyo estado apenas se ve afectado por los elevados contenidos en metales de los residuos mineros. La adición de metales en el sedimento, como ocurre en zonas costeras impactadas por la actividad minera (p.e. Mar Menor, Álvarez Rogel et al. 2006), puede tener diversos tipos de efectos en la biogeoquímica de las praderas marinas como la intensificación de la fijación de nitrógeno, incrementar la protección de los tejidos vegetales mediante el ligado a los iones sulfuro altamente tóxicos (Chambers et al 2001; Holmer et al 2003), o incluso incrementar la actividad de la fosfatasa alcaline, facilitando la absorción de fósforo (Marbà et al. 2006).

2. Las comunidades de macrófitos bentónicos en el Mar Menor

Trabajos realizados por el IEO entre 2014 y la actualidad han permitido constatar que, a consecuencia del fuerte episodio de eutrofización experimentado por laguna en este mismo periodo (Fraile et al. 2018), más del 80% del área ocupada por la vegetación bentónica desapareció por completo de los fondos lagunares (Belando et al. 2018, Fig. 3).

Antes de este colapso del ecosistema, el fondo de la laguna se encontraba ocupado en casi su totalidad por 13.166 has de praderas de angiospermas marinas (*C. nodosa* y *Ruppia cirrhosa*) y macroalgas (*Caulerpa prolifera*). La vegetación bentónica, por tanto, debía jugar un papel importante en la estructura y funcionamiento de todo el ecosistema lagunar. Más concretamente:

- a) Fuente de producción primaria que alimenta la cadena trófica bentónica y pelágica
- b) Provisión de sustrato y refugio de un elevado número de especies animales y vegetales.
- c) Control de los nutrientes y partículas en suspensión (orgánicas e inorgánicas) de la columna de agua.
- d) Estabilización de sedimentos y su protección frente la erosión (resuspensión)
- e) Control del balance de carbono en columna de agua y sedimentos

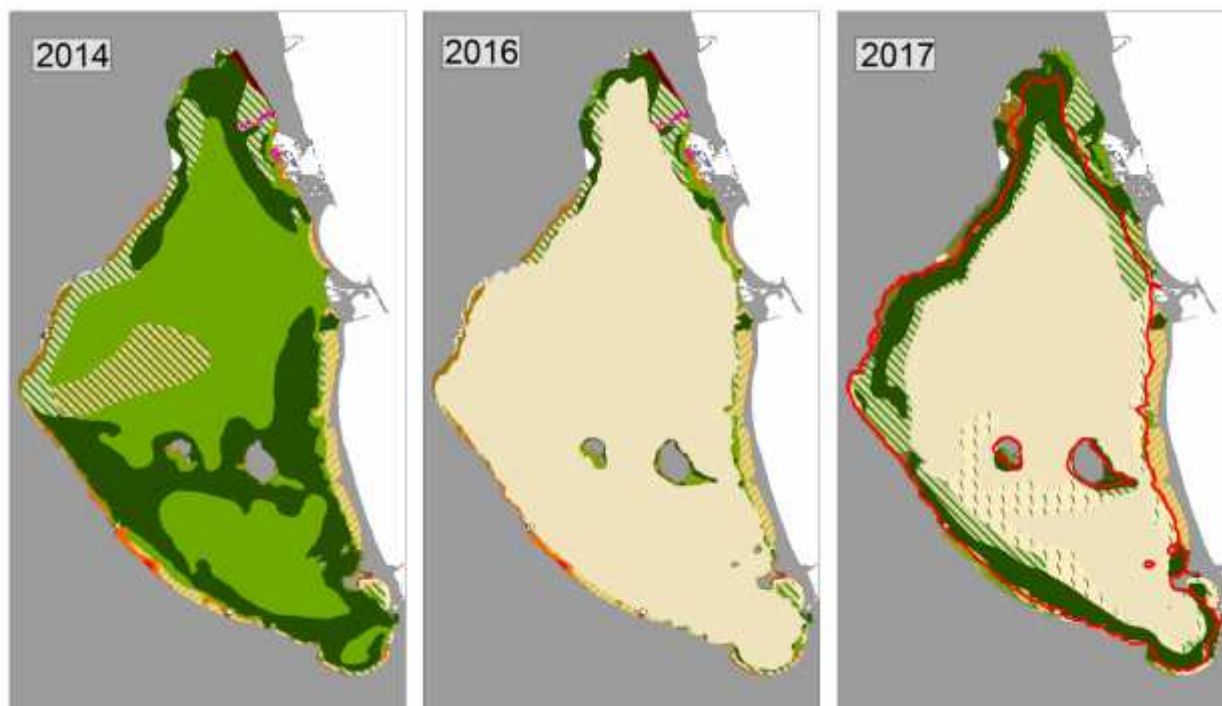


Figura 3. Comparativa entre los diferentes mapas obtenidos por Belando *et al.* (2014, 2017, 2018). La línea roja continua mostrada en el mapa de 2017 representa el límite inferior de la vegetación del mapa de 2016.

Algunas de estas propiedades o funciones (sobre todo c y d) son, precisamente conocidos mecanismos de las comunidades de macrófitos bentónicos para mantener unas condiciones favorables para su propio desarrollo (elevada disponibilidad de luz y bajas concentraciones en nutrientes). Pero también para amortiguar los efectos de entradas externas y masivas de nutrientes a consecuencia de cambios ambientales (Scheffer *et al.* 2001; Maxwell *et al.* 2016), normalmente originados por la creciente actividad humana que ha caracterizado buena parte de las zonas costeras mediterráneas y en particular las lagunas costeras como el mar Menor.

Esta capacidad amortiguadora explicaría, por ejemplo, el hecho de que el estado del Mar menor se haya mantenido durante décadas en un estado aparentemente estable, con aguas más propias de un sistema oligotrófico que eutrófico, a pesar de las entradas masivas de nutrientes procedentes de la actividad agrícola y el desarrollo poblacional y turístico. Las praderas, junto con otros mecanismos de retroalimentación del ecosistema lagunar (p.e. filtradores), podrían haber estado incorporando buena parte de los excesos de nutrientes impidiendo así el desarrollo masivo de la comunidad fitoplanctónica. Algunas estimas previas basadas en datos propios y bibliográficos están de acuerdo con esta hipótesis (Belando *et al.*

2018), pero es necesario obtener estimas más precisas que puedan ser empleadas en balances de masas a escala lagunar.

De lo anterior se deriva que la pérdida masiva de praderas entre 2014 y 2016 (Figura 3) podría haber mermado estos mecanismos de resiliencia lagunar, llevando así al ecosistema a un nuevo estado en el que el control de los nutrientes podría estar más protagonizado por las comunidades fitoplanctónicas que por los macrófitos. En consecuencia, estaríamos en un sistema más fluctuante, más próximo a un sistema eutrófico, en el que las condiciones ambientales no solo son diferentes a la etapa anterior sino que podría dificultar la recuperación de la vegetación y, por tanto, el control de los nutrientes (Scheffer et al 2001). Sin embargo, como se ha mencionado, hasta la fecha no se ha dispuesto de datos fiables para realizar este tipo de balances y apoyar esta hipótesis. Los datos disponibles son bastante parciales, referidos a poblaciones muy concretas y poco representativas del amplio espectro de praderas de la laguna, o a determinados compartimentos de la planta (Terrados 1991, Belando et al 2017, 2018).

De forma similar, la vegetación podría haber estado ejerciendo un papel de control de otros elementos que han sido aportados a la laguna durante décadas por la actividad humana, la mayoría compuestos contaminantes como los metales pesados, pesticidas, herbicidas, etc (p.e. Chapman y Wang 2001). El caso de los metales pesados es el más llamativo por ser los que están presentes en mayores cantidades en la laguna por la actividad minera en el pasado y el elevado riesgo potencial de causar efectos tóxicos a los organismos (incluida la especie humana). Aunque existen algunos estudios previos en los que han abordado este tema con bastante detalle (Marín-Guirao et al. 2005), son necesarios estudios más extensivos para poder abordar de forma fiable cualquier tipo de valoración o balance a escala lagunar.

3. Objetivos

En la propuesta original del proyecto BIOFOM se incluía como **Objetivo Específico C** lo siguiente:

Cuantificar la importancia de la vegetación como almacén de nutrientes y carbono del ecosistema y, cuantificar su influencia en los flujos bentónicos de oxígeno y nutrientes. ¿Qué papel tiene la vegetación en los ciclos biogeoquímicos de los sedimentos del Mar Menor?

Aunque es una cuestión bastante amplia y compleja, este estudio pretende aportar conocimiento básico relevante como para realizar una primera aproximación a esta cuestión. En términos generales, el control que la vegetación es capaz de ejercer sobre los flujos de nutrientes está en función de los requerimientos para su crecimiento, lo cual nos lleva a dos objetivos más concretos:

- 1.- Estimación de los requerimientos de nutrientes para el desarrollo de la vegetación bentónica en el Mar Menor.
- 2.- Estimación de la importancia relativa de los nutrientes incorporados por la vegetación para su crecimiento respecto a los flujos de entrada de nutrientes al Mar Menor. Es decir, determinar hasta que punto la vegetación bentónica es capaz de controlar los aportes de nutrientes a la columna de agua.

Para ello, junto con los parámetros propios de sedimentos, se requiere la determinación de otros parámetros propios de la vegetación e inferir sobre su capacidad para adquirir los nutrientes del medio, concretamente:

- a) Determinación de carbono, nitrógeno y fósforo en las dos especies de macrófitos dominantes en el Mar Menor, la angiosperma *C. nodosa* y la clorofícea *C. prolifera*. En el caso de *C. nodosa* es necesaria su determinación en cada compartimento en que se reparte su biomasa: hojas, rizomas y raíces.
- b) Estimación de las cinéticas de incorporación de nutrientes por *C. nodosa* y *C. prolifera*.

4. Material y Métodos

3.1.2. Muestreo de la vegetación y variables medidas

Tanto en invierno como en verano se realizó una caracterización de la vegetación en cada una de las estaciones seleccionadas en los fondos someros con *Cymodocea nodosa* en sedimentos arenosos (CYA) y fangosos (CYF) y en los fondos fangosos de profundidad intermedia colonizados por *C. prolifera* (CAU24). Para ello, en cada estación se determinaron las siguientes variables descriptoras de la **estructura de la vegetación**:

- **Cobertura** (%) a nivel de manchas
- **Densidad de haces** (haces m^{-2})
- **Biomasa total** (g PS m^{-2}) y de cada fracción: Hojas (BH), peciolo (Bp), rizomas (BR) y raíces (Br) de *C. nodosa* y frondes y estolones de *C. prolifera*.

- **Razón biomasa fotosintética (foliar):biomasa no fotosintética (rizoma+raíz),**
 $BF:BNF = (BF:R+r)$
- **Biomasa relativa de raíces, $BRr = Br:BH+Br$**

La medición de estos descriptores se ha realizado de acuerdo con la metodología descrita por Belando et al (2017) y Oliva et al. (2012).

La cobertura se midió *in situ*, dentro de manchas vivas de pradera, mediante cuadrados de 50x50 cm subdivididos en 60 subcuadrados en los que se anota la presencia o ausencia de cada especie de macrófito, de acuerdo con la metodología descrita en Belando et al. 2017. La cobertura se calcula como la proporción de subcuadrados con presencia respecto al número total de subcuadrados y se expresa en porcentaje.

Para la determinación del resto de variables se obtuvieron 3 muestras en cada estación mediante la inserción en el sedimento de un *corer* de 15 cm de diámetro y 30 cm de profundidad, asegurando el muestreo de toda la biomasa de raíces vivas. Una vez obtenido, el contenido de los *corers* era introducido en una bolsa de malla de luz de 1 mm para eliminar por lavado el sedimento y separarlo de la fracción vegetal, que era guardada en bolsa *zip-lock*, debidamente etiquetada y guardada en una nevera con hielo para evitar la descomposición del material biológico. Al final de la jornada de muestreo las muestras eran transportadas al laboratorio, donde eran almacenadas en congelador a -15°C para su posterior separado y procesado para análisis (ver apartado 3.2.4).

Estas mismas muestras se analizaron para la determinación de su **composición elemental (C, N y P)** y la concentración de **metales pesados (Zn, Pb, Ni, Co, Cu, Fe y Mn)** en hojas, rizomas y raíces de *C. nodosa* y en biomasa de *C. prolifera*, compuesta esta última por frondes, estolones y rizoides. Para cada elemento en cada tejido de cada muestra se realizaron 8 determinaciones (Total: 360 análisis).

3.5 Metodología del procesado y análisis de muestras de vegetación

En el laboratorio, las muestras eran descongeladas para su separación en sus diferentes fracciones: hojas, epífitos, peciolos, rizomas y raíces de *C. nodosa* y frondes de *C. prolifera* (Figura 4 y 5).



Figura 4. Aspecto de las muestras preparadas para su separación. Imagen izquierda: muestra de *C. nodosa* somera sobre fango CYA; imagen superior derecha: muestra de *C. nodosa* sobre arena CFA; imagen inferior derecha: muestra de *C. prolifera* sobre fangos intermedios (2-4 m).

Una vez separadas las diferentes fracciones se secaron en estufa a 60°C hasta peso constante (PS) y se pesaron en una balanza de precisión para determinar su biomasa. Una vez seca, cada fracción de biomasa se trituraba en un mortero triturador Retsch RM2000 hasta obtener un polvo muy fino (< 10 µm) y homogéneo, condición fundamental para el análisis de su composición química.

Para el análisis de carbono (C) y nitrógeno (N) se pesan 2,5 µg de PS de tejido y se empaquetan en cápsulas de estaño para posteriormente ser analizadas. El contenido de nitrógeno (%N) y carbono (%P) se ha determinado en un autoanalizador elemental Carlo-Erba CNH. Para el análisis de fósforo (P), zinc (Zn), cadmio (Cd), plomo (Pb), cobre (Cu), manganeso (Mn), arsénico (As), hierro (Fe) se pesaron 0,2 gr de PS y posteriormente se tratan con 1ml de solución ácida 1:3 (v:v) de peróxido de hidrógeno y ácido nítrico suprapure. La digestión se ha realizado en un microondas a 200°C (Milestone, mod. Ultrawave) con tubos de teflón. La concentración de cada elemento se ha determinado en un ICP-OES.



Figura 5. Recolección de muestras mediante corer (a), muestra limpia preparada para su procesado (b), separación de fracciones de biomasa (c) y muestras separadas y secadas en estufa listas para su triturado.

3.6 Determinación de la cinética de incorporación de nutrientes (Nitrógeno Inorgánico Disuelto) por los macrófitos

Las cinéticas de incorporación de Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) fueron analizadas experimentalmente en hojas de *C. nodosa* y frondes de *C. prolifera* procedentes de dos poblaciones a 1m de profundidad con diferente grado de exposición ambiental a fuentes de nitrógeno. La encañizada, con concentraciones de NID en el agua inferiores a $2\mu\text{M}$ (datos propios), y el Albuñón, con concentraciones de NID superiores a $5\mu\text{M}$ (datos propios) y con eventos en los que se pueden superar los $100\mu\text{M}$, como por ejemplo después de una riada (Lloret et al. 2005, Velasco et al. 2006). Ambas poblaciones representan por tanto dos situaciones extremas en relación a la carga de nitrógeno en la columna de agua a la que están expuestas los dos principales macrófitos bentónicos del Mar Menor.

En junio de 2018 se recolectaron a mano haces de *C. nodosa* y estolones de *C. prolifera* de ambas poblaciones y se transportaron al laboratorio refrigerados. Una vez en el laboratorio los haces y frondes se introdujeron en macetas con sedimento recogido en cada población y que disponían de una tapa que permitía aislar la parte subterránea de la aérea, ambas conectadas por un agujero en la tapa que fue sellado con arcilla estéril para impedir la salida del sedimento o la difusión de los nutrientes a la columna de agua. En cada maceta se introdujeron los haces y frondes necesarios para conseguir un peso mínimo final de hojas y frondes secos de 1g. Cada una de estas macetas constituyeron las unidades experimentales sobre la que se realizaron las incubaciones y fueron aclimatadas en un sistema de mesocosmos con agua de mar filtrada durante un día (T^a : 27°C; Irradiancia: 300 $\mu\text{moles m}^{-1} \text{s}^{-1}$) (Fig. 6).



Figura 6: macetas con frondes de *C. prolifera* durante la aclimatación

Para realizar las incubaciones se utilizaron cámaras de 1 litro de volumen con agua de mar filtrada (concentración inicial de amonio y nitrato inferior a 1 μM) en las que las macetas quedaban totalmente sumergidas. Las incubaciones se realizaron durante 1 hora con cuatro concentraciones diferentes (8, 16, 40 y 100 μM) de nitrato y amonio marcadas isotópicamente ($^{15}\text{KNO}_3$.%=99, $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$.%=99, Cambridge Isotope Laboratories). La temperatura del agua se mantuvo constante durante las incubaciones (27°C) y se utilizaron sistemas de agitación para evitar estratificaciones en la columna de agua. Las incubaciones se realizaron bajo condiciones de luz constantes (300 $\mu\text{moles m}^{-1} \text{s}^{-2}$). En total se llevaron a cabo 5

incubaciones para cada concentración de nutrientes, cada especie y población de macrófitos ($n=5$). Una vez finalizadas las incubaciones, las macetas fueron extraídas rápidamente de las cámaras, las hojas y frondes fueron separadas cuidadosamente de la parte subterránea y limpiadas con agua destilada para su secada posterior en estufa durante 48h a 50°C. Una vez seco, el material fue machacado en mortero y encapsulado para proceder a la determinación isotópica mediante analizador elemental.

Las tasas de incorporación fueron obtenidas en base a la metodología desde nitrato y amonio (V , $\mu\text{mol N g}^{-1}\text{PS h}^{-1}$), se calcularon de acuerdo a la siguiente ecuación (Sandoval-Gil et al, 2015):

$$V = \frac{[(^{15}\text{N}_{\text{exp}} - ^{15}\text{N}_{\text{back}}) \times N]}{(M \times t)}$$

Donde $^{15}\text{N}_{\text{exp}}$ y $^{15}\text{N}_{\text{back}}$ son los valores de ^{15}N en el tejido expuesto al trazador y sin trazador respectivamente (y por tanto representan el enriquecimiento respecto a la señal del isótopo en condiciones naturales), N es el contenido en nitrógeno ($\text{g N g}^{-1}\text{PS}$), M es la masa molar del N (14 g mol^{-1}) y t es la duración de la incubación.

Posteriormente, se representan las tasas de incorporación (V) frente a las concentraciones de sustrato utilizadas (S , μM) y se obtiene los distintos parámetros asociados a la cinética de incorporación a través del modelo de Michaelis-Menten:

$$V = \frac{(V_{\text{max}} \times S)}{(K_{\text{m}} + S)}$$

donde V_{max} es la tasa máxima de asimilación ($\mu\text{mol N g}^{-1}\text{PS h}^{-1}$) y K_{m} (μM) es la constante de media saturación del modelo, esto es, el valor al que V es igual a $V_{\text{max}}/2$. Ambos parámetros se obtienen gráficamente a través de las representaciones realizadas. La constante de afinidad (K_{m}) representa la eficiencia de asimilación de N a concentraciones bajas y se calcula como $V_{\text{max}}/K_{\text{m}}$.

Las tasas de incorporación ambientales (V_{amb}) de nitrato y amonio fueron estimadas a partir de la ecuación anterior, utilizando como valor de concentración de sustrato las series de datos procedentes del programa periódico de seguimiento de las aguas de la laguna desarrollado por el IEO desde 2018.

Se utilizó una ANOVA de dos vías (2 factores fijos, especie y población) para analizar las diferencias en los descriptores obtenidos de las cinéticas de incorporación. Los análisis fueron realizados con el programa SPSS versión 17 (IBM)

3.7 Estimación de los requerimientos de nutrientes de los macrófitos y balance de masas

Para realizar una estimación de los requerimientos de nutrientes por los macrófitos a lo largo de un ciclo anual se han empleado, por un lado, los valores de N y P obtenidos en cada fracción de biomasa (hojas, rizomas y raíces de *C. nodosa* y frondes de *C. prolifera*) analizados en este estudio. Por otro lado se han empleado los valores de biomasa de cada fracción obtenidos en una red de puntos de muestreo en estudios previos (Belando et al. 2015 y 2017); estos valores de biomasa se han interpolado mediante krigging en ArcView para obtener un valor de biomasa total de cada fracción a escala de toda la laguna. Empleando estos valores de biomasa y el contenido en nutrientes en cada fracción se ha obtenido un valor de N y P para la fracción en toda la laguna. De la suma de las fracciones hojas, rizomas y raíces obtenemos el *stock* de N y P de *C. nodosa* de la laguna y la fracción restante corresponde al *stock* de N y P de *C. prolifera*. El cálculo de los requerimientos se realiza realmente en base a la productividad, que determina la tasa de renovación (turnover rate) de la biomasa a lo largo de un ciclo anual, que es el cociente entre la producción y la biomasa (P:B). De acuerdo con Terrados (1991) este cociente es de 2,5 para las hojas de *C. nodosa* y 0,3 para sus rizomas y raíces y 4 para el clorófito *C. prolifera*.

3.8 Estimación del control de los macrófitos sobre los nutrientes

Para estimar hasta qué punto los macrófitos de la laguna son capaces de controlar las entradas de nutrientes se han aplicado dos aproximaciones muy simples, pero eficaces en cuanto a que son válidas para dar una idea de la magnitud del proceso:

- a) Balance de masas entre las estimas de N y P requeridos para la producción anual de los macrófitos y las cantidades de estos nutrientes aportadas anualmente a la laguna.
- b) Balance de masas entre los aportes de nutrientes a la laguna y las estimas de N incorporado a los macrófitos basado en las tasas de incorporación (*Vamb*) determinadas experimentalmente.

Respecto a las cantidades de N y P aportadas a la laguna anualmente es realmente un aspecto del que se carece de estimas precisas y, por tanto, hay que basarse en la información bibliográfica disponible, diferenciando entre entradas puntuales (básicamente a través de la rambla del Albujión) y entradas difusas, tanto desde la parte emergida como desde el acuífero. Respecto a las primeras, estas serían las principales referencias:

-) Velasco et al. 2006: ~ 2000 t de N al año (93% NO₃) a través de la rambla del Albujión mediante vertido puntual permanente.
-) Martínez Fernández & Esteve-Selma, 2000: 1300 t al año de nitrato y entre 60- 178 t de fosforo al año a través de la rambla del Albujión mediante vertido puntual permanente.
-) Datos procedentes del seguimiento de caudales en la Rambla del Albujión proporcionados por OISMA-CARM: a partir del año 2017 y a raíz de la crisis de eutrofización que sufre la laguna se reduce drásticamente el caudal del vertido por la rambla de Albujión. En la actualidad este caudal es del orden del 10% de lo que vertía anteriormente, lo que supone entre 200 y 130 t de N y 6 y 17,8 t de P, de acuerdo con las referencias anteriores.

Respecto a las fuentes difusas:

-) González et al (2018): 1.600-7.000 t de nitrato al año por fuentes difusas (subterráneas y en superficie). Para el P se estima que la fracción no incorporada por la plantas queda rápidamente no disponible en el sustrato por precipitación, de manera que solo una parte muy pequeña puede llegar a la laguna

En base a esta información se pueden establecer diversos escenarios relacionados con la entrada de N de origen antrópico en diferentes etapas o estados de la laguna, básicamente antes de la crisis eutrófica de 2016 y a partir de 2017, momento a partir del cual se empiezan a aplicar medidas de control de los vertidos, básicamente consistentes en la reducción del vertido puntual (localizado) de la rambla del Albujión (Tabla 1).

Por último, se ha realizado otro balance de masas, pero con los flujos de N y P obtenidos a partir de la estimación de los **flujos difusivos del sedimento**, calculados como se explica en el **apartado 3.4** para los sedimentos de cada tipo de fondo contemplado en este estudio. De

esta forma se pretende determinar el control de los macrófitos sobre los flujos de nutrientes exclusivamente procedentes del sedimento.

Tabla 1. Cuantificación de las entradas de N en la laguna de origen antrópico

Periodo	Mínimo (t)			Máximo (t)		
	Puntual	Difuso	Total	Puntual	Difuso	Total
Hasta 2016	2.000	1.600	3.600	2.000	7.000	9.000
Desde 2017	130	1.600	1.730	200	7.000	7.200

5. Resultados y Discusión

5.1 Estructura de la vegetación

Los resultados de la **cobertura de manchas (o mesocobertura)** y **biomasa total** se muestran en la Figura 7. Los datos de cobertura indican que el grado de recubrimiento del sustrato es en general elevado (80-100%) y muy similar entre la mayoría de las estaciones y tipos de vegetación, a excepción de dos casos en invierno pertenecientes a CYF y CAU24 que presentaron valores algo menores (50-70%).

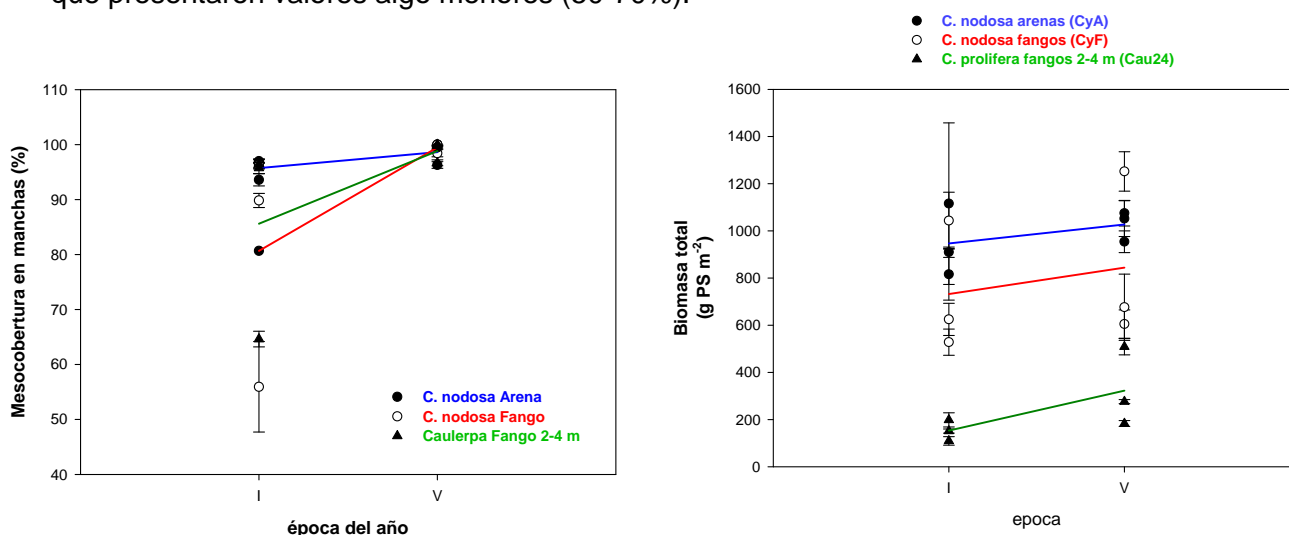


Figura 7. Valores medios (y error estándar) de cobertura de manchas (izda.) y biomasa total (dcha.) obtenidos en las estaciones de muestreo correspondientes a cada tipo de vegetación, en invierno (I) y en verano (V).

La **biomasa total de *C. nodosa*** varía entre 431,8 g PS m⁻² (estación P4 CYF) y 1.769,6 g PS m⁻² (estación P2 CYA), con valores medios en invierno levemente superiores en CYA (815,5-1.115,5 g PS m⁻²) que en CYF (528,1-1.043,3 g PS m⁻²). En verano los valores medios son similares a los de invierno y sin mucha diferencia entre CYA (954-1075,1 g PS m⁻²) y CYF (604,9-1.252 g PS m⁻²). Los valores medios de este parámetro concuerdan en parte con los rangos reportados por otros autores en el Mar Menor (86-370 g PS m⁻²; Ballester 1985, Terrados 1991) y otras lagunas costeras (510-631 g PS m⁻²; bahía de Alfacs, Delta del Ebro, Pérez 1989), aunque se observan valores mucho más elevados. Estos valores si son

consistentes con los obtenidos por Belando et al. (2017) para las praderas someras del Mar Menor (media $1.032,9 \pm 73,1$ g PS m^{-2}).

Tabla 2. Valores medios de biomasa total y por fracción de *C. nodosa* y contribución de cada fracción a la biomasa total (%).

INVIERNO	PS HOJAS	%	PS RIZOMA	%	PS RAICES	%	PS PECIOLOS	%	B TOTAL
<i>C. nodosa Arena</i>									
P2	79,01	7,08	600,43	53,83	366,09	32,82	69,99	6,27	1115,52
P12	41,04	4,51	375,44	41,28	452,58	49,76	40,50	4,45	909,56
P14	76,86	9,42	281,21	34,47	388,30	47,60	69,44	8,51	815,81
MEDIA	65,64	7,01	419,03	43,19	402,32	43,39	59,98	6,41	946,96
<i>C. nodosa Fango</i>									
P4	34,50	6,53	349,07	66,09	106,91	20,24	37,67	7,13	528,16
P16	26,14	4,18	151,50	24,25	429,15	68,69	17,94	2,87	624,73
P21	60,14	5,76	415,05	39,78	526,99	50,51	41,19	3,95	1043,38
MEDIA	40,26	5,49	305,21	43,37	354,35	46,48	32,27	4,65	732,09
VERANO									
<i>C. nodosa Arena</i>									
P2	253,46	26,57	303,87	31,85	350,92	36,78	45,81	4,80	954,05
P12	161,10	15,31	275,89	26,22	562,98	53,51	52,05	4,95	1052,02
P14	155,19	14,43	339,45	31,57	534,07	49,67	46,48	4,32	1075,19
MEDIA	189,92	18,77	306,40	29,88	482,66	46,66	48,12	4,69	1027,09
<i>C. nodosa Fango</i>									
P4	194,25	28,73	257,56	38,09	149,25	22,07	75,13	11,11	676,18
P16	266,13	43,99	109,70	18,13	183,10	30,27	46,03	7,61	604,96
P21	252,51	20,17	376,86	30,10	527,16	42,10	95,56	7,63	1252,10
MEDIA	237,63	30,96	248,04	28,77	286,50	31,48	72,24	8,78	844,41

En los fondos fangosos de profundidad intermedia (CAU24), la **biomasa de *C. prolifera*** varía entre $109,5$ g PS m^{-2} y $508,7$ g PS m^{-2} , con valores medios superiores en verano ($322,6$ g PS m^{-2}) que en invierno ($153,1$ g PS m^{-2}). Estos valores son del mismo orden (pero algo superiores) a los rangos reportados por otros autores para el Mar Menor en fangos de profundidades similares ($27-282$ g PS m^{-2} ; Ballester 1985, Terrados 1986, Pérez-Ruzafa 1989, Terrados 1991).

En la Tabla 2 se puede comprobar la forma en que se reparte la biomasa entre las diferentes fracciones o compartimentos de *C. nodosa* y cómo varía estacionalmente en cada estación de muestreo. En invierno se observa que las hojas y los peciolos son la fracción menos importante, representando tan solo un 5-7% y 4-6,4%, respectivamente, de la biomasa total. En verano la fracción foliar aumenta de forma considerable con respecto a la que mantiene en invierno, siendo del 18,7% para las praderas en arena (CYA) y casi el doble en las praderas en fango (CYF). Las fracciones no foliares apenas varían en importancia (tanto absoluta como relativa) a lo largo del año. Esto se refleja en un incremento considerable del **ratio biomasa fotosintética: no fotosintética (BF:BNF)** en las praderas de *C. nodosa*

creciendo en fango (CYF) en verano mayor que el experimentado por las plantas en arena (Figura 8) especialmente en las estaciones P16 (rambla del Beal) y P4 (Encañizada). Esto es consistente con el patrón de variación estacional de la biomasa descrito para *C. nodosa* en el Mar Menor, así como con el hecho de que las praderas someras en fangos tienen mayor productividad foliar que las que crecen en arenas debido a la mayor cantidad de nutrientes en los primeros que en los segundos (Short 1993; Terrados 1991). Esto también es consistente con la observación de haces de mucho mayor tamaño en estos ambientes someros fangosos que en las zonas de arena, demostrado además experimentalmente por Terrados (1991). Belando et al (2017), antes de la desaparición de las praderas a partir de 2,5 m, observaron este mismo patrón de variación del BF:BNF, pero asociado a la profundidad, lo cual tiene sentido ya que las zonas más profundas son muy fangosas, pero además la disponibilidad de luz es menor, factor que en *C. nodosa* provoca una expansión de la biomasa fotosintética respecto a la subterránea (Belando et al. 2018).

Otro cambio de biomasa a destacar es el que tiene lugar también en las praderas de fango CYF, pero a nivel de las raíces, que se refleja en valores medios de **biomasa relativa de raíces (BRr)** menores que los de las praderas en arenas (CYA) (Fig. 8), particularmente en verano, debido no solo al incremento de la biomasa foliar sino también a los bajos valores de la biomasa de raíces, particularmente en las estaciones P16 (rambla del Beal) y P4 (Encañizada). Este resultado es similar al descrito por Terrados (1991) en el Mar Menor y por Oliva et al. (2012) en otras áreas geográficas, al comparar praderas someras de *C. nodosa* en arenas y en fangos. También es consistente con la relación observada por Belando et al. (2017) entre este parámetro y zonas someras altamente enfangadas, particularmente aquellas asociadas a impactos (puertos, escolleras). Se interpreta como una adaptación a optimizar la biomasa subterránea en función de las concentraciones de nutrientes en el sedimento. Al aumentar la disponibilidad de nutrientes la superficie de incorporación debe ser también menor. Por otro lado, permite a la planta invertir mayor cantidad de recursos en la parte aérea fotosintética y así mantener unos flujos de oxígeno hacia las partes subterráneas, fundamentales para mantener la rizosfera oxidante en los ambientes más anóxicos normalmente asociados a sedimentos con mayores cantidades de nutrientes (como se constata en este estudio). Por último, se reduce la demanda respiratoria de los órganos subterráneos favoreciendo el mantenimiento de balances de carbono muy positivos.

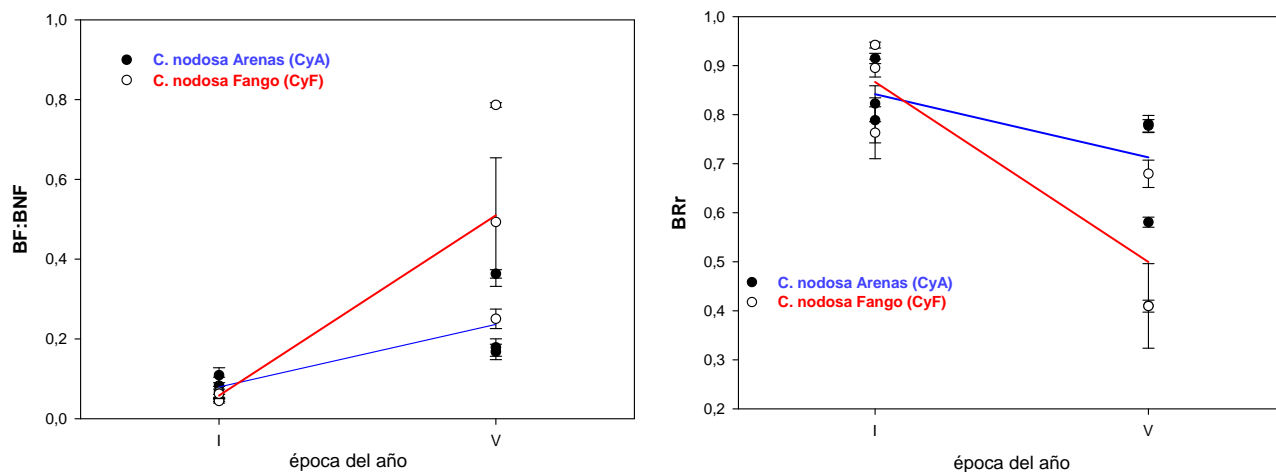


Figura 8. Valores medios (y error estándar) de la razón biomasa fotosintética: no fotosintética (BF:BNF; izda.) y de la biomasa relativa de raíces (BRr; dcha.) obtenidos en las estaciones de muestreo correspondientes a cada tipo de vegetación, en invierno (I) y en verano (V).

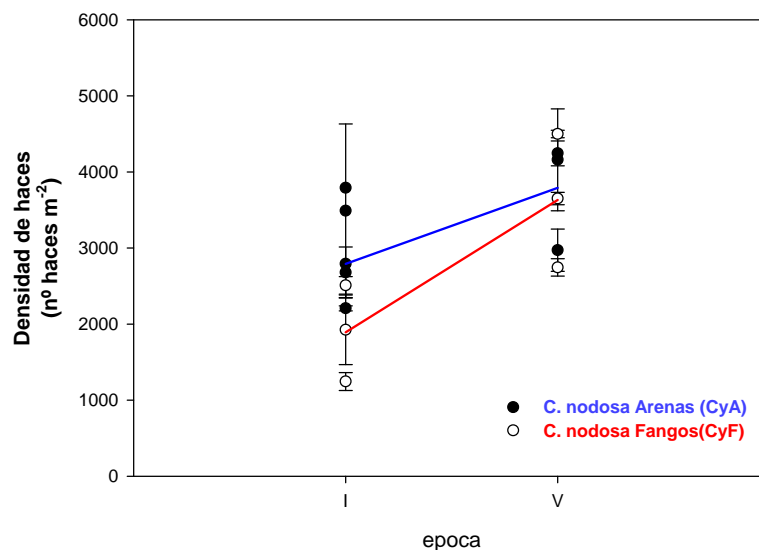


Figura 9. Valores medios (y error estándar) de la densidad de haces de *C. nodosa* obtenidos en las estaciones de muestreo correspondientes a cada tipo de vegetación (CYA y CYF), en invierno (I) y en verano (V).

En la Figura 9 se muestran los datos de la **densidad de haces** media de *C. nodosa* en arenas (CYA) y fangos (CIF). En invierno este parámetro varía entre $2.206,9 \pm 32,6$ haces m^{-2} y $3.489,6 \pm 1.141,3$ haces m^{-2} en CYA y entre $1.244,9 \pm 1.17,1$ haces m^{-2} y $2.508,7 \pm 114,7$ haces m^{-2} en CYF. En verano este parámetro alcanza valores medios algo superiores, variando entre $2.970,8 \pm 277$ haces m^{-2} y $4.244,1 \pm 669,7$ haces m^{-2} en CYA y entre $2.744,5 \pm 114$ haces m^{-2} y $4.498,7 \pm 49$ haces m^{-2} en CYF. Aunque se aprecia una variación estacional, éstas son más marcadas en CYF que en CYA, lo cual es consistente con la mayor cantidad de nutrientes y materia orgánica de las praderas en fango. Estos valores son consistentes con el valor medio observado para praderas someras del Mar Menor por Belando et al (2017) (3.988 ± 275 haces m^{-2}). Para el caso de las praderas someras en arena, los valores obtenidos en este estudio son algo superiores a los reportados para el Mar Menor por Terrados (1991) (300 – 2.000 haces m^{-2}) y para el Delta del Ebro por Pérez (1989) (1000 - 2.000 haces m^{-2}).

Con los resultados obtenidos de todas las variables estructurales se realizó una ordenación multidimensional (MDS) y un análisis de varianza multivariante basado en permutaciones (PERMANOVA, 9999 permutaciones) de dos factores (factor hábitat con tres niveles: CYA, CYF y CAU24; y factor estacionalidad con dos niveles: invierno y verano). Las diferencias significativas entre los diferentes niveles de los factores, se evaluaron mediante el test de Monte Carlo como análisis pareado a posteriori (*pair wise*), debido al número limitado de permutaciones (<9999 permutaciones). En el análisis multivariante se incluyeron los siguientes descriptores estructurales: mesocobertura y biomasa de ambas especies, densidad de haces de *C. nodosa*, ratio BF:BNF y la biomasa relativa de raíces BRr.

Al analizar la estructura de la vegetación teniendo en cuenta todos los parámetros, el gráfico resultante de la ordenación MDS (Figura 9 y Tabla 3) muestra las praderas de *C. prolifera* que colonizan los fangos entre 2-4m de profundidad separadas claramente de las comunidades someras (fangos y arenas). Esto viene determinado principalmente por la biomasa del alga, que es hasta 8 veces menor que la de *C. nodosa*. Tanto en invierno como en verano no se aprecian diferencias significativas entre los ecotipos CYA y CYF y, aunque hay un efecto general de la estacionalidad (sobre todo en el caso de CYF), no se han obtenido diferencias entre ambas épocas del año para cada tipo de hábitat por separado.

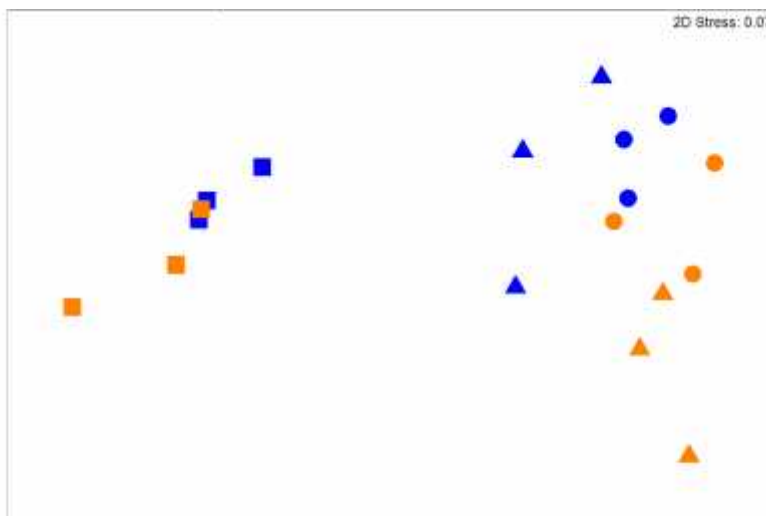


Figura 9. Representación espacial (MDS) de las muestras de vegetación en base a los descriptores de estructura de las comunidades de *C. nodosa* y *C. prolifera* en los tres tipos de hábitat (CYA: círculo, CYF: triángulo, CAU24: cuadrado) y según la estacionalidad (verano: naranja, invierno: azul) en la laguna costera del Mar Menor durante el año 2018.

Los resultados mostrados anteriormente indican que las praderas seleccionadas para este estudio presentan un grado de desarrollo estructural elevado y representativo de las praderas de *C. nodosa* y *C. prolifera* del Mar Menor. No obstante hay que destacar una mayor heterogeneidad espacial entre las estaciones someras de fango (CYF) con respecto a las de arena (CYS). De acuerdo con los resultados de las características físico-químicas de este estudio (apartado 4.2.4), esto se debe sobre todo a la estación P21, localizada en playa Honda, al sur del Mar Menor, que aunque son sedimentos fangosos y anóxicos, no lo son tanto como en las estaciones P16 (rambla del Beal) y P4 (Encañizada), que son las que presentaban mayores valores de BF:BNF y menores de BRr.

Desde el punto de vista estructural, las praderas someras de la angiosperma *C. nodosa*, tanto de fondos arenosos como fangosos, son más complejas y desarrolladas que las del clorófito *C. prolifera* que coloniza los fondos fangosos entre 2 y 4 m de profundidad. Además, las praderas de *C. nodosa* son más estables en el tiempo ya que la fracción de biomasa dominante es la de las estructuras no fotosintéticas (raíces y rizomas) cuya variación estacional es escasa. Este carácter estructural más perenne es propio de las praderas de angiospermas marinas y es una característica diferenciadora que tiene importantes

repercusiones en el ciclado de los nutrientes y otros elementos, con mayores tiempos de residencia en las angiospermas que en las macroalgas.

Tabla 3. Resultados del análisis PERMANOVA mostrando diferencias estadísticas en las **variables estructurales** de las comunidades de macrófitos del Mar Menor en relación al tipo de hábitat (Hab.: CYA, CYF y CAU2-4) y estacionalidad (Estac.: invierno y verano).

Test general	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)		
Hab.	80.754	40.377	21.982	0.0002		
Estac.	8.434	8.434	4.5917	0.0082		
Hab. x Estac.	7.7711	3.8855	2.1154	0.0608		
	Invierno		Verano			
Pair-wise a	t P(MC)		t P(MC)			
CYA x CYF	0.91388	0.4538	1.3596	0.2081		
CYA x CAU2-4	7.2594	0.0004	5.1847	0.0015		
CYF x CAU2-4	3.2107	0.0085	3.8368	0.0048		
	AS		FS		F2-4	
Pair-wise b	t P(MC)		t P(MC)		t P(MC)	
Invierno x Verano	1.4055	0.1953	1.8159	0.08	1.6484	0.1618

Respecto a las praderas someras de *C. nodosa*, los resultados de éste y otros estudios corroboran la elevada plasticidad de la especie para adaptarse a un amplio rango de condiciones ambientales. Concretamente, en el Mar Menor y otros ambientes similares esta especie demuestra una elevada capacidad de desarrollar praderas altamente estructuradas en ambientes tan extremos como arenas oxidadas con muy poca materia orgánica a sedimentos altamente fangosos y anóxicos (Terrados y Ros 1992, Pérez et al. 1994, Belando et al. 2017). De todas las especies estudiadas, *C. nodosa* es, precisamente la que ha mostrado una de las mayores tolerancias a condiciones severas de anoxia en los sedimentos (Eh = -100 a -250 mV; H₂S = 100µm; Pérez et al. 1984; Terrados et al 1999). De acuerdo con los resultados del presente estudio, las praderas de *C. nodosa* en fangos someros llegan a estar expuestas a valores mucho más extremos de Eh (-300 mV) y S₂H (hasta 400 µm), sin

observar limitación alguna en su desarrollo estructural. Todo lo contrario, bajo estas condiciones la planta es capaz incluso de desarrollar adaptaciones específicas, como el incremento de la relación BF:NBF o la reducción del BRr, por los cuales es capaz de optimizar los costes energéticos relacionados con la adquisición de nutrientes y el metabolismo del carbono.

5.2 Contenido de nutrientes

En la figura 10 se muestran las variaciones del contenido de carbono y nutrientes (N y P) en las diferentes fracciones de biomasa contempladas en este estudio (hojas, rizomas y raíces de *C. nodosa* y biomasa de *C. prolifera*).

Carbono:

En invierno el contenido de carbono de *C. nodosa* es similar entre tejidos y varía entre 29 y 42,5%. En verano las hojas tienden a presentar valores más elevados de carbono (31-46%) tanto respecto a los valores registrados en invierno como respecto a los observados en raíces y rizomas. Esta diferencia es mucho más marcada en las praderas de fango (CYF) que en las de arena (CYA). El carbono en los tejidos de *C. prolifera* son más elevados que los de *C. nodosa* en invierno (33-42,5%) y aumenta en verano hasta valores de 37-47,5%, similares a los de las hojas de *C. nodosa*. Esta tendencia de incremento de carbono en las hojas en verano refleja probablemente la mayor producción y acumulación de recursos fotosintéticos característico de la época estival en ambos macrófitos. La disminución del contenido de carbono en los tejidos subterráneos de *C. nodosa* creciendo en zonas someras fangosas (CYF) podría reflejar la concentración de recursos en las hojas, que en este ambiente mantienen mayores tasas de crecimiento que en las zonas arenosas.

Nitrógeno:

El contenido de nitrógeno es muy homogéneo en invierno, tanto entre especies como entre tejidos de *C. nodosa*, variando entre 1,2 y 4,2 %. En verano se observa un incremento general del contenido de nitrógeno tanto en las hojas de *C. nodosa* como en los tejidos de *C. prolifera*, donde varía entre 2,3 y 4,8 %. En esta misma época, los tejidos no fotosintéticos de *C. nodosa* de zonas someras arenosas mostraron valores de este elemento que fueron similares a los observados en invierno (1,9-2,79%), pero fueron visiblemente menores en las zonas someras fangosas (0,78-2,14%), con el valor mínimo en la estación P4 (Encañizada).

Fósforo:

Tanto en invierno como en verano, las hojas de *C. nodosa* presentan los valores máximos de fósforo (0,06-0,15 %), consistentemente superiores a los de los tejidos no fotosintéticos (rizomas y raíces; 0,035-0,15 % en invierno y 0,002-0,061 % en verano). En el caso de *C. prolifera*, el contenido de fósforo en sus tejidos es similar al rango abarcado por los tejidos de *C. nodosa*.

N:P (no representado en la figura 11)

La relación N:P obtenida en las hojas de *C. nodosa* está en el rango 0,54-0,88 en invierno. En verano muestra valores superiores, pero solo en las praderas de zonas someras arenosas (0,69-1,33), indicando una mayor limitación de fósforo en este tipo de ambientes. Los valores más bajos se observaron en P16 en verano, lo que sugiere que en esta localidad (rambla del Beal) la disponibilidad de fósforo es mayor. En invierno, la relación N:P de los rizomas y raíces es también más elevada en las zonas fangosas (1,4-2,3), excepto en la estación P4 (Encañizada) donde se registraron valores más bajos y similares a las zonas arenosas. Sin embargo en verano este patrón se invierte, mostrando los valores más elevados en las praderas someras con arena de las estaciones P12 y P14. *C. prolifera* presenta valores N:P entre 0,6 y 2,7, muy similares en invierno y en verano.

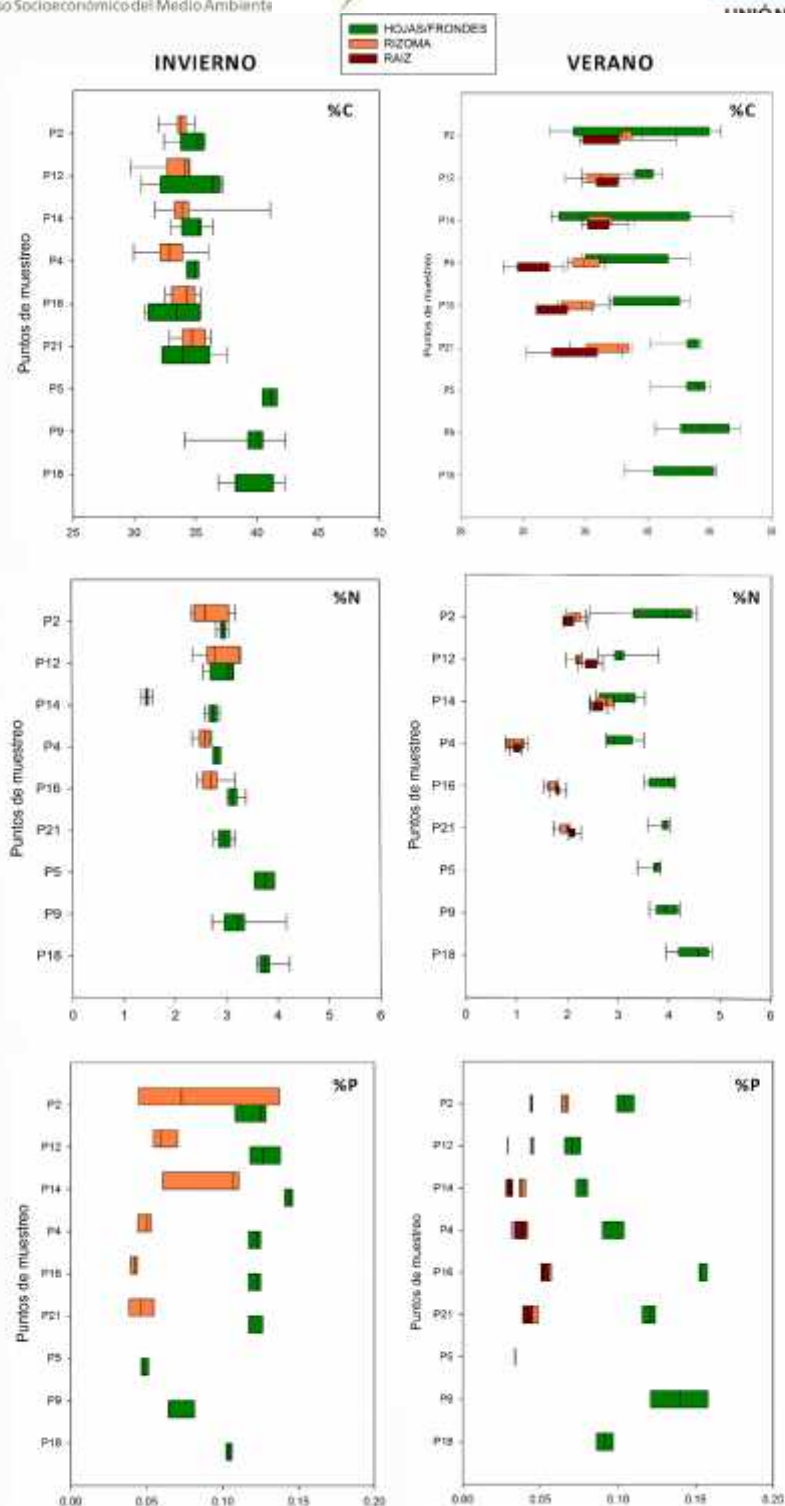


Figura 10. Variación del contenido de carbono (%C), nitrógeno (%N) y fósforo (%P) analizado en las diferentes fracciones de biomasa presentes en cada tipo de hábitat y en diferentes épocas del año (invierno y verano). Se representa media y percentiles (no aparecen valores extremos). *C. nodosa* somera en arenas (CYA: P2, P12, P14), *C. nodosa* somera en fango (CYF: P4, P16, P21) y *C. prolifera* en fangos entre 2-4 m (CAU24: P5, P9, P18).

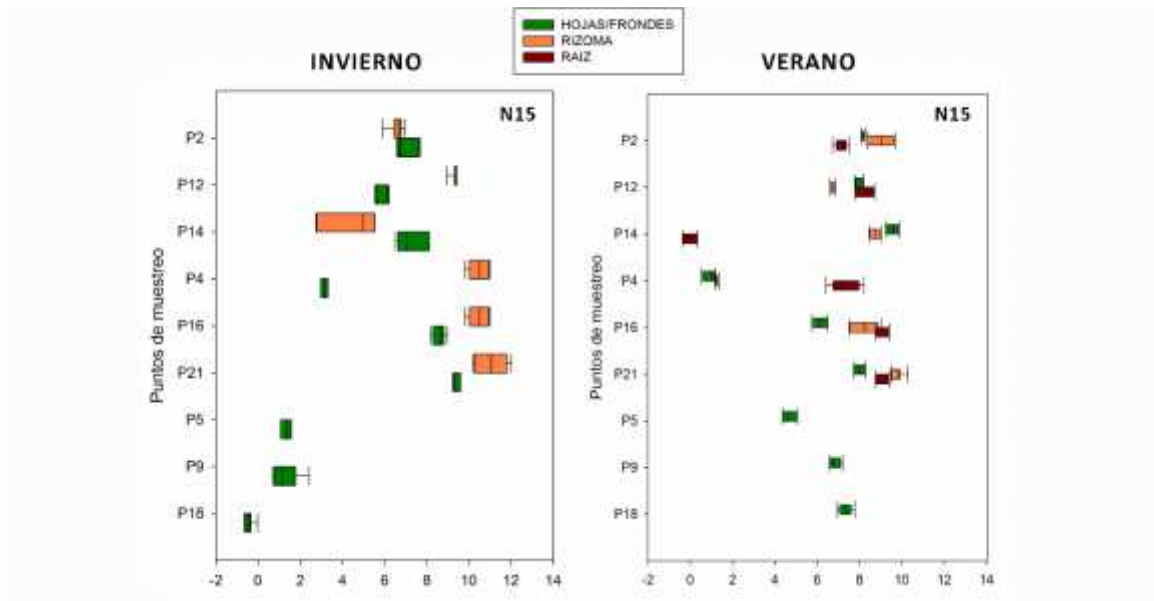


Figura 11. Variación de la señal isotópica del nitrógeno (^{15}N) analizado en las diferentes fracciones de biomasa presentes en cada tipo de hábitat y en diferentes épocas del año (invierno y verano). Se representa media y percentiles (no aparecen valores extremos). *C. nodosa* somera en arenas (CYA: P2, P12, P14), *C. nodosa* somera en fango (CYF: P4, P16, P21) y *C. prolifera* en fangos entre 2-4 m (CAU24: P5, P9, P18).

Señal isotópica del nitrógeno (^{15}N)

Además de la composición elemental, también se analizó la señal isotópica del nitrógeno con el fin de recabar información sobre el origen del nitrógeno empleado por las plantas. Los resultados se muestran en la figura 12. En invierno, tanto hojas como tejidos no fotosintéticos de *C. nodosa* mostraron valores de (^{15}N) comprendidos entre 5,5 y 10, aunque los rizomas de zonas fangosas correspondientes a las estaciones P16 y P21 mostraron valores más elevados (9-11,3). La estación P4 (CYF) presentó los valores más bajos, tanto en hojas (2,9-3,3) como en rizomas (2,7-5,5). En verano, tanto las hojas como los rizomas de zonas arenosas y fangosas mostraron valores más homogéneos y similares entre sí (5,7 y 10), excepto en la estación P4 localizada en una pradera fangosa de la Encañizada, donde los valores obtenidos fueron mucho más bajos, entre 0,3 y 1,35. En el caso de *C. prolifera*, en invierno sus tejidos mostraron una señal isotópica muy baja (0,004-2,5), aumentando hasta 4,3-7,8 en verano.

Análisis multivariante de la composición nutricional

En el Anexo I se muestran los resultados de los análisis estadísticos realizados para determinar diferencias en la composición nutricional entre especies, compartimentos, épocas del año y tipos de ambiente, considerando la composición nutricional de cada compartimento o fracción como el conjunto de las variables explicadas anteriormente (excepto la señal isotópica del N y la relación N:P). Se realizó una ordenación multidimensional (MDS) y un análisis de varianza multivariante basado en permutaciones (PERMANOVA, 9999 permutaciones) de dos factores (factor hábitat con tres niveles: AS, FS y F2-4; y factor estacionalidad con dos niveles: invierno y verano). Las diferencias significativas entre los diferentes niveles de los factores, se evaluaron mediante el test de Monte Carlo como análisis pareado a posteriori (pair wise), debido al número limitado de permutaciones (<9999 permutaciones).

De estos análisis se deducen las siguientes observaciones:

1.- **Pradera somera de *C. nodosa* en arenas (CYA):** existen diferencias significativas en la composición nutricional de los diferentes tejidos entre hojas y los tejidos subterráneos, raíces y rizomas, que son iguales entre sí. Para cada tejido las diferencias entre invierno y verano son significativas (Tabla 1 y Figura 1 del Anexo 1).

2.- **Pradera somera de *C. nodosa* en fangos (CYF):** se observa el mismo patrón que el comentado para el caso anterior, pero en este caso se observan unas diferencias más acentuadas entre las hojas y el conjunto de raíces y rizomas en verano. Este resultado es claro reflejo de las variaciones del C y del N entre tejidos de *C. nodosa* en las zonas fangosas observados en verano en la Figura 10 (Tabla 2 y Figura 2 del Anexo 1).

3.- **Pradera de *C. prolifera* en fangos a 2-4m (CAU24):** el contenido nutricional de *C. prolifera* varía de forma significativa entre épocas del año, debido sobre todo a un incremento del contenido de C y N en verano, tal y como se aprecia en la Figura 10; por otro lado, dentro de cada época del año, se observa un elevado solapamiento entre estaciones lo que sugiere una elevada homogeneidad en la composición nutricional de *C. prolifera* (Tabla 3 y Figura 3 del Anexo 1).

4.- **Diferencias entre praderas de *C. nodosa* arenosas y fangosas (CYA vs CYF):** se observan diferencias significativas en la composición nutricional de la angiosperma entre ambos hábitats, pero solo en verano (Tabla 4 y Figura 4 Anexo 1). Esto se aprecia muy bien

en el contenido de carbono y nitrógeno de los rizomas y raíces y en el caso de las hojas se atribuye más al contenido de fósforo (Figura 10).

5.- **Diferencias entre *C. nodosa* y *C. prolifera***: se observan diferencias significativas cuando se compara el contenido nutricional del alga con la angiosperma de ambientes someros (arenosos y fangosos), tanto en invierno como en verano (Tabla 5 Anexo 1). En la Figura 10 se aprecia que estas diferencias se deben al contenido más elevado de carbono en *C. prolifera* (sobre todo en invierno); respecto al N, estas diferencias solo se aprecian entre el alga y los tejidos subterráneos de *C. nodosa* en verano; en cuanto al P se deben sobre todo a los valores mas bajos de este elemento en el alga con respecto a los de las hojas de *C. nodosa*, pero solo en invierno.

5.3 Cinética de incorporación de nitrógeno

Los resultados obtenidos (Figs. 12-15) evidencia la existencia de diferencias interespecíficas e intraespecíficas en las tasa de incorporación de NID de los dos macrófitos dominantes en el Mar Menor a través de hojas y frondes en condiciones experimentales de laboratorio. En general, *C. prolifera* mostro tasas de incorporación de nitrato y amonio más elevadas que *C. nodosa* y dichas tasas fueron mayores para ambas especies en las poblaciones expuestas habitualmente a mayores concentraciones ambientales de NID. Además ambas especies mostraron una mayor afinidad para el amonio frente al nitrato como fuente de incorporación de nitrógeno inorgánico. Esta mayor afinidad por el amonio ha sido descrita en numerosas especies de macrófitos marinos y se relaciona con los elevados costes metabólicos asociados a la asimilación interna del nitrato (Touchette y Burkholder, 2000) y en el caso de las angiospermas se interpreta como una adaptación a las elevadas concentraciones de esta forma de nitrógeno en los sedimentos (Romero et al. 2006).

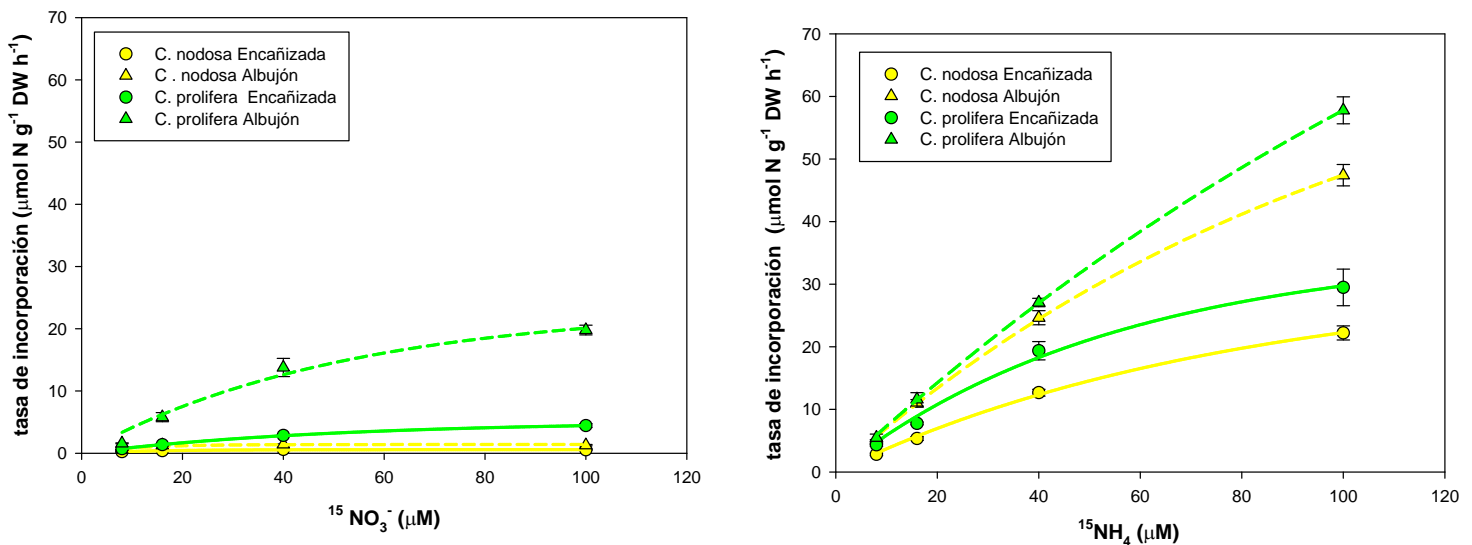


Figura 12. Cinéticas de incorporación de hojas de *C. nodosa* y *C. prolifera* a incrementos de concentración de nitrato (izquierda) y amonio (derecha) en las dos poblaciones estudiadas (Encañizada y Albuñón). Los valores se representan como medias y errores estándar (n=5). Las líneas representan los modelos de ajuste a las funciones de Michaelis – Menten ($R^2 > 0,75$)

En el caso de los descriptores asociados a las cinéticas de incorporación de nitrato (Fig. 13) los valores de Vmax fueron entre 5 y 20 veces más elevados en *C. prolifera*, registrándose los valores máximos en ambas especies en las poblaciones del Albuñón. *C. prolifera* mostro una mayor afinidad por el nitrato que *C. nodosa* (valores de un orden de magnitud mayores en la macroalga que en la angiosperma) y no se detectaron diferencias significativas entre poblaciones. Los valores de Km no mostraron un patrón evidente entre especies y poblaciones. Estos resultados sugieren una mayor capacidad *C. prolifera* de incorporar nitrógeno del medio, que pueden estar relacionados con la existencia de mecanismos internos que faciliten su asimilación y/o su acumulación en organelas especializadas. Es conocida la capacidad de las algas de acumular nitrato en lugar de amonio, cuya toxicidad ha sido puesto de manifiesto en angiospermas marinas (Touchette y Burkholder 2000; Romero et al. 2006, Sandoval-gil et al. 2015). Los elevados valores de Vmax observados en *C. prolifera* en la población del Albuñón sugieren una elevada capacidad de incorporar nitrato del medio cuando se incrementa mucho su concentración en la columna de agua (100 μM), situaciones que pueden observarse en esta zona asociadas a los vertidos existentes en la rambla del Albuñón (Velasco et al 2006).

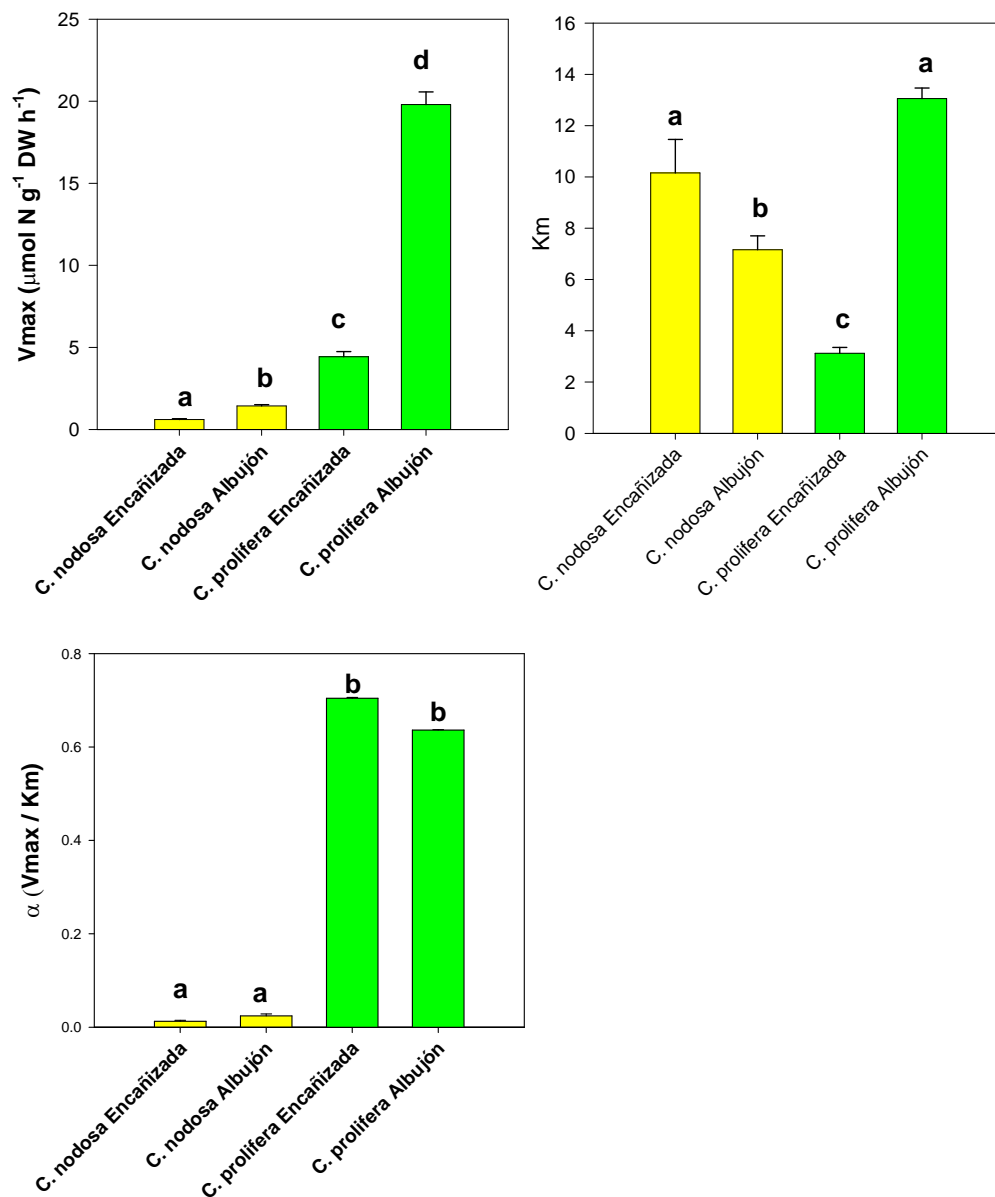


Figura 13. Descriptores de las cinéticas de incorporación de *nitrate* (V_{max} , K_m , α) de *C. nodosa* y *C. prolifera* en las dos poblaciones estudiadas (Encañizada y Albuñón). Las diferencias estadísticas entre especies y poblaciones se indican con letras. Los valores representan medias y errores estándar ($n=5$).

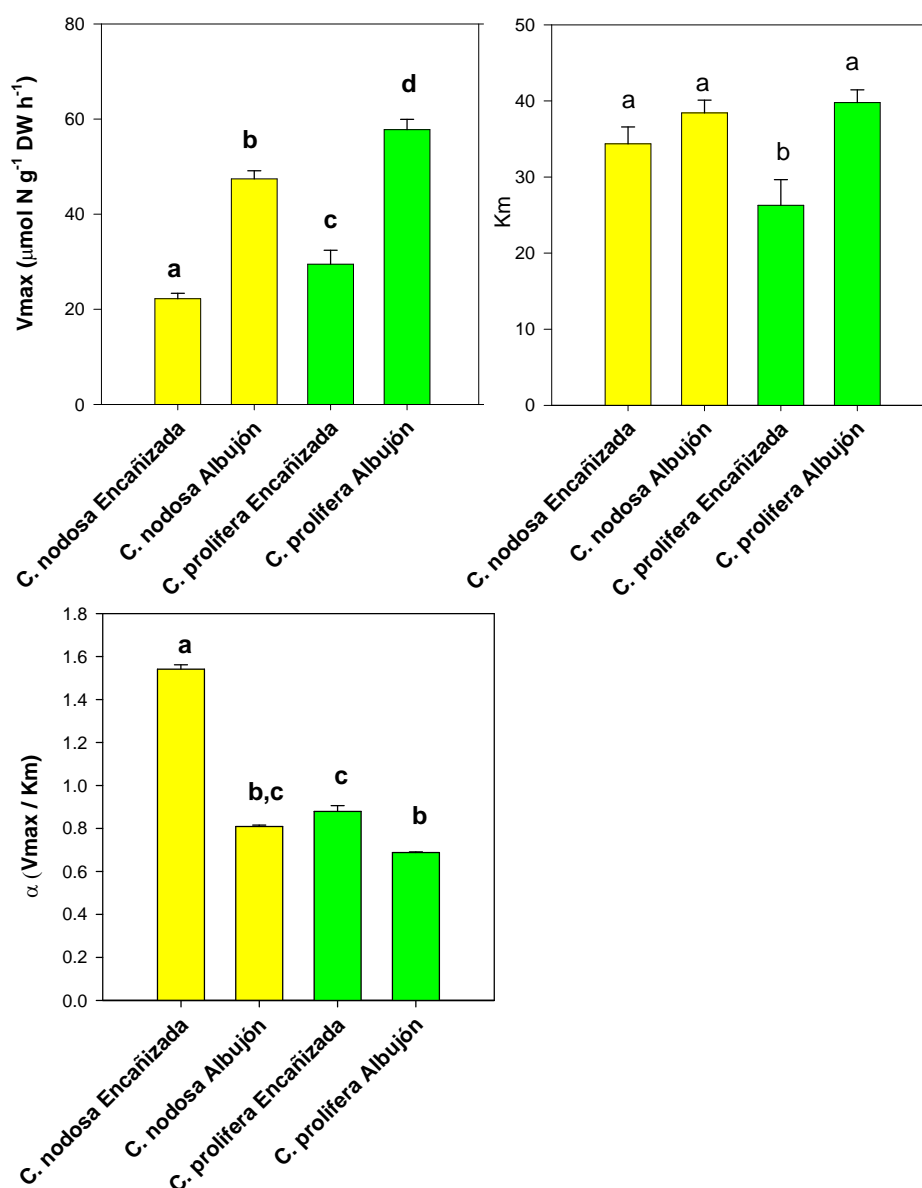


Figura 14. Descriptores de las cinéticas de incorporación de **amonio** (V_{max} , K_m , α) de *C. nodosa* y *C. prolifera* en las dos poblaciones estudiadas (Encañizada y Albuñón). Las diferencias estadísticas entre especies y poblaciones se indican con letras. Los valores representan medias y errores estándar ($n=5$).

En el caso de los descriptores asociados a las cinéticas de incorporación de amonio (Fig. 14) las principales diferencias observadas se observaron entre poblaciones. Ambos macrófitos mostraron V_{max} más elevadas en las poblaciones del Albuñón, mientras que para la

constante de afinidad se registro un patrón inverso que sugiere que las poblaciones de la Encañizada, expuestas habitualmente a concentraciones menores de NID, son fisiológicamente más eficientes en el uso del amonio, posiblemente como consecuencia de la existencia de fenómenos de aclimatación.

En relación a las tasas de incorporación en condiciones ambientales de nitrato y amonio (Vamb; Figura 15), los resultados obtenidos muestran nuevamente una mayor capacidad de *C. prolifera* para retirar nitrato del medio a través de los frondes. Además, para ambas especies las Vamb para las dos fuentes de NID fueron más elevadas en las poblaciones del Albuñón reflejando nuevamente la existencia de fuertes diferencias intraespecíficas en la laguna asociadas al grado de exposición a fuentes de nitrógeno disuelto en la columna de agua.

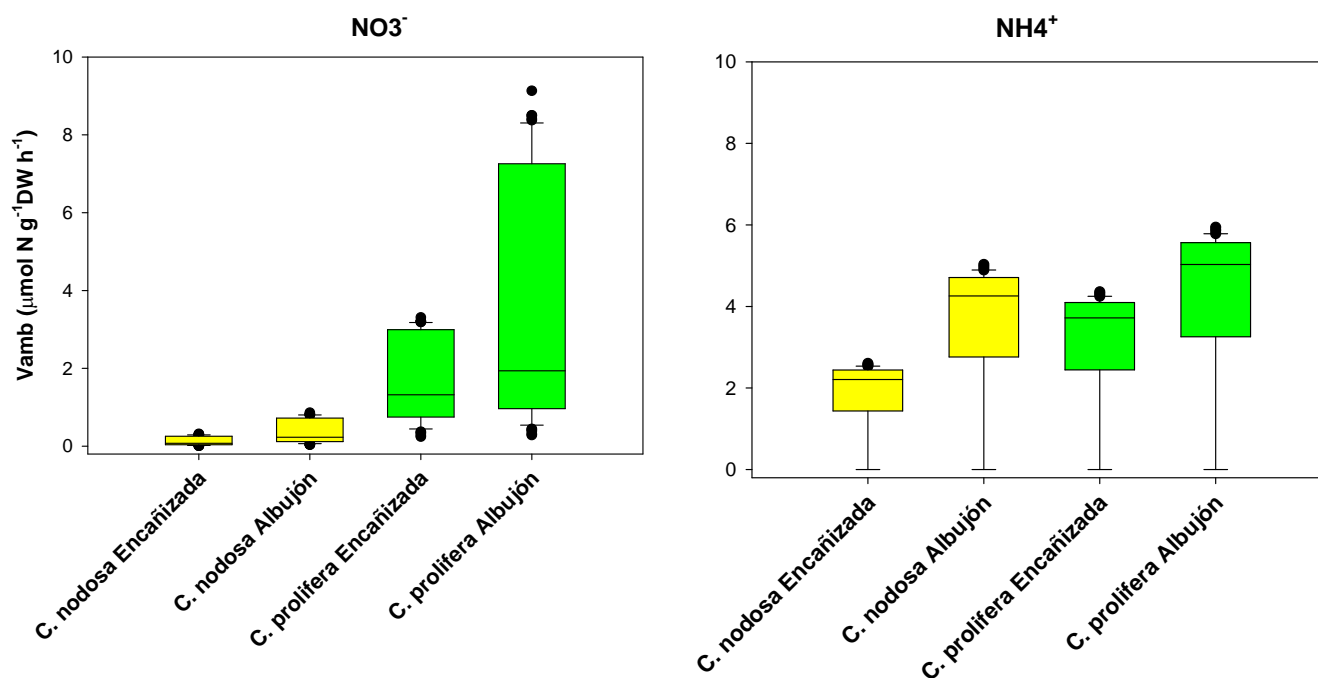


Figura 15. Box-plot de las tasas de incorporación de *C. nodosa* y *C. prolifera* en las poblaciones estudiadas ante concentraciones ambientales de nitrato (izquierda) y amonio (derecha).

5.4 Requerimientos de nutrientes para el desarrollo de los macrófitos

Como **primera aproximación**, para estimar los requerimientos de nitrógeno y fósforo de los macrófitos a lo largo de un ciclo de producción anual se han empleado los valores de estos elementos obtenidos en este estudio (Tabla 4).

Tabla 4. Resumen del contenido (% g PS⁻¹) de carbono y nutrientes (N y P) determinado en los diferentes compartimentos vegetales analizados en este estudio (**apartado 5.2**).

	Elemento (% PS)					
	N		C		P	
	max	min	max	min	max	min
Compartimento vegetación						
Cymodocea nodosa						
Rizoma	2,92	0,78	39,69	32,79	0,07	0,03
Hoja	4,57	2,35	47,20	31,93	0,16	0,06
Raíz	2,79	0,86	42,89	28,28	0,06	0,03
Caulerpa prolifera						
	4,85	3,35	47,54	37,95	0,16	0,03

A partir de estos valores, las cantidades totales (toneladas, t) de nitrógeno y fósforo requeridas para el desarrollo de la vegetación a lo largo del año se han calculado a partir de la biomasa total de cada compartimento o fracción en la laguna, calculada a su vez mediante herramientas de SIG a partir de mapas de interpolación de cada fracción obtenidos por Belando *et al* (2017) antes de la desaparición de las praderas entre 2015 y 2016 (Figura 3). En estos mapas, el valor de la biomasa total se encuentra corregido por la cobertura a macroescala de las praderas en cada zona y por la cobertura real a escala de mancha, de forma que es una de las estimas de biomasa de mayor precisión de las disponibles hasta la fecha, evitando así sobreestimaciones de las cantidades de nutrientes contenidos por las plantas.

El valor de obtenido para cada fracción y especie se multiplicó por el cociente P:B (producción:biomasa) que es 2,5 para las hojas de *C. nodosa*, 0,3 para la biomasa subterránea y 4 para *C. prolifera*, de acuerdo con Terrados (1991). Los resultados se muestran en la Tabla 5 para el año 2014. Se han estimado los requerimientos para los años

posteriores a la pérdida de las praderas, 2016 y 2017, teniendo en cuenta los mapas de distribución de las praderas de macrófitos obtenidos por Belando et al. (2017) (Figura 16), y la cobertura de los mismos.

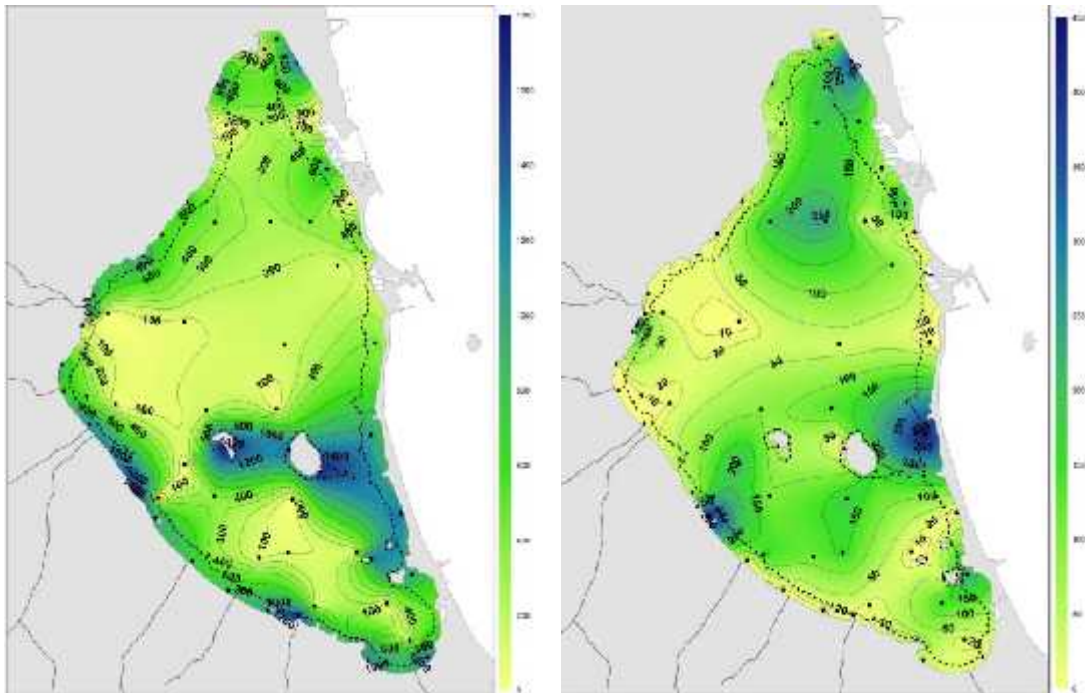


Figura 16. Mapas de biomasa (g PS m^{-2}) de *C. nodosa* (izda.) y *C. prolifera* (dcha.) obtenidos por Belando et al. (2017).

Estas estimas representan los requerimientos potenciales en base a la variabilidad de las concentraciones internas de nutrientes y su producción anual. Para el caso de *C. nodosa*, como se ha visto en algunas especies de angiospermas marinas, hay que tener en cuenta que parte de estos nutrientes forman parte de un ciclado interno por el cual los pueden reutilizar y almacenar (Romero et al. 2006). Se estima que en promedio las angiospermas marinas este reciclado interno puede representar el 20,4% del N y 21,9% del P (Hemminga et al. 1999). En especies con hoja de vida larga (*P. oceanica* hasta 200-300 días) estos valores probablemente son mayores, pero en especies de hoja de vida más corta, como *C. nodosa*, los valores podrían ser incluso más bajos. En cualquier caso, para este trabajo se han adoptado los valores medios mencionados y se han recalculado las cantidades de nutrientes para *C. nodosa* y para el total de biomasa de macrófitos, obteniendo los valores mostrados en la Tabla 6.

Tabla 5. Estimaciones de los requerimientos de C, N y P obtenidos para cada una de las diferentes fracciones y especies de macrófitos a lo largo de un ciclo de producción anual, en función de su biomasa y tasa de renovación (P:B) a escala de toda la laguna del Mar Menor.

2014	Compartimento vegetacion	Biomasa (t)	P:B	Productividad t / año	Elemento (t)					
					Carbono max	min	Nitrógeno max	min	Fósforo max	min
	Rizoma C nodosa	5206,3	0,3	1561,9	620,0	512,1	45,6	12,2	1,1	0,5
	Hoja C. nodosa	6512,9	2,5	16282,3	7684,5	5199,2	743,7	382,8	25,9	10,5
	Raíz C. nodosa	7382,2		7382,2	3166,2	2087,5	206,2	63,3	4,2	2,0
	C. nodosa TOTAL	19101,4		25226,3	11470,6	7798,8	995,5	458,4	31,2	13,0
	C. prolifera	5912,8	4	23651,2	11243,9	8974,6	1148,0	791,7	38,7	7,9
	TOTAL MACRÓFITOS 2014	25014,2		48877,5	22714,5	16773,4	2143,5	1250,0	69,9	20,9
2016	Compartimento vegetacion	Biomasa (t)	P:B	Productividad t / año	Carbono max	min	Nitrógeno max	min	Fósforo max	min
	Rizoma C nodosa	1339,3	0,3	401,8	159,5	131,7	11,7	3,1	0,3	0,1
	Hoja C. nodosa	1335,3	2,5	3338,3	3938,7	2664,9	381,2	196,2	13,3	5,4
	Raíz C. nodosa	2085,9		2085,9	894,6	589,8	58,3	17,9	1,2	0,6
	C. nodosa TOTAL	4760,5		5825,9	4992,9	3386,5	451,2	217,3	14,7	6,1
	C. prolifera	709,4	4	2837,6	5396,0	4307,0	550,9	379,9	18,6	3,8
	TOTAL MACRÓFITOS 2016	5469,9		8663,5	10388,9	7693,5	1002,1	597,2	33,3	9,9
2017	Compartimento vegetacion	Biomasa (t)	P:B	Productividad t / año	Carbono max	min	Nitrógeno max	min	Fósforo max	min
	Rizoma C nodosa	1339,3	0,3	401,8	632,1	427,7	39,1	10,5	0,9	0,4
	Hoja C. nodosa	1335,3	2,5	3338,3	530,0	437,8	61,0	31,4	2,1	0,9
	Raíz C. nodosa	2085,9		2085,9	894,6	589,8	58,3	17,9	1,2	0,6
	C. nodosa TOTAL	4760,5		4760,5	2056,8	1455,3	158,4	59,8	4,2	1,9
	C. prolifera	5796,95926	4	23187,8	2755,9	2199,7	281,4	194,0	9,5	1,9
	TOTAL MACRÓFITOS 2016	10557,45926		27948,3	4812,7	3655,0	439,8	253,9	13,7	3,8

Tabla 6. Estimaciones de los requerimientos de N y P por la vegetación teniendo en cuenta un 20% de reciclado interno de nutrientes en *C. nodosa*.

2014	Nitrógeno		Fósforo	
	max	min	max	min
C. nodosa	995,5	458,4	31,2	13,0
reciclado 20%	199,10	91,67	6,23	2,60
total macrófitos	1944,4	1158,3	63,7	18,3
2016	Nitrógeno		Fósforo	
	max	min	max	min
C. nodosa	451,2	217,3	14,7	6,1
reciclado 20%	90,24	43,45	2,95	1,21
total macrófitos	911,9	553,7	30,4	8,6
2017	Nitrógeno		Fósforo	
	max	min	max	min
C. nodosa	451,2	217,3	14,7	6,1
reciclado 20%	90,24	43,45	2,95	1,21
total macrófitos	1486,5	949,9	49,8	12,6

Como se puede ver, las pérdidas de pradera dan lugar a una reducción de la demanda de nutrientes por la vegetación, que es del orden de 52-53% tanto para N como para P en 2016 y notablemente menor en 2017 (23,6-18% N y 21-31% P) en 2017 a consecuencia de la rápida recuperación parcial de *C. prolifera* (Belando et al. 2018). Esto sugiere que esta recuperación de *C. prolifera* podría haber tenido un efecto significativo en el control de nutrientes de la laguna, aunque todo depende del balance resultante (siguiente apartado).

Como **segunda aproximación** se han cruzado los datos de biomasa empleados en el cálculo anterior con los valores de incorporación de nutrientes (parámetro Vamb) obtenidos experimentalmente en este estudio para ambas especies de macrófitos (**apartado 5.3**). En esta ocasión los cálculos solo se pueden realizar para el nitrógeno, en sus dos formas solubles más empleadas por los macrófitos, nitrato y amonio. Para ello consideramos que las dos poblaciones estudiadas representan la capacidad mínima (Encañizada) y máxima (Albujón) de los macrófitos de incorporar NID de la columna de agua. El parámetro Vamb para el nitrato toma valores de 0,13-0,38 $\mu\text{mol N g}^{-1} \text{h}^{-1}$ en *C. nodosa* y 1,74-3,71 en *C. prolifera* $\mu\text{mol N g}^{-1} \text{h}^{-1}$. El parámetro Vamb para el amonio toma valores de 1,74-3,37 $\mu\text{mol N g}^{-1} \text{h}^{-1}$ en *C. nodosa* y 2,94-3,98 en *C. prolifera* $\mu\text{mol N g}^{-1} \text{h}^{-1}$. Los cálculos se realizan para cada forma de nitrógeno soluble por separado y asumiendo una incorporación de NID continua de acuerdo con la disponibilidad de nutrientes en el medio. Los resultados se muestran en la tabla 7.

Tabla 7. Estimación del NID incorporado en los macrófitos según se aporte en forma de nitrato o amonio.

		t N /año				t N /año			
		NO3	min	max			NH4	min	max
2014	<i>C. nodosa</i>		266,0	766,9	2014	<i>C. nodosa</i>		3493,3	6735,8
	<i>C. prolifera</i>		5056,8	10769,7		<i>C. prolifera</i>		8541,7	11555,2
	TOTAL		5322,9	11536,6		TOTAL		12035,0	18291,0
2016	<i>C. nodosa</i>		54,5	157,2	2016	<i>C. nodosa</i>		716,2	1381,0
	<i>C. prolifera</i>		606,7	1292,1		<i>C. prolifera</i>		1024,8	1386,4
	TOTAL		661,2	1449,3		TOTAL		1741,0	2767,4
2017	<i>C. nodosa</i>		54,5	157,2	2017	<i>C. nodosa</i>		716,2	1381,0
	<i>C. prolifera</i>		4957,8	10558,7		<i>C. prolifera</i>		8374,4	11328,8
	TOTAL		5012,3	10716,0		TOTAL		9090,6	12709,8

5.5 Control de los aportes de nutrientes por los macrófitos

Aceptando que el escenario de vertidos en el Mar Menor ha sido el que se expone en el apartado 3.8 de este estudio es realista (ver Tabla 1 y 8), y en base a las toneladas de N y P demandadas por la vegetación (ver apartado anterior), la proporción de estos vertidos que son potencialmente controlados por la vegetación en diferentes etapas de su evolución reciente son las que se muestran en la Tabla 9.

Tabla 8. Escenarios de aportes anuales de nutrientes considerados en este estudio, de acuerdo con la bibliografía y documentación disponible (ver apartado 3.8). El escenario 1 es el correspondiente a la situación previa al colapso de la laguna y la adopción de medidas de control del vertido; el escenario 2 corresponde a los años posteriores considerando que las medidas de control aplicadas han conseguido reducir la entrada de nutrientes por la rambla del Albuñón hasta niveles que son solo el 30% de los existentes previamente.

Aportes t/año	Escenario 1		Escenario 2	
	min	max	min	max
N	3600	900	1730	7200
P	60	178	18	53,4

Como se puede apreciar, en el escenario de vertido 1, cuando la vegetación ocupaba toda la laguna en 2014 (de acuerdo con Belando et al. 2015) y el caudal de vertido es mínimo, los macrófitos son capaces de controlar hasta el 54% del N y el 100% del P, con una contribución significativa de cada especie de macrófito (aunque mayor por *C. prolifera*). Sin embargo, cuando el caudal era máximo la vegetación bentónica tan solo tendría capacidad para controlar un 12% de N y un 10% de P. En estas circunstancias el exceso de nutrientes en el medio disponible para el compartimento fitoplanctónico debía ser muy elevado.

Tras la pérdida de la vegetación a partir de 2016, la demanda de nutrientes se redujo considerablemente (ver apartado anterior), por lo que es esperable que la capacidad de control de los aportes por los macrófitos también disminuya. Sin embargo, en una situación de vertido mínimo, la reducción de los caudales de vertido tiene como consecuencia que las praderas supervivientes podrían ser capaces de controlar el N en una proporción similar a lo

Tabla 9. Estimación de la importancia relativa de los requerimientos de N y P de los macrófitos (“Demanda”; tomado del apartado 5.4) en relación a los aportes totales de estos macronutrientes a la laguna en los diferentes escenarios considerados, tanto de vertido (a Tabla 8) como del estado y distribución de la vegetación estimado por Belando et al (2018) para 2014, 2016 y 2017.

Vegetación 2014 Escenario 1	Nitrógeno		Fósforo	
	Demanda	% aportes	Demanda	% aportes
<i>C. nodosa</i>				
max	796,4	22,1	24,9	41,5
min	366,7	4,1	10,4	5,8
<i>C. prolifera</i>				
max	1148,0	31,9	38,7	64,5
min	791,7	8,8	7,9	4,4
TOTAL				
max	1944,4	54,0	63,7	106,1
min	1158,3	12,9	18,3	10,3

Vegetación 2016 Escenario 2	Nitrógeno		Fósforo	
	Demanda	% aportes	Demanda	% aportes
<i>C. nodosa</i>				
max	361,0	20,9	11,8	65,5
min	173,8	2,4	4,9	9,1
<i>C. prolifera</i>				
max	550,9	31,8	18,6	103,2
min	379,9	5,3	3,8	7,1
TOTAL				
max	911,9	52,7	30,4	168,8
min	553,7	7,7	8,6	16,2

Vegetación 2018 Escenario 2	Nitrógeno		Fósforo	
	Demanda	% aportes	Demanda	% aportes
<i>C. nodosa</i>				
max	361,0	20,9	11,8	65,5
min	173,8	2,4	4,9	9,1
<i>C. prolifera</i>				
max	1125,5	65,1	38,0	210,9
min	776,1	10,8	7,7	14,5
TOTAL				
max	1486,5	85,9	49,8	276,4
min	949,9	13,2	12,6	23,6

estimado en el escenario 1, y el control del P sería incluso mayor, sobre todo por parte de *C. prolifera*. Este resultado sugiere que las medidas adoptadas de reducción de vertidos podría haber tenido un efecto significativo en el balance de nutrientes de la laguna. No obstante, esta capacidad de control se pierde cuando el caudal de vertido es máximo.

A partir de 2017, el clorófito *C. prolifera* recuperó cerca del 39% del área perdida en 2016, recolonizando parcialmente los fondos hasta 4-5 m de profundidad (Belando et al. 2018). En los resultados obtenidos en este ejercicio de simulación se puede comprobar cómo, en condiciones de vertido mínimas, el control del N pasa de 52,7% en 2016 a 85,9% en 2017 y el P pasa de 168% a 276%. Esto sugiere que la dinámica de recolonización de *C. prolifera* podría estar teniendo un impacto muy significativo sobre la recuperación de los mecanismos de control de nutrientes del ecosistema lagunar. Obviamente, de nuevo, este efecto solo se aprecia en condiciones de vertido mínimo, pero se pierde en gran medida

Aunque por muchas razones este tipo de balances no son exactos. Se desconoce la variación de los aportes en el tiempo, hay que conocer cuál es la cantidad de nutrientes que salen del sistema por el balance hidrodinámico de la laguna, hay parte de los nutrientes que las angiospermas obtienen del sedimento, etc. Aún así, este tipo de aproximaciones si son útiles para obtener una idea de la capacidad potencial de las comunidades de macrófitos para controlar las entradas de nutrientes en la columna de agua. De hecho, los resultados obtenidos muestran claramente que si los aportes externos son bajos o moderados, la vegetación puede ser muy efectiva en el control de los nutrientes en el ecosistema (sobre todo a través del P), que correspondería a una situación anterior previa a que los vertidos en la laguna alcanzaran las dimensiones actuales. Esto está de acuerdo con el papel de la vegetación como mecanismo amortiguador del incremento de nutrientes en el medio en sistema eutrofizados y, por tanto, con su papel clave en la resiliencia del ecosistema (Maxwell et al. 2016). También pone en evidencia el papel de las diferentes especies en los procesos de recuperación tras la fase de colapso, como indica la elevada capacidad de *C. prolifera* en el control de los nutrientes, aunque hay que tener en cuenta que esta es una especie más dinámica y por tanto los nutrientes incorporados vuelven a estar disponibles a tasas mayores que los incorporados en las praderas de *C. nodosa*.

5.6 Control de los flujos de nutrientes del sedimento por los macrófitos

Otro de los balances posibles es el resultado de enfrentar las estimaciones de flujos netos de nutrientes desde el sedimento a la columna de agua obtenidas en este estudio (Tabla 1 apartado 4.2.1) con las tasas de incorporación de nutrientes de los macrófitos estimadas también en este trabajo (apartado 5.3).

De acuerdo con los resultados de este estudio, el flujo neto de nitrato en los sedimentos de toda la laguna es negativo, de forma que los sedimentos actúan más como sumideros de este elemento que como emisores. Sin embargo el amonio sí muestra un flujo positivo desde los sedimentos a la columna de agua, estimado en 152,12 toneladas anuales en toda la laguna. Hay que considerar que este flujo es difusivo y que, por tanto, es de al menos de un orden de magnitud al flujo real, tal y como se desprende de los flujos estimados en las mismas estaciones por el equipo de la Universidad de Cádiz (Forja et al) que participa en el proyecto en que se enmarca este estudio. Es decir, el flujo de amonio se estima que debe de ser del orden de $1.521,2 \text{ t año}^{-1}$.

Si comparamos este flujo con las cantidades de amonio incorporadas por *C. nodosa* y *C. prolifera* de acuerdo con sus cinéticas de absorción obtenidas en el apartado 5.3 de este informe, y sus respectivas biomásas, se obtiene que en 2014 la capacidad de incorporación de amonio por la vegetación era entre 9 y 14,6 veces superior al flujo de emisión de este elemento por los sedimentos. Sin embargo, en 2016, esta capacidad es de solo de 1,4 a 2,2 veces superior que aunque sigue siendo mayor denota que hay una pérdida considerable de dicho control. En 2017, la recuperación parcial de *C. prolifera* devuelve al sistema dicha capacidad de control, con valores que son entre 7 y 10 veces mayor que los flujos del sedimento, muy próximos a los iniciales.

De nuevo esta aproximación nos da una idea del impacto de la pérdida de la vegetación en el control de las entradas de nutrientes a la columna de agua, y el papel relevante de la recolonización del clorófito *C. prolifera* en el proceso de recuperación que, aunque de carácter oportunista podría jugar un papel facilitador, no solo para la recuperación de las condiciones ambientales sino también de las poblaciones de la angiosperma marina *C. nodosa*, cuyo peso en los mecanismos de resiliencia del ecosistema es mayor que en el caso de la macrolaga.

6. Bibliografía

- Alcolea, A., Contreras, S., Hunink, J. E., García-Aróstegui, J. L., & Jiménez-Martínez, J. (2019). Hydrogeological modelling for the watershed management of the Mar Menor coastal lagoon (Spain). *Science of the Total Environment*, 663, 901-914.
- Álvarez Rogel, Jiménez Cárceles and Egea Nicolás. 2006. Phosphorous and nitrogen content in the water of a coastal wetland in the Mar Menor lagoon (SE Spain): relationships with effluents from urban and agricultural areas *Water, Air and Soil Pollution* 173:21-38.
- Anderson DM, Glibert PM & Burkholder JM. 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition and consequences. *Estuaries* 25: 704-728.
- Balestri E & Lardicci C. 2013. Effects of sediment fertilization and burial on *Cymodocea nodosa* transplants; implications for seagrass restoration under a changing climate. *Restoration Ecology* 22: 240-247.
- Ballester R. (1985). Biomasa, estacionalidad y distribución de tres macrófitos: *Ruppia cirrhosa*, *Cymodocea nodosa* y *Caulerpa prolifera* en el Mar Menor (Murcia, SE España). *Anales de Biología* 4 (B. Ambiental, 1).
- Belando, M.D., R. García-Muñoz, A. Ramos Segura, I.J. Franco-Navarro, P. García Moreno & J.M. Ruiz. (2014). *Distribución y abundancia de las praderas de macrófitos bentónicos y las poblaciones de Nacra (Pinna nobilis) en el Mar Menor*. Informe del Instituto Español de Oceanografía y la Asociación de Naturalistas del Sureste, Murcia., 60 pp.
- Belando, M.D., J. Bernardeau Esteller, R. García-Muñoz, A. Ramos Segura, J. Santos Echendía, P. García Moreno & J.M. Ruiz. (2014). *Valoración ecológica de las praderas de Cymodocea nodosa en la laguna costera del Mar Menor*. Informe del Instituto Español de Oceanografía y la Asociación de Naturalistas del Sureste, Murcia., 235 pp.
- Bondorsf E., Blomqvist EM, Mattila J. & Norkko A. 1997. Coastal eutrophication: causes, consequences and perspectives in the archipelago areas of the Northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 63-72.
- Burkholder JM, Tomasko DA & Touchette BW. 2007. Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 46-72.
- Burkholder JM & SE Sumway. 2011. Bivalve shellfish aquaculture and eutrophication. En: SE Sumway (Ed.) *Shellfish Aquaculture and the Environment*. John Wiley & Sons, Inc., 155-215 pp

- Carreño Fructuoso, M. F. C. 2015. *Seguimiento de los cambios de usos y su influencia en las comunidades y hábitats naturales en la cuenca del Mar Menor, 1988-2009, con el uso de SIG y teledetección* (Tesis Doctoral, Universidad de Murcia).
- Duarte CM. 1990. Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series* 67: 201-207.
- Duarte, C. M. 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic botany*, 40(4), 363-377.
- Duarte CM. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87-112.
- Fraile Nuez, E, Machin, F., Santana Casiano J.M., Domínguez-Yanes, JF., Mercado, JM, Cortes, D., Yebra L., Gómez Jakobsen F, García Gómez C., Valcárcel N, Gómez Ballesteros M, Santos Echeandía J., García Muñoz R., Ramos Segura A, Bernardeau Esteller J, Belando Torrentes MD, Garrido Faustino S, Conde Caño RM & Ruiz Fernández JM. 2018. *Estudio oceanográfico integral de alta resolución de la laguna costera del Mar Menor, Murcia. Informe Final (noviembre 2016-septiembre 2017)*. Instituto Español de Oceanografía, Madrid, 137 pp.
- Gacia E & Duarte CM. 2001. Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: the balance between deposition and resuspension. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52: 505-514.
- Gómez-Ballesteros, M, Bruque Carmona, G, Rioja, L.M., Fraile-Nuez, E., Ramos-Segura, A., Bermejo, J.I., García-Muñoz, R., Bernardeau-Esteller, J., Belando Torrente, M., González, A, Bardisa, E., Arrese, B. & Ruíz-Fernández, J. M. 2018. *Estudio del fondo marino de la laguna costera del Mar Menor, Murcia. Informe Final (abril-junio 2017)*. Informe del Instituto Español de Oceanografía, Madrid, 146 pp.
- González-Barberá, G., Sallent-Sánchez, A., Martínez Rodenas, J. (2018). Evolución de la concentración y carga de nitrato en la descarga de agua observable en superficie del Campo de Cartagena al Mar Menor. Febrero de 2017 a Enero de 2018. Comunidad Autónoma de la Región de Murcia
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 1-23.
- Kersting, DK. 2016. *Cambio climático en el medio marino español: impactos, vulnerabilidad y adaptación*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid 170 pp.
- Lloret J., Marin A, Marín Guirao L & Velasco J. 2005. Changes in macrophyte distribution in a hypersaline coastal lagoon associated with the development of intensively irrigated agriculture. *Ocean & Coastal Management* 48: 828-842.

- Lloret J., Marin A & Marín Guirao L. 2008. Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 403-412.
- Madsen JD, Chambers PA, James WF, Koch EW & Westlake DF. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71-84.
- Marbà N, Cebrián J , Enríquez S & Duarte CM. 1994. Migration of large scale sub aqueous bedforms measured using seagrasses (*Cymodocea nodosa*) as tracers. *Limnology & Oceanography* 39:126-133.
- Marbà N & Duarte CM. 1995. Coupling of seagrass (*Cymodocea nodosa*) patch dynamics to subaqueous dune migration. *Journal of Ecology* 83:381-389.
- Marbà N & Duarte CM. 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series* 174: 269-280.
- Marín-Guirao, L., Marín-Atucha, A., Lloret, J., Martínez-López, E., & García-Fernández, A. J. (2005). Effects of mining wastes on a seagrass ecosystem: metal accumulation and bioavailability, seagrass dynamics and associated community structure. *Marine Environmental Research*, 60, 317–337. doi:10.1016/j.marenvres.2004.11.002.
- Marín Guirao L, Bernardeau Esteller J, García Muñoz R., Ramos A, Ontoria Y, Romero J, Pérez M, Ruiz JM & Procaccini G. 2018. Carbon economy of Mediterranean seagrasses in response to thermal stress. *Marine Pollution Bulletin* 35: 617-629.
- Mas, J. 1994. *El Mar menor. Relaciones, diferencias y afinidades entre la laguna costera y el mar Mediterráneo adyacente*. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Martínez Fernández J., Esteve Selma MA., Martínez Paz JM:, Carreño Fructuoso, MF., Martínez López J., Robledano F. & Farinos P. 2014. Trade-offs between biodiversity conservation and nutrients removal in wetlands of arid intensive agricultural basins: the Mar Menor case, Spain. *Developments in Environmental Modelling*, Elsevier, 26: 275-310.
- Ministerio para la Transición Ecológica. 2018. *Análisis de soluciones para el objetivo de vertido cero al Mar menor proveniente del Campo de Cartagena*.
- Murcia Requena, J. 2013. *Guía de flora y fauna marinas del Mar Menor*. ANSE, 175 pp.
- Nixon SW. 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia*, 41:1, 199-219, DOI: 10.1080/00785236.1995.10422044
- Olesen B, Enríquez S., Duarte CM & Sand Jensen K. 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea*

- nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 236: 89-97.
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enriquez, S., Collier, C. J. & Doblin, M. A. 2007. Impact of light limitation on seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 176-193.
- Romero, J., Lee, K. S., Pérez, M., Mateo, M. A., & Alcoverro, T. 2006. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. *Seagrasses: Biology, ecology and conservation*, 227-254.
- Sandoval Gil JM. 2013. Respuestas ecofisiológicas de angiospermas marinas mediterráneas (*Posidonia oceanica* y *Cymodocea nodosa*) frente a condiciones de estrés hipersalino. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, Alicante, 230 pp.
- Sandoval Gil JM, Marín Guirao L, Jose Luis Sanchez Lizaso & Juan M Ruiz. 2014. Ecophysiological plasticity of shallow and deep populations of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in response to hypersaline stress. *Marine Environmental Research*. Elsevier. 95, pp.39-61.
- Sandoval-Gil, J. M., Camacho-Ibar, V. F., del Carmen Ávila-López, M., Hernández-López, J., Zertuche-González, J. A., & Cabello-Pasini, A. (2015). Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and ^{15}N of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 472, 1-13.
- Terrados, J. 1991. *Crecimiento y producción primaria de las praderas de macrófitos del Mar Menor*. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia, Murcia.
- Terrados J & Ros JD. 1992. Growth and primary production of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in a Mediterranean coastal lagoon: the Mar Menor (SE Spain). *Aquatic Botany* 43: 63-74.
- Terrados J. 1993. Sexual reproduction and seed banks of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadows on the southeast Mediterranean coast of Spain. *Aquatic Botany* 46: 293-299.
- Terrados J & Ros JD. 1993. Limitación por nutrientes del crecimiento de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson en sedimentos carbonatados en el Mar Menor, SE de España. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía* 11: 9-14.
- Terrados J & Ros JD. 1995. Temporal variation of the biomass and structure of *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux meadows in the Mar Menor lagoon (SE Spain). *Scientia Marina* 59: 49-56.

- Terrados J & Ros JD. 1995. Temperature effects on photosynthesis and depth distribution of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in a Mediterranean coastal lagoon: the Mar Menor (SE Spain) *PSZN Marine Ecology* 16: 133-144.
- Touchette, B. W., & Burkholder, J. M. (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1-2), 133-167.
- Vázquez Luis M, Álvarez E, Barrajon A, García March JR, Grau A, Hendricks IE, Jiménez S, Kersting D, Moreno D, Pérez M, Ruiz JM, Sánchez J, Villalba A & Deudero S. 2017. SOS *Pinna nobilis*: a mass mortality event in Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science* 4, 220. doi: 10.3389/fmars.2017.00220.
- Velasco, J., Lloret, J., Millán, A., Marin, A., Barahona, J., Abellán, P., & Sánchez-Fernández, D. (2006). Nutrient and particulate inputs into the Mar Menor lagoon (SE Spain) from an intensive agricultural watershed. *Water, Air, and Soil Pollution*, 176(1-4), 37-56.
- Widdows J, Pope ND, Brinsley MD, Asmus H & Asmus RM. 2008. Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Marine Ecology Progress Series* 358: 125-136.
- Zarranz ME, González Henríquez N, García Giménez P & Robaina RR. 2010. Restoration of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows through seed propagation: germination in vitro, seedling culture and field transplants. *Botanica Marina* 53: 173-181.

Anexo I: Análisis estadísticos de la composición nutricional de la vegetación

Leyenda:

Época: invierno, verano.

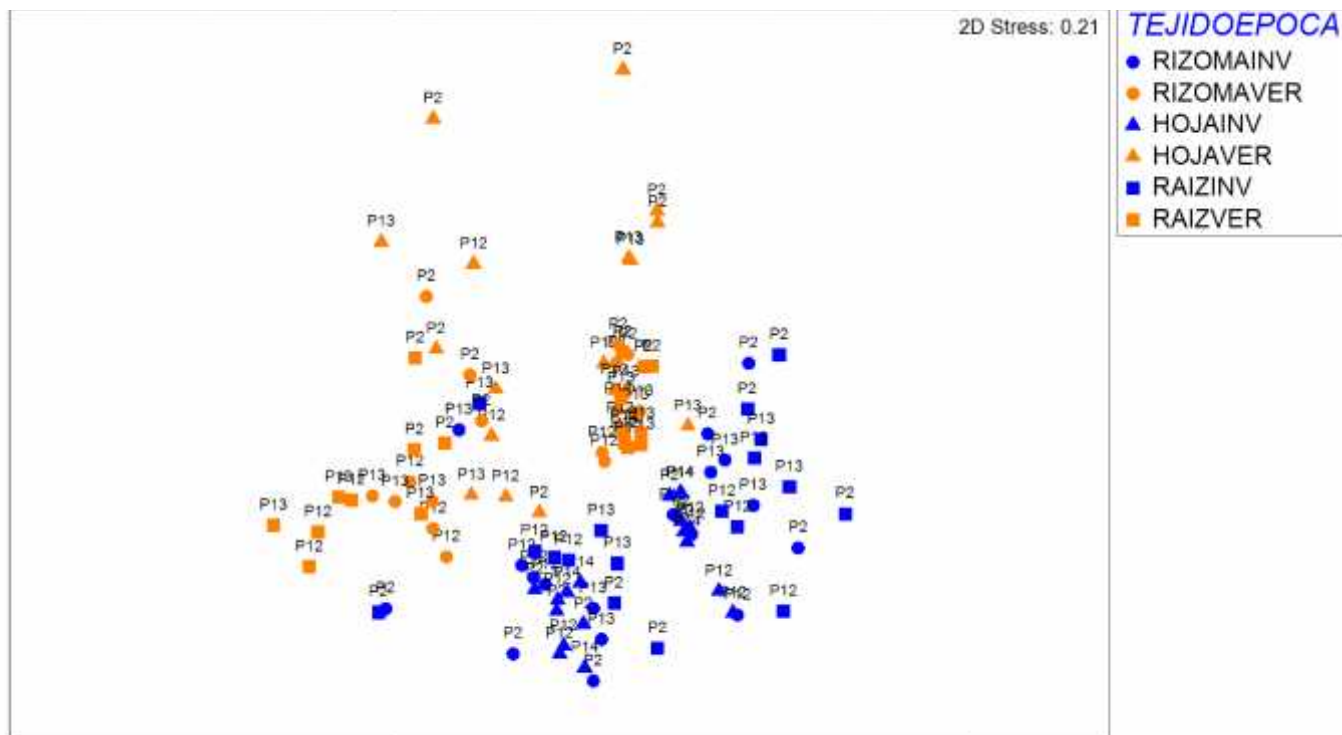
Tejido: hoja, rizoma y raíz de *C. nodosa*

Hábitat: *C. nodosa* en arenas (CYA), *C. nodosa* en fango (CYF) y *C. prolifera* en fangos a 2-4m

Tabla 1. Resultados del análisis PERMANOVA mostrando diferencias estadísticas en el contenido de nutrientes entre tejidos y épocas del año en *C. nodosa* de **arenas someras (CYA)**.

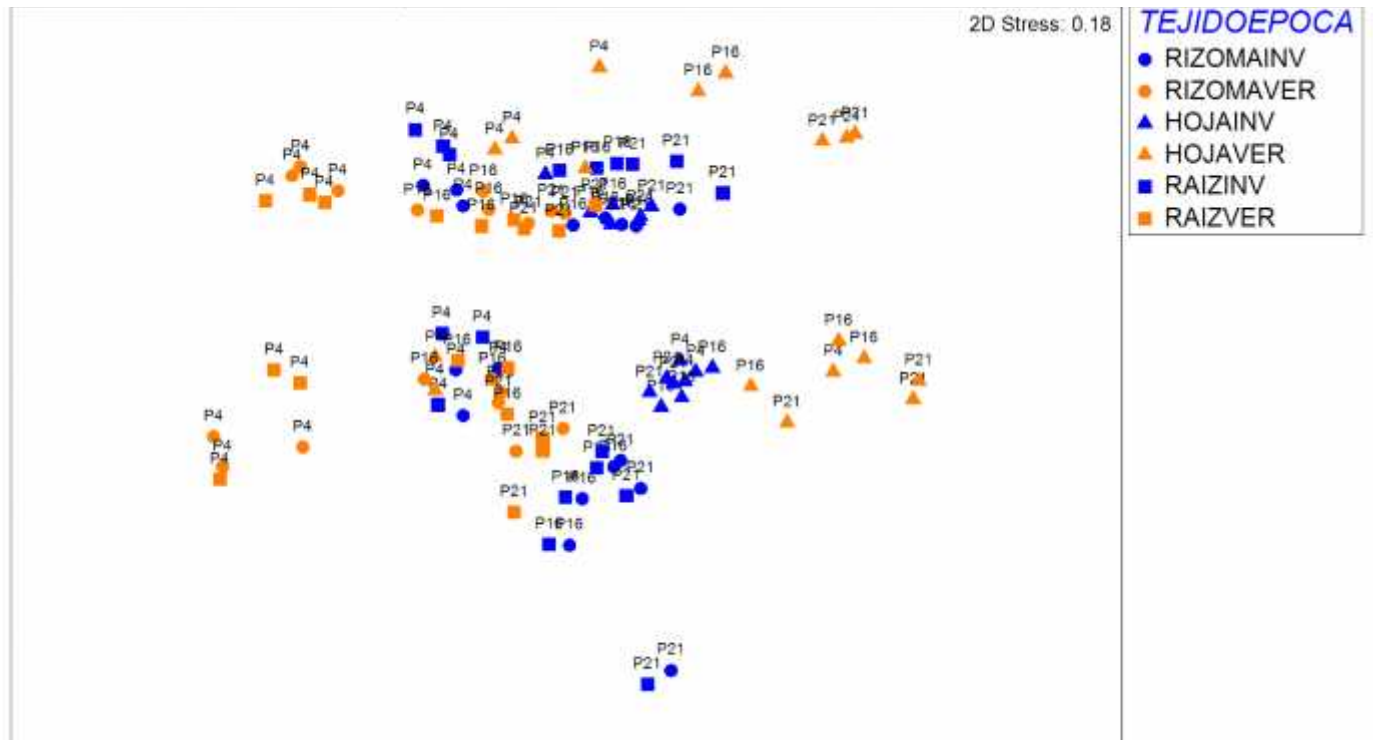
AS	Test general	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)		
	Tejido	66.54	33.27	5.62	0.0001		
	Época	150.26	150.26	25.382	0.0001		
	Tejido x Época	35.368	17.684	2.9872	0.0027		
		Invierno		Verano			
	Pair-wise a	t	P(MC)	t	P(MC)		
	Hoja x Rizoma	1.9098	0.0073	2.4359	0.0006		
	Hoja x Raiz	2.6793	0.0002	2.6285	0.0006		
	Rizoma x Raiz	1.2111	0.2038	0.76672	0.5917		
	Pair-wise b	Hoja		Rizoma		Raiz	
		t	P(MC)	t	P(MC)	t	P(MC)
	Invierno x Verano	3.6982	0.0001	3.0186	0.0001	2.9774	0.0001

Figura 1. Representación espacial (MDS) de las muestras de vegetación en base a los datos de nutrientes de los tejidos de *C. nodosa* en el tipo de hábitat **arenas someras (CYA)** y según la estacionalidad (verano: naranja, invierno: azul) en la laguna costera del Mar Menor durante el año 2018.



ARENAS SOMERAS (CYA):
 P2: Santiago de la Rivera
 P12: La Manga centro
 P13: Is Perdiguera

Figura 2. Representación espacial (MDS) de las muestras de vegetación en base a los datos de **nutrientes** de los **tejidos de *C. nodosa*** en el tipo de hábitat **fangos someras (FS)** y según la época del año (verano: naranja, invierno: azul) en la laguna costera del Mar Menor durante el año 2018.

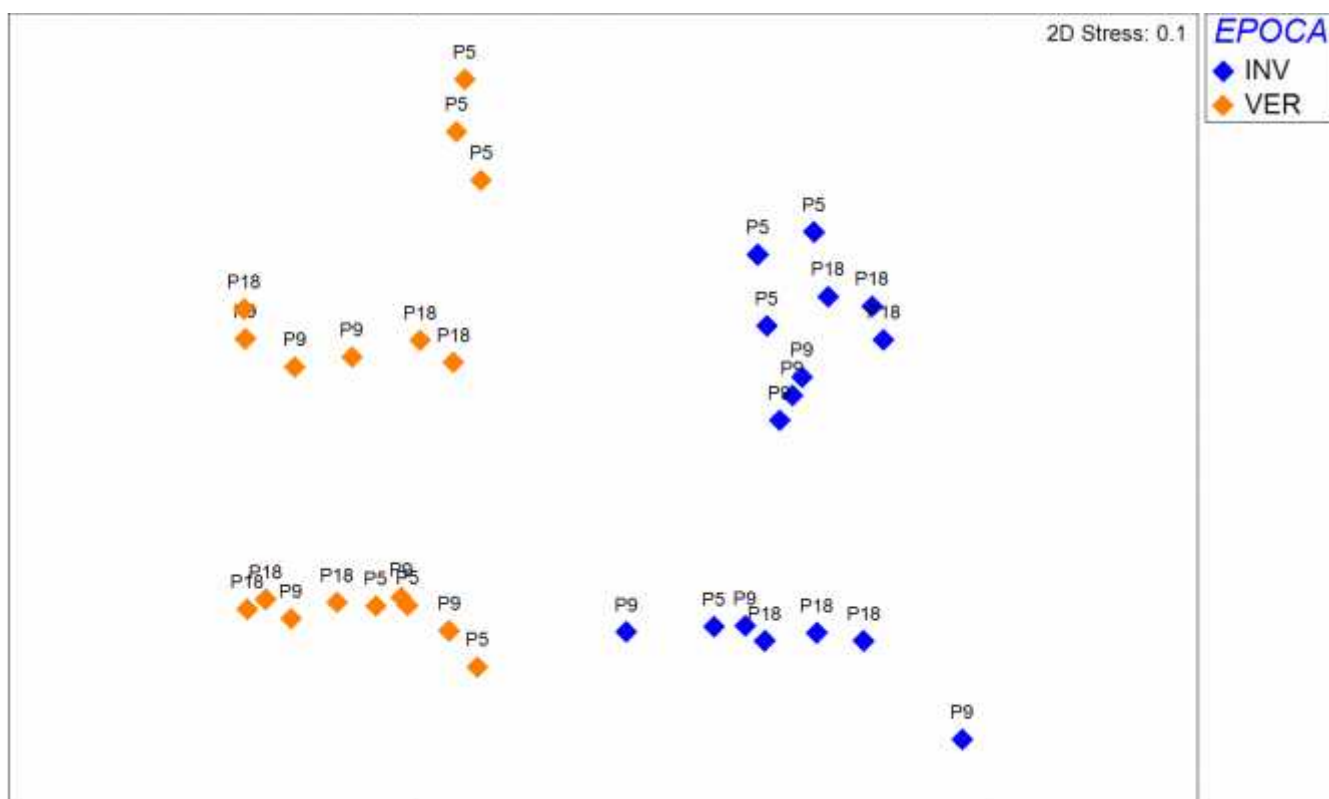


FANGOS SOMEROS (CYF):
 P4: Encañizada
 P16: rambla del Beal
 P21: playa Honda sur

Tabla 3. Resultados del análisis PERMANOVA mostrando diferencias estadísticas en el contenido de nutrientes entre épocas del año (invierno vs verano) en tejidos de *C. prolifera* de fangos profundos (CAU24).

F 2-4 Test general	SS	MS	Pseudo-F	P (MC)
Época	111.94	111.94	23.559	0.0001

Figura 3. Representación espacial (MDS) de las muestras de vegetación en base a los datos de nutrientes de los tejidos de *C. prolifera* en el tipo de hábitat fangos profundos (CAU24) y según la estacionalidad (verano: naranja, invierno: azul) en la laguna costera del Mar Menor durante el año 2018.



CAULERPA EN FANGOS 2-4 m
 P5: aeropuerto sur
 P9: rambla del Albuñón
 P18: Los Nietos

Tabla 4. Resultados del análisis PERMANOVA mostrando diferencias estadísticas del contenido en **nutrientes entre hábitats someros (CYA, CYF)** en cada tipo de tejido de *C. nodosa* por separado. Letra en negrita indica diferencias significativas.

TIPO DE TEJIDO	Test general	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)
Factor					
HOJAS inv	Hábitat (CYA vs CYF)	17.004	17.004	2.2029	0.0735
HOJAS ver	Hábitat (CYA vs CYF)	23.813	23.813	3.1604	0.0246
RIZOMA inv	Hábitat (CYA vs CYF)	8.5883	8.5883	1.0759	0.3601
RIZOMA ver	Hábitat (CYA vs CYF)	43.967	43.967	6.3333	0.0006
RAIZ inv	Hábitat (CYA vs CYF)	7.2389	7.2389	0.90233	0.475
RAIZ ver	Hábitat (CYA vs CYF)	51.118	51.118	7.5934	0.001

Tabla 5. Resultados del análisis PERMANOVA (pair-wise) mostrando diferencias estadísticas en el contenido en nutrientes entre tejidos de *C. nodosa* (Cymo) y *C. prolifera* (Cau), y por estaciones. En negrita se indican diferencias significativas.

TEJIDOS	EPOCA	t	p
Cymo HOJA vs Cau	Invierno	7.0792	0.0001
Cymo HOJA vs Cau	Verano	2.9373	0.0001
Cymo RIZOMA vs Cau	Invierno	6.4588	0.001
Cymo RIZOMA vs Cau	Verano	5.4627	0.001

Figura 4. Representación espacial (MDS) de las muestras de vegetación en base a los datos de **nutrientes** en hojas de ***C. nodosa*** en arenas someras (círculos) y fangos someros (asteriscos) y según la época del año (verano: naranja, invierno: azul) en la laguna costera del Mar Menor durante el año 2018.

