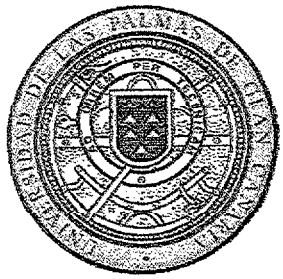
UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

ESTUDIO DE LAS CARACTERÍSTICAS TRÓFICAS Y MODELIZACIÓN DEL EXOSISTEMA DE LA CHARCA DE MASPALOMAS

FRANCISCO JAVIER ALMUNIA PORTOLÉS

Las Palmas de Gran Canaria, Octubre de 1998

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

BIBLIOTECA GENERAL
PALMAS DE GRAN CANARIA
BIBLIOTECA

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
LAS PALMAS DE G. CANARIA
Nº Documento 522 861
Nº Copia 536. 409

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

TESIS DOCTORAL

ESTUDIO DE LAS CARACTERÍSTICAS TRÓFICAS Y MODELIZACIÓN DEL ECOSISTEMA DE LA CHARCA DE MASPALOMAS

BIBLIOTECA GENERAL

FRANCISCO JAVIER ALMUNIA PORTOLÉS

LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

OCTUBRE DE 1998

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE OCEANOGRAFÍA BIOLÓGICA

ESTUDIO DE LAS CARACTERÍSTICAS TRÓFICAS Y MODELIZACIÓN DEL ECOSISTEMA DE LA CHARCA DE MASPALOMAS

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Tesis doctoral presentada por el licenciado Francisco Javier Almunia Portolés.

Dirigida por el Dr. D. Javier Arístegui Ruiz

El Director

El Doctorando

Las Palmas de Gran Canaria, Octubre de 1998.

A mis padres.

A mi hermano.

A Juli.

Sin vosotros no hubiera podido conseguirlo

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Agradecimientos

Al llegar al final de esta etapa, cuando miro atrás, siento una inmensa gratitud por todas las personas que en mayor o menor medida me han ayudado a llegar hasta aquí. Entre estas páginas quedarán para siempre los buenos ratos que hemos pasado juntos durante estos años.

Mi director de tesis, el Dr. Javier Arístegui, me ha brindado todos los medios a su disposición, sin los que no habría podido abarcar un proyecto de esta envergadura. Con su apoyo, su experiencia y sus consejos ha conseguido que mi formación en este periodo haya sido la mejor posible. Probablemente esto es lo que se espera de un director de tesis, pero no es frecuente encontrarlo.

Gotzon ha sido también una persona fundamental en la elaboración de esta tesis. Gracias a sus consejos y su ayuda he ahorrado mucho tiempo, y gracias a su amistad he disfrutado de cada minuto que hemos pasado trabajando juntos. En todos estos años no ha dejado de sorprenderme su ilusión en el trabajo, su generosidad como compañero y su talento como científico.

Si alguien aprecia en este trabajo algún leve destello de brillantez se debe, sin duda, a la enorme calidad científica de Javier y Gotzon.

Tambien debo agradecer a Bob Ulanowicz todo el tiempo y el esfuerzo que dedicó a compartir conmigo sus conocimientos. Junto con Luis, Edwin, Guey-Ron y Cristina consiguieron hacerme sentir como en mi casa durantes los meses que pasé en Solomons Island.

Kees me ayudó a soportar muchas frustraciones e incluso disfrutar de algunos de los años que he tenido que pasar lejos de mi familia. Siempre guardaré un recuerdo

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

muy especial de nuestras interminables veladas en Teror.

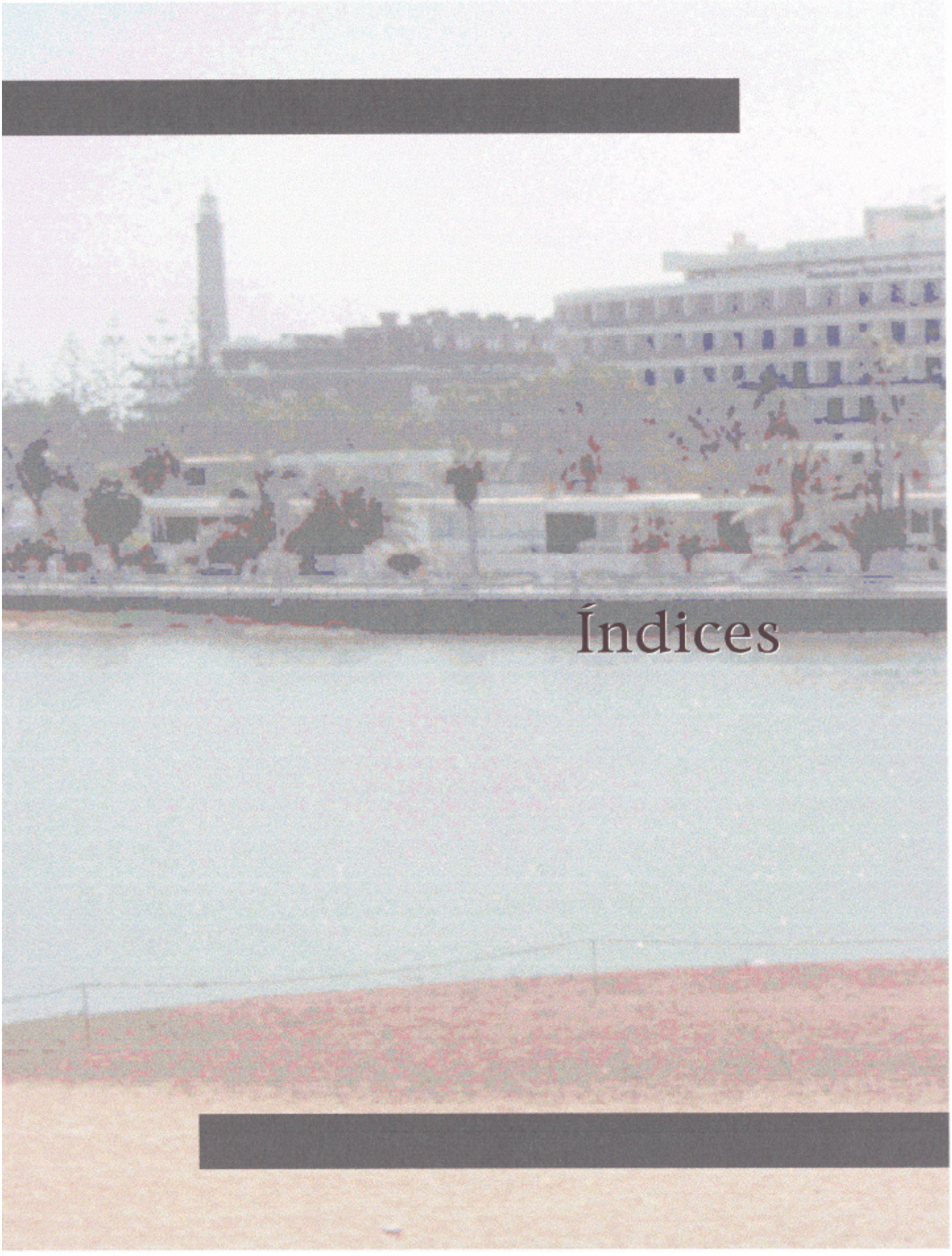
También quiero agradecer su colaboración a todos mis compañeros, en especial, a los que me ayudaron derrochando entusiasmo en el trabajo de campo, en el laboratorio, compartiendo ideas, experiencias y cafés: Mercedes, Diego, Raquel, Bea, Sergio, Agustín, Carlos e Irene.

Es obligado mencionar que este estudio no podría haberse realizado sin la Viceconsejería de Medioambiente y el Patronato de la Charca de Maspalomas. Desde ella, a través de Carlos Suarez y de Miguel Angel Peña, colaborararon con medios humanos y materiales desde el primer momento. El trabajo en la Charca fue siempre muy agradable, especialmente con la ayuda de Isidoro, Pedro y Ramón.

Quiero mostrar también mi agradecimiento a D. Agustín Bosch Benitez, Director del Departamento de Medioambiente de UNELCO por su amabilidad al facilitarme los datos meteorológicos de la estación que esta empresa posee en el Faro de Maspalomas. También a Juan Manuel Lopez y Pepe Naranjo del Jardín Botánico Viera y Clavijo por su interés y ayuda al poner a mi disposición las fotos del Archivo Fotográfico de la Sección Forestal.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Índices

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2023

índice de contenidos

Índices

Índice de contenidos X
Índice de figuras XIV
Índice de tablas XVIII

Capítulo I

Introducción

Antecedentes históricos 2
Investigaciones precedentes 12
Estado actual de la Charca 20
Objetivos y estructura de la tesis 24

Capítulo II

Estudio de las causas desencadenantes de los fenómenos anóxicos

Introducción 28
Muestreo y toma de datos 31
Métodos 32
Parámetros fisico-químicos 32
Amonio 33
Nitritos 33
Nitratos 33
Fosfatos 34
Clorofila y feopigmentos 34
Biomasa zooplanctónica 34
Bacterias 35
Materia orgánica particulada en suspensión .35
Carbono orgánico disuelto 36
Sedimentos 36

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Datos meteorológicos 36
Resultados y discusión 37
Estructura hidrográfica 37
Nutrientes 39
Producción primaria pelágica y bentónica . .42
Sucesión entre las comunidades de productores pelágicos y bentónicos 44
Ciclo de la materia orgánica 45
Demanda biológica de oxígeno y anoxias . .47
La influencia del viento en las anoxias 48
Conclusiones 56

Capítulo III

Propuesta y análisis de un modelo de la red trófica del ecosistema de Maspalomas

Introducción 60
Muestreo 63
Construcción y análisis del modelo trófico 64
Análisis de entradas-salidas 70
Análisis trófico 71
Ciclos 72
Análisis de la estructura 72
Métodos, supuestos y estimaciones 74
Fitoplancton 74
Productores primarios bentónicos 75
Bacterias 76
Microzooplancton 77
Mesozooplancton 78
Detritívoros bentónicos 78

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Anfípodos 79
Peces 79
Gallinula chloropus 80
Carbono orgánico disuelto y particulado . . .80
Resultados 82
Indices de contribución y dependencia 82
Análisis de agregación trófica 87
Circulación de la materia 88
Estructura y organización 90
Comparación con otros ecosistemas 94
Areas de estudio 95
Análisis comparativo 96
Conclusiones 100

Capítulo IV

Propuesta de un modelo para simular la dinámica del ecosistema de la Charca de Maspalomas

Introducción 106
Definición del problema 109
Constituyentes del modelo principal 110
Submodelos 111
Formulación 112
Fitoplancton 114
Macroalgas 120
Ruppia maritima 122
Zooplancton 126
Bacterias 130
Microheterótrofos 132
Peces 134

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

DOM y POM 138
Sedimento 139
Submodelo de fósforo disuelto 140
Submodelo de oxígeno 145
Submodelo de irradiancia 148
Construcción del modelo 151
Verificación 154
1.- ¿Es el modelo estable a largo plazo? ..154
2.- ¿Actua el modelo como es de esperar? .155
Análisis de sensibilidad 158
Calibración 163
Validación 172
Conclusiones 176

Capítulo V

Conclusiones

Conclusiones 184
Propuestas de gestión 187

Bibliografía

Bibliografía 190

Anexos

I Flujos del modelo de red trófica 216
II Ecuaciones del modelo dinámico 224
III Validación del modelo dinámico 238
IV Datos de producción y respiración del ecosistema .242

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

índice de figuras

Figura 1.- Plano de localización de la Charca 3

Figura 2.- Vista parcial de la Charca de Maspalomas en 1912 6

Figura 3.- Esquema de la clasificación zoogeográfica de Gran Canaria propuesta por Bannerman en 1914 7

Figura 4.- Imágenes de los canales de la Charca de Maspalomas a principios de los años 50 9

Figura 5.- Comparación de una fotografía de la Charca tomada en los años 50 con otra tomada en la actualidad 11

Figura 6.- Representación gráfica de la evolución de la profundidad, salinidad y concentración de oxígeno disuelto 38

Figura 7.- Representación de los perfiles verticales de temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto 39

Figura 8.- Series superpuestas de los ciclos anuales de temperatura del agua superficial 40

Figura 9.- Representación gráfica de la evolución del nitrógeno inorgánico disuelto y la clorofila fitoplanctónica 41

Figura 10.- Representación de la concentración de nitrógeno orgánico disuelto y de los fosfatos frente a la salinidad 43

Figura 11.- Representación gráfica de la evolución temporal del carbono orgánico disuelto y particulado 47

Figura 12.- Ciclo de 24 horas de la concentración de oxígeno disuelto en dos estaciones de la Charca el 29/7/97 51

Figura 13.- Ajuste parabólico a diferentes curvas de evolución de oxígeno disuelto en 24 horas 55

Figura 14. - Esquema del modelo de red trófica para el primer estadio 66

Figura 15.- Esquema del modelo de red trófica para el segundo estadio . .67

Figura 16.- Esquema del modelo de red trófica para el tercer estadio 68

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 17.- Esquema del modelo de red trófica para la integración anual .69
Figura 18.- Agregación de la red de flujos del modelo anual en una cadena lineal 88
Figura 19.- Agregación de las redes de flujos de los diferentes estadios en tres cadenas lineales 89
Figura 20.- Agregación de la red de flujos del modelo anual en una pirámide de Lindeman 90
Figura 21.- Agregación de las redes de flujos de los diferentes estadios en tres una pirámides de Lindeman 91
Figura 22.- Esquema básico de los elementos y procesos que se consideran en el modelo dinámico 113
Figura 23.- Elementos del interfaz gráfico de STELLA II 3.0.7 115
Figura 24.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del fitoplancton 117
Figura 25.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de las macroalgas 121
Figura 26.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de *Ruppia maritima* 123
Figura 27.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del zooplancton 129
Figura 28.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de las bacterias 131
Figura 29.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de los microheterótrofos 135
Figura 30.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de los peces 136
Figura 31.- Representación de las relaciones establecidas para los compartimentos de MOD y MOP 139

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 32.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del sedimento 141
Figura 33.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo de fósforo disuelto 143
Figura 34.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo de oxígeno disuelto 145
Figura 35.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo de irradiancia 147
Figura 37.- Representación de la evolución durante 200 días del oxígeno, fósforo, COD y fitoplancton tras una perturbación ..156
Figura 38.- Representación de la evolución durante 200 días del COP, bacterias, microheterótrofos y zooplancton tras una perturbación157
Figura 39.- Representación de la calibración del submodelo de irradiancia con datos del 17/4/96 166
Figura 40.- Representación de la calibración del submodelo de irradiancia con datos del 19/6/96 167
Figura 41.- Representación de la calibración del modelo de la Charca de Maspalomas 169
Figura 42.- Representación de la simulación de la concentración de oxígeno disuelto frente a los datos medidos 173
Figura 43.- Simulación del efecto de acotar el viento mínimo en el modelo dinámico 175
Figura 44.- Simulación del efecto de la cosecha de fanerógamas en el modelo dinámico 177
Figura 45.- Simulación del efecto de un aireador artificiál en el modelo dinámico 179
Figura 46.- Simulación del efecto de una entrada repentina de nutrientes en la evolución de algunos parámetros del modelo dinámico 238

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 47.- Simulación del efecto de una entrada repentina de nutrientes en la evolución de algunos parámetros del modelo dinámico 239
Figura 48.- Simulación del efecto de una entrada repentina de carbono orgánico disuelto en la evolución de algunos parámetros del modelo dinámico 240
Figura 49.- Simulación del efecto de una entrada repentina de carbono orgánico disuelto en la evolución de algunos parámetros del modelo dinámico 241

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Índice de figuras

Tabla 1.- Datos de la cantidad total de material sedimentado 46

Tabla 2.- Datos de las correlaciones simples y múltiples entre la concentración de oxígeno disuelto, COD, COP y viento 49

Tabla 3.- Resumen de las fuentes de información utilizadas para estimar valores para el modelo de red trófica 65

Tabla 4.- Matriz de coeficientes de contribución total para el modelo anual 82

Tabla 5.- Matriz de coeficientes de contribución total para los modelos de los tres estadios 83

Tabla 6.- Matriz de coeficientes de dependencia total para el modelo anual 84

Tabla 7.- Matriz de coeficientes de dependencia total para los modelos de los tres estadios 85

Tabla 8.- Estructura de la circulación de la materia a través de ciclos de diferente longitud 92

Tabla 9.- Resumen de los índices de estructura y organización de los cuatro modelos 94

Tabla 10.- Resumen de algunas de las propiedades de estructura y organización de varios ecosistemas a comparar 97

Tabla 11.- Distribución porcentual de la materia recirculada a través de ciclos de diferente longitud 98

Tabla 12.- Indices de organización de los ecosistemas obtenidos mediante el análisis de los modelos de flujos 99

Tabla 13.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos del fitoplancton y las macroalgas 119

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Tabla 14.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de *Ruppia maritima* y el zooplancton 125

Tabla 15.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de las bacterias y los microheterótrofos 133

Tabla 16.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de las bacterias, los peces y el submodelo de oxígeno 137

Tabla 17.- Tabla resumen del análisis de sensibilidad realizado en el modelo dinámico de la Charca de Maspalomas 160

Tabla 18.- Resumen de los cálculos y estimaciones realizados para calcular cada uno de los flujos de los modelos de red trófica 216

Tabla 19.- Resumen de los datos de producción y respiración medidos en la Charca, junto con los estimados en el modelo de red trófica y los calculados en el modelo dinámico 242

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Capítulo I

Introducción

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2023

Antecedentes históricos

La Charca de Maspalomas es una pequeña laguna poiquilohalina (descripción según Margalef, 1983) que se encuentra en la Reserva Natural Especial de las Dunas de Maspalomas, situada en el extremo meriodional de la isla de Gran Canaria. El sistema acuático es parte de un pequeño humedal, en la antigüedad pantanoso, enclavado en la desembocadura del barranco de Fataga. La Charca tiene una superficie aproximada de unas 2.5 ha, está orientada en dirección norte-sur siguiendo el eje longitudinal del barranco y queda separada del mar en su parte más meridional por una estrecha barra de arena. El límite oriental está conformado por el campo de dunas de Maspalomas y el occidental por un paseo que la separa de una serie de apartamentos, hoteles y vías de acceso construidos sobre un palmeral (Figura 1).

La primera referencia sobre la Charca de Maspalomas se remonta a 1502 (Benitez Padilla 1963). Posteriormente hay reseñas de diversos naturalistas y viajeros (Barker-Webb y Berthelot 1839, Berthelot 1980, Verneau 1992), aunque la primera descripción detallada la encontramos en el Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias escrito en 1866 por Viera y Clavijo (1982). Bajo el epígrafe Charco (Palus), Viera y Clavijo escribe:

> *"Merece en la Gran Canaria el primer lugar el célebre charco de Maspalomas, cerca de la punta del mismo título, al mediodía de la isla. Es una marisma o lago de dos tiros de fusil, que en la embocadura de un barranco forma el mar, confundiendo unas aguas con otras, y haciéndolas salobres. Abunda en anguilas y peces. Las aves del país y las que vienen del Africa lo animan, con especialidad palomas, patos berberiscos, gaviotas, becadas, etc. Sus riberas están vestidas de una maleza de aneas y tarayes."*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

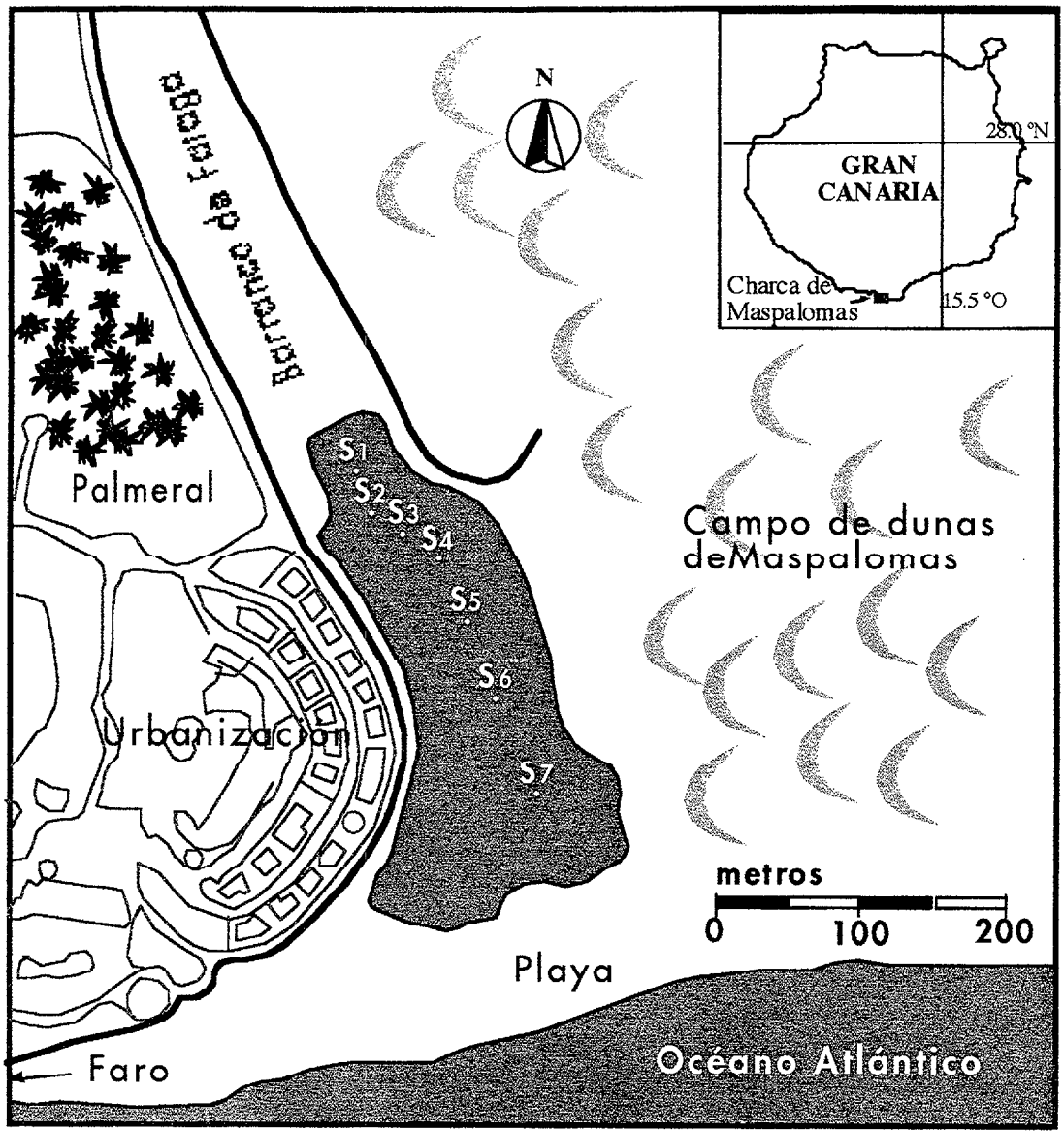


Figura 1.- Plano de localización de la Charca de Maspalomas con la situación de las estaciones de muestreo.

El propio Viera y Clavijo hace patente la importancia de las charcas litorales en la geomorfología costera del archipielago al enumerar los "charcos" más significativos de cada isla:

"En el barranco de la Villa, capital de la isla de Gomera, se hallan dos charcos de Ancón y de Laso, abundantísimos en anguilas, y en la playa de Vuelta, jurisdicción de Chipude, los charcos del Conde y la Condesa, que son como unas rías y cuando se envarbascan dan un crecido número de pescados. En las bandas del sur de la isla de la Palma están los famosos

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Charcos Verdes, (...). En la isla del Hierro merece la primera atención del charco de Tamaduste, situado como a una legua de la Villa. (...) sus aguas salobres siguen la alternativa de las mareas, y crían anguilas muy corpulentas (...). En la costa oriental de Lanzarote se halla el charco que dicen de Juan Rejón, y al poniente el gran charco de Janubio, que habiendo sido una bahía regular, la cerraron los volcanes de 1731. "

Por su parte Chil y Naranjo, en su obra histórica sobre las Islas Canarias (1876), refleja cómo las charcas litorales, además de ser un elemento característico de la geomorfología costera, estaban introducidas en la cultura de los primitivos pobladores del archipielago hasta el punto que éstos desarrollaron métodos específicos para pescar en ellas:

"En los charcos profundos echaban la savia del cardón y de la tabaiba, con cuya sustancia se narcotisaban los peces que subían luego a la superficie en donde los cogían; método que aun hoy día se emplea en varios puntos de la isla y principalmente en la Aldea de San Nicolas, y se conoce con el nombre de embarbascar".

La riqueza faunística del primitivo humedal que existía en Maspalomas atrajo la atención de los naturalistas interesados en el estudio de las aves, que visitaron las lagunas en la segunda mitad del siglo XIX y la primera del siglo XX, como Bolle, Smeed, Lack y Southern (Bannerman, 1963). Gracias a estos estudios se puede apreciar la degradación que ha sufrido el antiguo ecosistema de la Charca hasta llegar a nuestros días. Sin duda el testimonio más valioso es el de David A. Bannerman, que visitó el lugar en dos ocasiones, y nos ha legado una descripción privilegiada de la evolución del ecosistema durante la primera mitad del siglo.

En 1920 Bannerman (1922) escribía de Maspalomas:

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

"Este 'Charco' es absolutamente distinto a todo lo que se pueda ver en cualquiera de las islas. Como mejor se describe es imaginando un fértil valle que linda por un lado por secas planicies arenosas y por el otro por una extensión de estériles dunas de arena que forman en su conjunto un paisaje de características únicas. El agua que corre desde las montañas hacia el valle queda represada en una extensión de aproximadamente un cuarto de milla desde el mar y forma una laguna de dimensiones considerables. La corriente principal parece correr continuamente pero a la derecha existen unos brazos que quedan prácticamente estancados por la enmarañada vegetación, que consiste en tamarindos, álamos, palmeras, tarajales, cúmulos de altas hierbas y juncos. Dos núcleos de altas palmeras datileras se alzan sobre el resto de la vegetación añadiendo un encanto especial al paisaje. Algunas de las lagunas son muy profundas..." "Durante la marea alta, el mar penetra por el canal principal dando lugar a un ancho canal, sin embargo este agua no llega a penetrar en las lagunas. En las bajamares queda al descubierto una superficie considerable de arena mojada..." "...Aquí, en medio de las lagunas semi-encharcadas bordeadas por altas hierbas y juncos, la débil corriente de las cumbres, las palmeras, los tamarindos y las dunas la garza vigila y busca pacientemente su ración diaria de ranas, puestas de peces y moluscos. Dado que los barrancos sólo corren tras las fuertes lluvias en las cumbres, cuando las lluvias cesan no hay peces... "

El texto de Bannerman nos describe una configuración de la Charca bien distinta a la que conocemos hoy. Por un lado había una corriente continua durante la época de lluvias, con lo que el sistema estaría formado por un canal central al que la corriente y las mareas darían características de un estuario, con diversos brazos laterales que formarían varias lagunas aisladas. Lamentablemente la foto que publicó Bannerman (1914) de este sistema primigenio sólo muestra un aspecto parcial de "las lagunas",

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

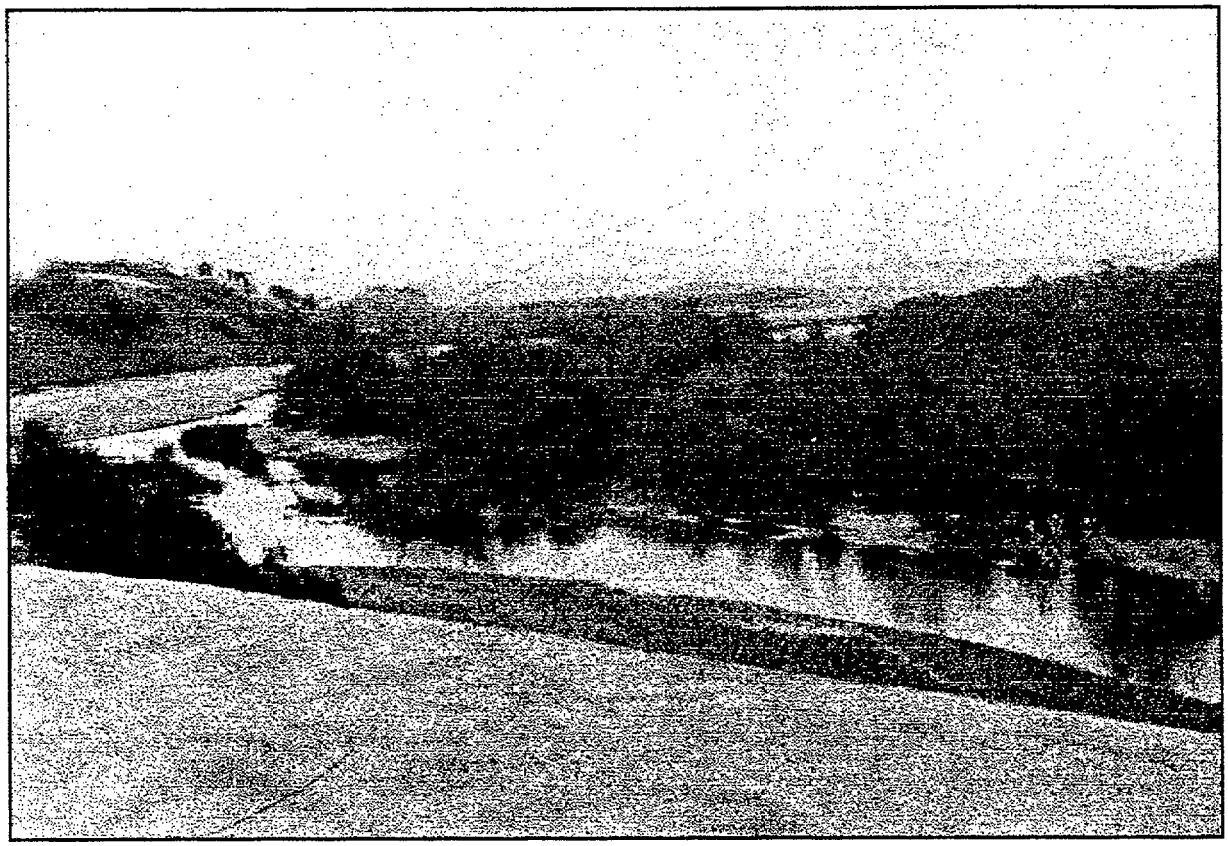


Figura 2.- Vista parcial de la Charca de Maspalomas, fotografiada por Bannerman en 1912 (Bannerman 1914).

lo que nos impide hacernos una idea clara de la extensión y configuración del sistema primitivo (Figura 2). La importancia que concede Bannerman a este enclave queda patente al asignarle una parte especial en su división "zoo-geográfica" de la isla de Gran Canaria (Bannerman, 1914) (Figura 3).

Posteriormente, en su obra Birds of the Atlantic Islands (Bannerman, 1963), describe una visita realizada a la Charca en 1959:

> *"... me quedé horrorizado por el cambio sufrido en este lugar los últimos cuarenta años...", "... los tamarindos y las palmeras permanecían en su lugar pero las charcas se encontraban secas; el punto más maltratado* (en el original: forlorn) *que he visto en la isla, justo donde se encuentra el paraíso de los patos y otras aves acuáticas. Lo peor de todo es que lo que una vez fueron arenas desérticas hoy es un 'Lido'. Los bañistas han*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

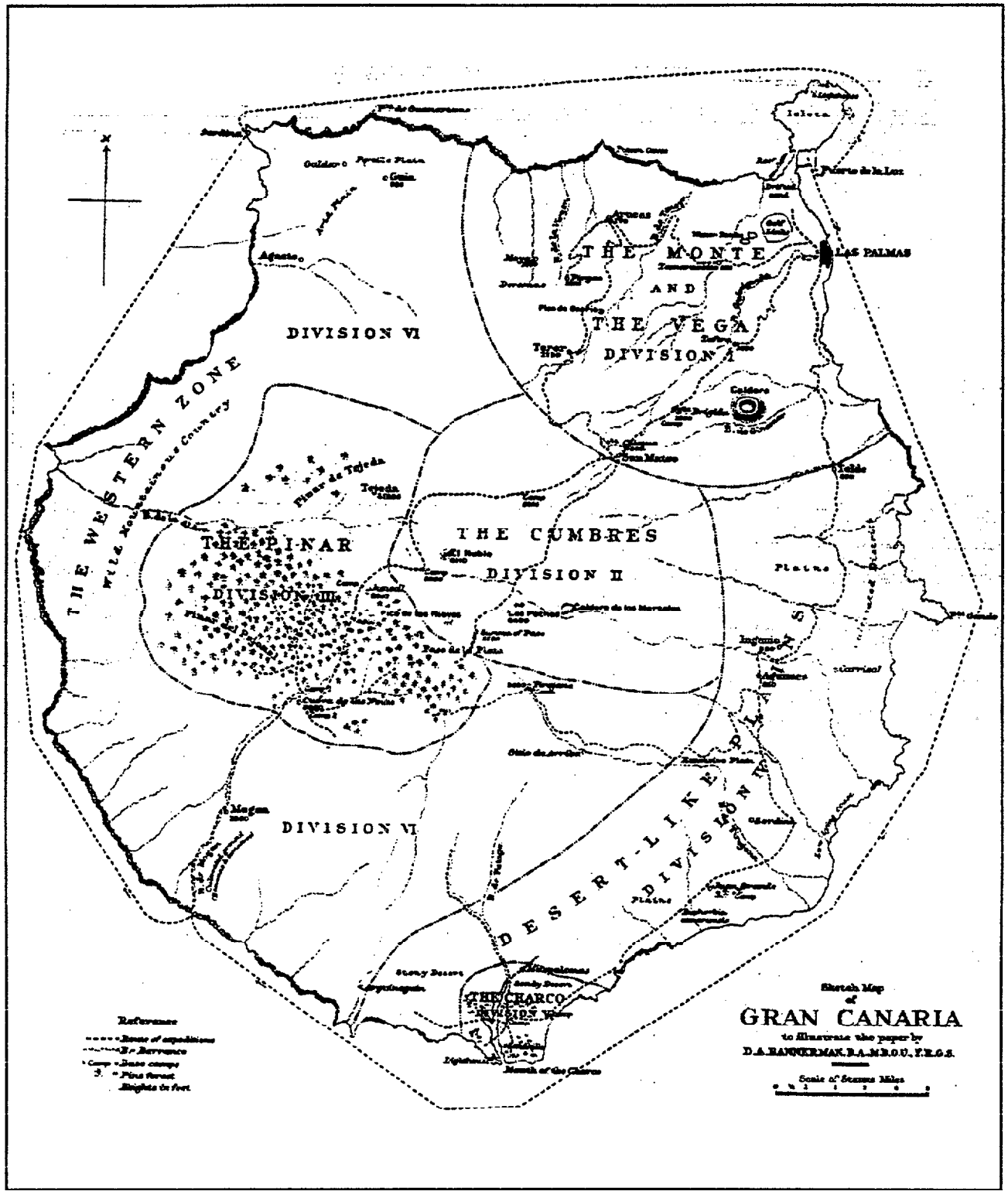


Figura 3.- Esquema de la clasificiación zoogeográfica propuesta por Bannerman (1914) en el que se aprecia la importancia que le concede al enclave de la Charca de Maspalomas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

sustituido a las garzas y para copar mi disconformidad con este escenario, una fraülen Alemana vestida con bañador a la última moda emergió junto al grupo de tamarindos desde los que había abatido mi primer pato (en el original marble duck) cuarenta y siete años antes...".

En 1963, Simón Benítez Padilla en su obra *Breve excursión científica por Gran Canaria*, menciona con menor azoramiento que Bannerman el inicio del poblamiento permanente en la zona:

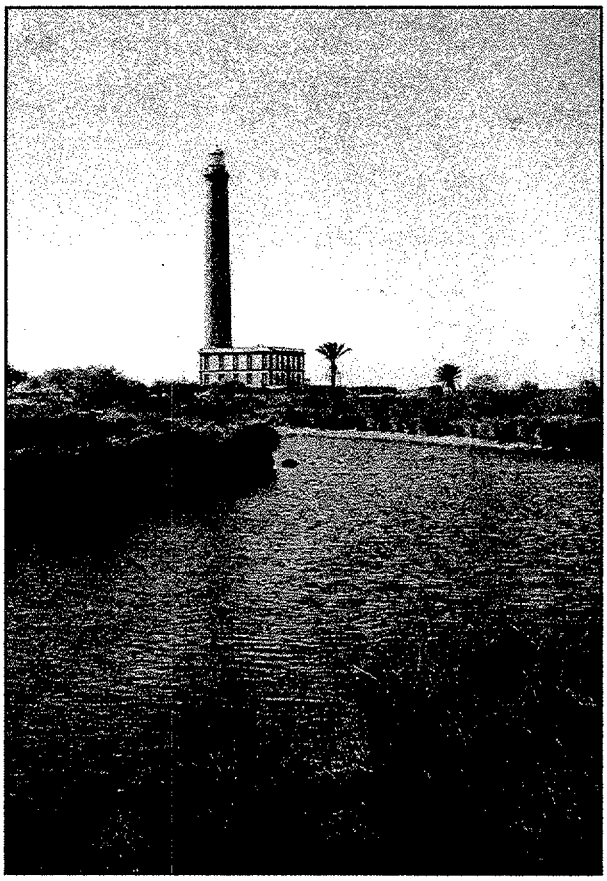
"Hoy se inicia un hermoso barrio permanente y bien acondicionado a lo largo de varios kilómetros de costa a un lado y otro del delta (de maspalomas)."

Y hace una descripción más desapasionada de la Charca, citando y argumentando la presencia de antiguos poblamientos indígenas en la zona:

"Estas circunstancias favorables se ven complementadas por la presencia de agua dulce o muy poco salada en el llamado Charco de Maspalomas, laguna rodeada de vegetación arbustiva de plantas hialófilas y de un amplio palmeral que le da aspecto de oasis, donde afloran las aguas subálveas que alimenta con sus avenidas invernales el barranco de Maspalomas. El Charco en realidad se desdobla: uno a 200 metros del faro y otro, mucho más amplio, a medio kilómetro, ambos al Este de la fábrica. El mayor, que tiene 50 metros de anchura por 200 de longitud barranco arriba y privado de vegetación en sus orillas, presenta unas digitaciones o apéndices que crecen o menguan según la proximidad y abundancia de las precipitaciones pluviales, que provocan las raras pero caudalosas crecidas del barranco de Maspalomas.

Sobre el delta y en la playa, levantaron los indígenas sus rústicas

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



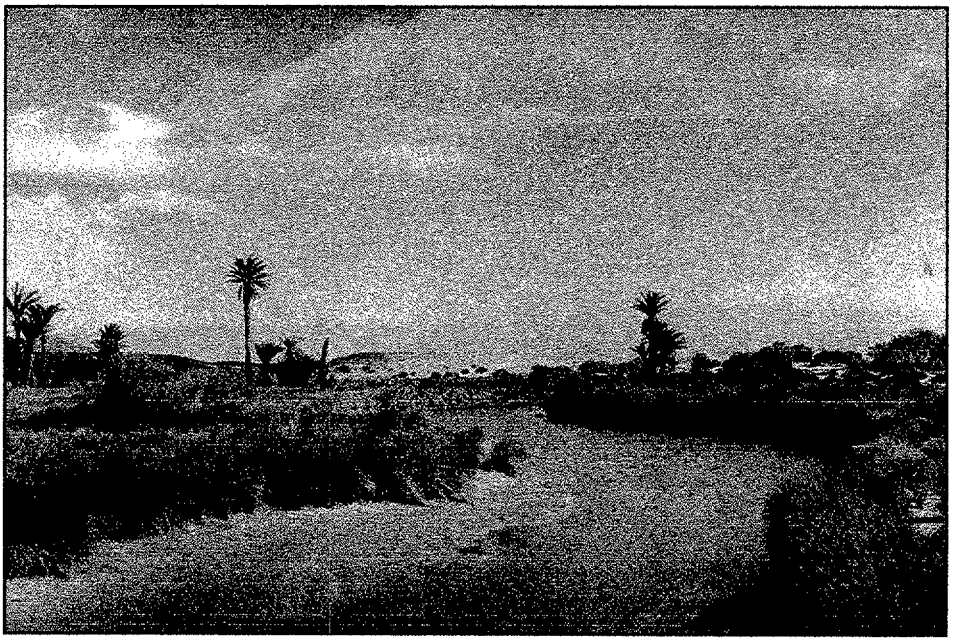


Figura 4.- Imágenes de los canales que conformaban la Charca de Maspalomas a principios de los años 50 (Archivo fotográfico de la sección Forestal. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

construcciones de piedra seca, acarreando el material del mismo cauce del barranco y utilizando el ramaje de árboles y palmeras para cubrir sus viviendas. Como abrevadero, el Charco de Maspalomas atrae asimismo una porción de volátiles y cuadrúpedos que en él sacian su sed y se exponen a las artimañas del astuto cazador. Todo ello explica la presencia del primitivo canario en estos parajes."

La transformación negativa que ya advirtiera Bannerman en 1959 se ha ido haciendo patente en trabajos posteriores, y en 1981 G. Kunkel sentencia:

"Antes del comienzo especulativo del turismo, el así llamado 'Oasis de Maspalomas' era un enclave africano caracterizado por dunas y pantanos, por sus palmeras y tarajales, por su belleza y silencio. Aquel paisaje está actualmente domesticado y comercializado..."

Las referencias anteriores constatan la aparición de efectos negativos en las poblaciones de aves del humedal, así como en el paisaje y la vegetación circundante, que comienzan a ser claramente apreciables en la década de los 70. El cambio experimentado por la zona en los últimos 40 años ha sido brutal, y puede apreciarse en toda su magnitud gracias a las imágenes de principios de la década de los 50 conservadas en el archivo fotográfico de la sección forestal del Jardín Botánico Viera y Clavijo (Figuras 4 y 5). La idea más precisa del cambio de configuración la da la comparación de las dos fotografías tomadas desde el faro con casi 50 años de diferencia (Figura 5). El la foto de principios de los años 50 se puede ver la charca formada por dos brazos, como la describió Benitez Padilla, mientras que en la actualidad el segundo brazo ha desaparecido junto con gran parte del palmeral, para ser ocupados por edificaciones.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 5.- En la imagen superior, fotografía de la Charca de Maspalomas a principios de los años 50 (archivo fotográfico de la sección forestal, Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria). En la imagen inferior fotografía actual (autor), donde se aprecia la intensa presión humana a la que ha sido sometida el área.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Investigaciones precedentes

A pesar de las constantes referencias en estudios de geología, ornitología o botánica durante el último siglo, no fue hasta finales de la década de los 70 cuando comenzaron a realizarse una serie de investigaciones sobre diversos aspectos del ecosistema acuático. El primer estudio del que hay constancia se centró en la vegetación litoral de la zona de Maspalomas (González 1977). En él se describe una comunidad bentónica formada predominantemente por *Ruppia rostellata* Koch. y en menor medida *Chara frágilis* Desv.

Posteriormente, y motivado por la intensa contaminación fecal registrada en la Charca, se realizó un estudio conjunto (Varias Instituciones 1981) de los parámetros de la Charca. Los autores del informe describen una alta concentración de coliformes (10^4 - 10^5 Coliformes/ 100ml) durante 1978-1979, que se reduce hasta prácticamente desaparecer en 1980 debido a la eliminación en ese año de un vertido de aguas residuales no tratadas al norte de la Charca. Así mismo describen la comunidad de productores bentónicos, formada por *Ruppia marítima* var. *rostellata* Koch y *Chara frágilis* Desv., señalando que los efectos que *"condiciones desfavorables que ha tenido este ecosistema"* habían provocado la casi total desaparición de la segunda especie.

En la misma época (aunque no fue publicado hasta 10 años después), en un estudio comparativo del fitoplancton de dos charcas litorales del archipielago canario Ojeda (1990), encontró diferencias en la clorofila fitoplanctónica entre la parte norte de la Charca de Maspalomas (rango 2.8 - 29.3 mg m^{-3}) y la parte sur (rango 1.5 - 19.3 mg m^{-3}). La autora atribuye esta diferencia a la eutrofización debida a posibles vertidos de aguas residuales.

En los primeros años de la década de los 80 no se realizan nuevos informes sobre el ecosistema acuático aunque la degradación de la charca continúa hasta el punto

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

que en abril de 1986 su estado se califica de *"agonía ecológica"* en la prensa local ("Jefatura de Costas" 1986). La Jefatura de Costas plantea un plan de adecentamiento y drenaje, y para ello realiza un informe sobre el sedimento de la Charca, del que trasciende la presencia de *"limos orgánicos fétidos"* en el fondo de la Charca, que se consideran *"procedentes de vertidos incontrolados"* ("Hay limos orgánicos" 1986). Debido a que el origen de los lodos se atribuyó a los vertidos de El Tablero, el pleno del ayuntamiento de San Bartolomé acuerda la construcción inmediata de una depuradora ("El pleno pide" 1986).

A finales del mes de mayo aparecen numerosos ejemplares de sargos, anguilas y lebranchos muertos en las orillas de la Charca (Llinás *et al.* 1986, Quesada 1986). Tras esta súbita mortandad de peces se realizaron medidas de diversos parámetros (Llinás *et al.* 1985); oxígeno disuelto (Norte 5.33 ml O_2 l^{-1}, Sur 4.20 ml O_2 l^{-1}), salinidad (80 ppm), temperatura (Norte 30 °C, Sur 22 °C), respiración pelágica estimada de un experimento de DBO_7 (Norte 0.3 ml O_2 l^{-1} h^{-1}, Sur 0.6 ml O_2 l^{-1} h^{-1}) y concentración fitoplanctónica (Norte 1,70 $x10^5$ células ml^{-1}, Sur 4,0 x 10^6 células ml^{-1}). Del mismo modo constataron la ausencia de coliformes aunque señalan que pueden desaparecer rápidamente por causa de la elevada salinidad. Con estos resultados los autores concluyen que la muerte de los peces pudo haberse producido por: 1) anoxia debida a la gran demanda de oxígeno pelágica, 2) a la toxicidad generada por las microalgas o 3) al elevado estrés producido por la coincidencia de las bajas concentraciones de oxígeno, los efectos tóxicos de las microalgas y la elevada salinidad. La alta demanda de oxígeno la atribuyen a la elevada concentración de microalgas ya sea por respiración de las mismas, o por el consumo de sus exudados. Los posibles efectos tóxicos los consideran debidos a la presencia de algas del género Chrysochromulina, que encuentran en una proporción entre el 80% y el 95% de la biomasa total de microalgas, basándose en estudios de toxicidad de peces.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

En los cinco años siguientes hay pocos datos sobre la evolución de las condiciones de la Charca, solamente hay constancia de algunos análisis microbiológicos del agua solicitados por el director de Playas del Ayuntamiento de San Bartolomé de Tirajana entre 1989 y 1991, que en ningún caso revelaron contaminación fecal significativa.

En abril de 1991 se produce una nueva mortandad de peces, que motivó un informe del Centro de Tecnología Pesquera del Cabildo Insular, si bien en este trabajo se incluyen algunos datos de años anteriores (1989-1990) tomados dentro de un estudio del litoral entre playa del inglés y playa de meloneras (Ojeda y O'Shanahan 1991). En este informe los autores encuentran una concentración de microalgas excesiva ($1,8 \times 10^6$ células ml^{-1}), unas diez veces superior a concentraciones halladas entre noviembre de 1989 y enero de 1990 (aprox $1,0 \times 10^5$ células ml^{-1}), y caracterizada por la presencia de especies cosmopolitas. Vuelve a constatarse la abundancia del género Chrysochromulina. Sin embargo se pone de manifiesto que el mismo género es muy abundante en otras épocas del año sin que se produzcan perjuicios en la población piscícola. El oxígeno disuelto se encontró en un rango entre 4,9 y 5,2 mg O_2 ml^{-1}, concentraciones que no hacen sospechar la presencia de un fenómeno anóxico. El estudio bacteriológico, por su parte, muestra una ligera contaminación fecal, aunque los autores no la consideran significativa.

Se concluye el informe con una hipótesis sobre la agudización de la "aparente" eutrofización de la Charca; la muerte de los peces se atribuye a la alta demanda de oxígeno de los productores primarios. Aunque no se establece de forma específica el proceso de desaparición del oxígeno, se apunta al crecimiento excesivo de las microalgas, sin dilucidar si el consumo de oxígeno se debe a la respiración de las microalgas o a la respiración por las bacterias de sus exudados. A pesar de ello indican que la causa de la entrada de nutrientes que permite el crecimiento excesivo de las microalgas esta relacionada con los aportes de agua dulce, y sugieren diversas fuentes de entrada, como aguas de origen fecal, abonos de zonas ajardinadas, o

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

riego con aguas fecales depuradas de alto contenido en nutrientes.

Durante 1992 se llevó a cabo un plan de recuperación de la charca, que se proponía devolver al sistema a las condiciones originales que permitían la gran abundancia de avifauna . Debido a ello se realizaron gran cantidad de estudios en la Charca de Maspalomas, además de una campaña de limpieza en las dunas y la charca, eliminando residuos sólidos y algas muertas. En un inventario florístico Betancort (1992) afirma que *Chara globularis* Thuill (descrita anteriormente como *C. fragilis* Desv.), que desapareció de la Charca en los años 70, presentaba de nuevo un desarrollo aceptable. La autora considera que la presencia de *Chara globularis* Thuill. es un dato indicativo de que la Charca se está recuperando. Moreno (1992) realiza un estudio sobre la avifauna de la Charca, en el que hace la sugerencia de mantener el nivel de agua de la Charca a toda costa con agua dulce, utilizando para ello aguas fecales depuradas. Esta sugerencia, unida a las opiniones en contra de la apertura de la Charca al mar hicieron que varios años más tarde, el Ayuntamiento de San Bartolomé propusiera recuperar los niveles del acuífero con aguas depuradas, iguales a las utilizadas para el riego del Campo de golf, abandonando la práctica de llenado con agua de mar (Francia 1995).

Otro trabajo realizado en esta época (Báez 1992) estudió los invertebrados del charco de Maspalomas, señalando la ausencia de varias especies de insectos descritos en la década de los cincuenta, principalmente coleópteros y dípteros. El autor afirma que desde el punto de vista de los invertebrados el clímax del ecosistema se alcanzó en los años 50.

En Marzo de 1993, tras unas lluvias torrenciales, aparecieron unas manchas marrones en la superficie de la charca. Puesto que a juicio de anteriores informes esto suponía un riesgo de mortandad de peces se realizó un estudio (Ojeda 1993). En él se concluye que las manchas se debieron a la proliferación de criptofíceas, aunque

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

según parece no llegaron a las concentraciones tan elevadas de otras ocasiones. No se produjo ningún fenómeno de anoxia como consecuencia de estas condiciones.

El primer estudio de la comunidad ictiológica de la charca de Maspalomas se realizó en 1993. En un informe preliminar, y basándose en la escasa biomasa de invertebrados, Moreno *et al.* (1993) plantean la hipótesis de que hay un factor antrópico de introducción de energía directamente al nivel trófico superior (peces) que, según los autores, produce un sobredimensionamiento de la población, especialmente de *Liza aurata*. En las conclusiones consideran que el ecosistema tiene una baja capacidad de carga (recursos alimentarios limitados) que condicionan la alta tasa de mortalidad natural que sufren las diferentes cohortes de peces. Por otra parte consideran que las crisis anóxicas se originan debido a la escasa profundidad, la alta temperatura del agua y la espesa capa vegetal.

En otro informe realizado por Betancort en 1993 se presentaron los datos de la evolución de la temperatura, pH y salinidad desde septiembre de 1992 hasta mayo de 1993. Hay datos de la evolución del oxígeno disuelto de marzo a mayo del 93 en los que se aprecia que hay un incremento constante. La autora explica este incremento argumentando que el máximo planctónico de principios de año produjo un consumo de oxígeno que luego se fue recuperando. Además, en el mismo informe se hace referencia al aumento de la biomasa de *Ruppia marítima* en el verano del 93, ocupando entre el 80 y el 90% de la superficie.

En la primavera de 1995 se vuelve a producir una gran mortandad de peces. Como en las veces anteriores este suceso motivó un estudio de los parámetros ecológicos del sistema a principios del mes de mayo (Basterretxea y van Lenning 1995a). La salinidad encontrada fue de 21 ppm, y el oxígeno disuelto estaba entre 2.2 y 1.1 ml O_2 l^{-1}. Se detectó una alta concentración de fosforo disuelto en el agua

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

de la Charca, y se caracterizó por primera vez el contenido en nutrientes del agua del acuífero, encontrando cantidades muy elevadas de nitratos (>50 µM) y fosfatos (>1 µM). Estos datos apoyan la hipótesis de Ojeda y O'Shanahan (1991) de entrada de nutrientes asociada al agua dulce.

La concentración de clorofila media fue de 10.2 mg m^{-3}. La mayor parte de las células eran cianobacterias (6.1 x 10^9 cels ml) mientras que las células mayores de 15 µm estaban en torno a las 4.8 x 10^5 cels ml. La producción neta pelágica fue baja (tan solo 0.03 mg O_2 l^{-1} h^{-1},debido a la intensa atenuación de la luz a la profundidad de incubación), y la respiración comunitaria muy elevada (0.31 mg O_2 l^{-1} h^{-1}), similar a la encontrada por Llinás *et al.* (1986) tras el primer episodio de anoxia descrito por estos autores.

Pocas semanas después la mortandad se intensificó, y se realizó un nuevo muestreo, pero paradójicamente se encontraron concentraciones de oxígeno mucho mayores, entre 4.48 y 5.04 ml O_2 l^{-1} (Basterretxea y van Lenning 1995b). En este caso no sólo se midieron los parámetros en un punto de la charca, sino que el objetivo era cubrir toda la superficie con estaciones de muestreo para determinar si existía algún tipo de variabilidad espacial. Esta nueva estrategia hizo que la duración del muestreo se prolongara, y los autores observaron que los valores de oxígeno medidos a las 15:00 eran cuatro veces superiores a los registrados a las 8:30. Atribuyen este fenómeno a la intensa producción neta pelágica existente (Pn = 1.89 ml O_2 l^{-1} h^{-1}), aunque también hacen referencia al fuerte viento del sur que soplaba durante el muestreo. Los fosfatos disminuyeron desde el ultimo muestreo, y los nitritos presentaban un valor medio de 14.4 µM (máximo 24 µM). La clorofila fitoplanctónica aumentó para dar un valor medio de 59.07 mg m^{-3}. En el informe se presentan mapas de temperatura y oxígeno superficial, en los que se aprecia una relación entre los puntos con mayor temperatura y menor oxígeno, que puede ser indicativo del efecto del viento sobre el oxígeno disuelto.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

La mortandad de peces de la primavera de 1995 ha sido la más intensa que se ha registrado en la Charca de Maspalomas. Según Moreno (1996) se recogieron 2800 Kg de peces muertos. La autora considera que en este fenómeno desaparecieron prácticamente la totalidad de las poblaciones de peces presentes en la Charca.

En dicho trabajo se presenta un modelo de la red trófica mediante la aplicación del modelo ECOPATH-II (Christiesen y Pauly 1992), en el que se asume al sistema en estado estacionario y se describen los flujos entre los componentes del ecosistema por medio de ecuaciones lineales. En el modelo se consideran seis componentes: las algas, los insectos, los anfípodos y tres especies de peces. Es la primera aproximación a una visión más global del ecosistema, aunque considera un aspecto parcial de éste al no tener en cuenta el subsistema pelágico. De esta hipótesis obtiene una serie de índices que ayudan a describir el ecosistema desde el punto de vista ecológico, para lo cual calcula cinco funciones objetivo basadas en observaciones o tendencias ecológicas propuestas por diversos autores: Biomasa total (sin detrito)=2031.81 g C m^{-2}, Producción Primaria Total/Respiración total = 2.17, Producción primaria total/Biomasa total = 0.16 $año^{-1}$, Biomasa por unidad de energía de flujo = 1.78 $año^{-1}$, Producción neta del sistema = 171.61 g C m^{-2} $año^{-1}$.

Asegura por otra parte que la biomasa menor de invertebrados que de peces puede estar mostrando que las especies de peces más abundantes en la Charca están mantenidas por la materia orgánica que se suministra al medio. Describe el ecosistema como inestable, poco organizado y altamente dependiente del exterior. Por último, como explicación a las anoxias registradas argumenta:

"Periódicamente se producen procesos de eutrofización asociados a un rápido incremento del nivel de agua dulce procedente del barranco, que puede desencadenar un aumento de la producción microalgal suficiente como para agotar el oxígeno disuelto causando la mortandad de las

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

poblaciones de peces."

Sugiere que esto fue lo que ocurrió en la mortandad de mayo de 1995.

La autora concluye, citando a González (1977), que la apertura periódica al mar a que fue sometida la Charca durante los años setenta y ochenta aceleró un proceso de degradación de las comunidades biológicas, y en particular de la vegetación. Y que la recuperación de los aportes acuíferos del barranco y el abandono de la práctica de llenado mediante la apertura al mar a partir del verano de 1992 ha permitido reproducir algunas de las condiciones originales de la laguna.

Por último Soler (1997) describe la composición florística de la Charca de Maspalomas como típica de lagunas estables o en equilibrio. La describe dominada por *Ruppia maritima* y especies algales que constituyen una parte significante de la biomasa, aunque durante el periodo de máximo desarrollo de *Ruppia maritima* (70 - 75% de la superficie total), estas son desplazadas hacia las orillas de la Charca provocando un decrecimiento en su biomasa. Describe también varias especies no citadas en informes o publicaciones anteriores, así como un gran recubrimiento de diatomeas sobre las plantas y piedras.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Estado actual de la Charca

La revisión histórica de la información publicada sobre la Charca de Maspalomas, muestra de una manera inequívoca el proceso de degradación que ha sufrido el ecosistema debido a la intensa presión humana sobre el medio. La práctica totalidad de los autores que han trabajado en la Charca coinciden en que las mortandades de peces son un síntoma del desequilibrio del ecosistema, excepto Castro (1995) que considera que:

> *"La Charca de Maspalomas como ecosistema, a pesar de las recientes mortandades masivas de peces se encuentra en un estado de salud óptimo. La recuperación de la avifauna es uno de los indicadores más claros".*

Castro sostiene que las mortandades de peces en la Charca de Maspalomas son un fenómeno cíclico natural de periodicidad casi anual, y sugiere que este proceso se viene repitiendo desde *"épocas pasadas"*. A pesar de que el autor asegura que se puede hacer un seguimiento de la periodicidad casi anual de las mortandades de peces en las hemerotecas, ningún otro autor hace referencia a muertes generalizadas de peces al margen de las tres que se han producido en los últimos 15 años.

A la luz de la revisión bibliográfica realizada parece imposible no concluir que el ecosistema de la Charca de Maspalomas se encuentra sometido a un fenómeno de eutrofización. Las referencias de vertidos de aguas fecales en el cauce (Varias Instituciones 1981), la presencia de lodos fétidos ("Hay limos orgánicos" 1986), la reducción de la diversidad específica de invertebrados (Báez 1992), la desaparición recurrente de *Chara frágilis* y el incremento desmesurado de *Ruppia maritima* (Betancort 1993, Soler 1997), la aparición de concentraciones excesivas de microalgas caracterizadas por especies de fitoplancton cosmopolitas (Ojeda y O'Shanahan 1991) y, en definitiva las crisis anóxicas, son fenómenos característicos

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

de sistemas eutroficos (Theis y McCabe 1978, Jones et al 1983, Rojo y Miracle 1989, Cioffi et al 1994, Cioffi et al 1995, Jaffe et al 1995, Welch y Cooke 1995). Todo ello hace que el estado actual de la Charca de Maspalomas no pueda considerarse saludable desde el punto de vista ecológico.

El proceso de eutrofización es, sencillamente, la evolución de un ecosistema oligotrófico a uno eutrófico. Los términos eutrófico y oligotrófico fueron introducidos por Weber en 1907 para calificar aguazales o pantanos más o menos ricos en nutrimento, y luego extendido a los lagos por Naumann en 1919 (Margalef 1983). El concepto de eutrofización fue revisado en un workshop de la UNESCO en 1982 (Kelly y Naguib 1984), y a pesar de que no fue posible obtener una definición concisa del término, aplicable a todo tipo de ecosistemas acuáticos, varias definiciones han sido propuestas por diversos autores:

> Por Sournia (1978): *"Eutrofización es la consecuencia de un incremento en la entrada de nutrientes, que conduce a un incremento en la producción primaria, un agotamiento del oxígeno en el agua profunda y una eventual desnitrificación".*

> Por Margalef (1982): *" Eutrofización es el enriquecimiento del agua con nutrientes a un ritmo que no puede ser compensado por la mineralización, y como consecuencia la degradación del material orgánico produce un consumo severo del oxígeno en el agua profunda".*

Mee (1988) acuñó el término *"eutrofización crítica"* para determinar cuando comienza el deterioro producido por el enriquecimiento de nutrientes. Según este autor:

> *"La eutrofización crítica ocurre cuando el flujo neto de nutrientes*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

limitantes incorporado en la biomasa de las plantas es tal que la tasa de producción de materia orgánica nueva excede la tasa neta de suministro de oxígeno (proveniente del intercambio con la atmósfera y la fotosíntesis) requerido para oxidarla".

Si bien la mayoría de los autores coinciden en afirmar que el ecosistema de la Charca de Maspalomas esta afectado por la eutrofización, en general parecen considerar que la eutrofización es un fenómeno episódico, relacionado con el enriquecimiento de nutrientes disueltos, y que desaparece al agotarse éstos. Es frecuente encontrar entre la bibliografía informes que indican la recuperación y evolución positiva del ecosistema junto con otros que afirman todo lo contrario. Esta disparidad de criterios es debida la "parcialidad" de los estudios realizados sobre el ecosistema hasta la fecha. Así en muchos casos se afirma que la Charca se encuentra en buen estado porque ha vuelto a detectarse la presencia de una determinada especie de ave o planta, mientras que en otros se dice que está en estado crítico debido a la desaparición de unos u otros organismos.

Esta aproximación al problema de la eutrofización es incorrecta. El proceso de la eutrofización afecta al ecosistema de manera global (Margalef 1983). Por lo tanto, una evaluación del estado trófico de la Charca debe considerar el ecosistema al completo y abarcar una escala temporal que integre las perturbaciones estacionales.

Por otra parte, la revisión histórica no muestra con claridad una hipótesis sobre los procesos que desencadenan las mortandades de peces, sino que aparecen varias hipótesis: efectos tóxicos producidos por la proliferación de algas del Género Chrysochromulina, la respiración de las microalgas en las proliferaciones primaverales, respiración de exudados fitoplanctónicos, elevada temperatura del agua, escasa profundidad y espesa capa vegetal, excesiva biomasa de macrofitos y microfitos, o confluencia de varios factores de estrés (salinidad alta, baja

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

concentración de oxígeno y toxinas). Los efectos tóxicos y de estrés han sido desestimados en sucesivos informes, con lo que queda la hipótesis de la anoxia, aunque no se establece de manera definitiva el mecanismo por el que ésta sucede.

Las diversas hipótesis sobre los fenómenos precursores de las anoxias se reflejan en los diferentes planteamientos de gestión que se pronuncian a favor y en contra de diferentes medidas: apertura de la Charca al mar, recogida de algas muertas, mantenimiento del nivel de agua con aguas residuales depuradas, dragado de las capas de sedimento superficiales, etc. Determinar de forma definitiva cuáles son los procesos concretos que causan las anoxias, es fundamental para poder elaborar una estrategia de gestión.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Objetivos y estructura de la tesis

Del análisis de los trabajos realizados en la Charca de Maspalomas surgen varias cuestiones que no han sido claramente respondidas, y que son fundamentales a la hora de plantear una gestión futura de este recurso natural:

- ¿Está afectada la Charca de Maspalomas por un proceso de eutrofización?. Y si lo está, ¿Es posible evaluar un índice que muestre hasta que punto se halla impactado el ecosistema?

- ¿Es el agua dulce el vehículo de entrada de nutrientes que ha eutrofizado la Charca de Maspalomas?

- ¿Cuáles son los procesos concretos que producen las anoxias, y como consecuencia las mortandades de peces?

Dar respuesta a estas cuestiones es el objetivo principal de este trabajo. Para llevarlo a cabo se planteó un estudio del ecosistema de la Charca de Maspalomas desde un punto de vista global, siguiendo la evolución de una serie de parámetros principales (nutrientes, oxígeno, temperatura, salinidad y clorofila fitoplanctónica) y otros accesorios (biomasa bacteriana, biomasa de heteroflagelados, biomasa de zooplancton, carbono orgánico disuelto (COD), carbono orgánico particulado (COP)) durante 18 meses. Este estudio es el que se presenta el Capítulo II de la tesis, y en él se analiza la evolución de los parámetros estudiados entre enero de 1996 y junio de 1997, con el fin de dilucidar las causas de las anoxias. Simultáneamente a este estudio otros dos sobre los peces y las algas fueron realizados por otros autores (Moreno 1996 y Soler 1997), y por esa razón no se incluyeron los peces o los productores bentónicos en la estrategia de muestreo.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Tras analizar la evolución de los diferentes parámetros de la Charca se trata de determinar el impacto que ha sufrido el ecosistema. Para cuantificar los efectos de la eutrofización es necesario obtener información de la complejidad, organización y estructura del ecosistema. Con el fin de obtener una descripción sintética de la estructura y las relaciones en el ecosistema de la Charca, se conceptualizaron en un modelo de red trófica. Posteriormente se realizaron sobre el modelo diversos análisis mediante los cuales se calculan índices que cuantifican la aspectos del ecosistema relacionados con su madurez. Estos índices se utilizan para comparar la Charca de Maspalomas con otros ecosistemas, y se proponen como herramientas para monitorizar la evolución de las condiciones tróficas del ecosistema en el futuro.

Por último, y dado que el análisis de la evolución y covariación de los parámetros estudiados en el Capítulo II no es suficiente para determinar las causas de las anoxias de forma concluyente. Se propone un modelo dinámico del ecosistema de la Charca de Maspalomas con el que tratar de comprobar hipótesis más complejas sobre los fenómenos de anoxia. En el Capítulo IV se exponen de forma detallada las hipótesis utilizadas en la formulación del modelo, su construcción, funcionamiento y los resultados obtenidos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Capítulo II

Estudio de las causas desencadenantes de los fenómenos anóxicos

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2023

Introducción

Las anoxias son fenómenos frecuentes en lagos eutróficos, que aparecen como resultado de un desequilibrio entre los aportes y el consumo de oxígeno, y que producen mortandades de organismos heterotróficos (moluscos, crustáceos, peces, etc.). Las implicaciones económicas y ecológicas de las mortandades de peces han puesto de manifiesto la importancia de la investigación de los fenómenos que causan las anoxias, que pueden ser de origen diverso.

En los ecosistemas acuáticos existe un equilibrio dinámico entre los aportes y las demandas de oxígeno disuelto, y los fenómenos anóxicos se producen cuando este equilibrio se rompe. Los desequilibrios de la demanda de oxígeno son el resultado de las altas actividades heterotróficas producidas, por lo general, por elevadas concentraciones de materia orgánica o por un exceso de biomasa en el ecosistema. El origen de una elevada demanda de oxígeno en el agua producida por una alta concentración de materia orgánica, puede tener un carácter alóctono (aportes de ríos, vertidos de aguas residuales, etc.) o autóctono (excesiva biomasa autotrófica, acuicultura intensiva, etc.). En muchos casos la demanda de oxígeno puede ser compensada por los aportes atmosféricos a través de la superficie del agua, o por el oxígeno liberado por los productores primarios como resultado de la fotosíntesis.

En la bibliografía se describen varios mecanismos que disminuyen las entradas de oxígeno en los lagos eutróficos produciendo anoxias. Lo más frecuente es que haya una estratificación termal o halina que impida la reoxigenación de las aguas bajo la picnoclina (Goulder 1969; Papst *et al.* 1980; James *et al.* 1990; Schertzer y Sawchuk 1990; Stanley y Nixon 1992; D'Avanzo y Kremer 1994; Lenihan y Peterson 1995). Este fenómeno es muy común en lagos profundos en los que la termoclina estacional separa las aguas superficiales, bien mezcladas y oxigenadas (epilimnion), de las aguas profundas con bajas concentraciones de oxígeno (hipolimnion). En éstos, y en

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

general en todos los ecosistemas regionales, una baja concentración de oxígeno en el hipolimnion es un indicador de estrés, que en algunos casos puede ser usado como índice de calidad del agua (Margalef 1983).

También se pueden producir ciclos anóxicos diarios en la columna de agua en ecosistemas con una alta concentración de biomasa, en los que el oxígeno generado durante el día por los productores primarios compensa el oxígeno consumido por procesos respiratorios. Al cesar la producción primaria durante la noche, el oxígeno consumido no es compensado y se reduce la concentración de oxígeno disuelto (Edwards 1978; D'Avanzo y Kremer 1994).

Con menor frecuencia se describe la aparición de anoxias promovidas por calmas o largos periodos de viento débil (Madenjian *et al.* 1987, Tournier *et al.* 1990, Cioffi *et al.* 1995). Durante estos periodos, la falta de turbulencia restringe la renovación atmosférica del oxígeno y su concentración disminuye incluso en la ausencia de una picnoclina. Esto ocurre así, puesto que la difusión de oxígeno a través de la capa superficial es muy lenta en ausencia de procesos turbulentos inducidos por el viento. Por el contrario, en presencia de turbulencia, el transporte de gases es más rápido. El coeficiente de difusión turbulenta es de 10^3 a 10^6 veces mayor que el coeficiente de difusión física, puesto que el agua en movimiento acelera el transporte de gases (Margalef 1982).

Los fenómenos anóxicos en lagunas litorales someras son de especial interés porque éstas suelen ser utilizadas para la acuicultura (Moluscos, crustaceos, peces, etc.) o, como en el caso de la Charca de Maspalomas, se encuentran en zonas turísticas en las cuales las mortandades de peces añaden al impacto ecológico un impacto visual muy negativo (Madenjian *et al.* 1987; Tournier *et al.* 1990; Rogers *et al.* 1991; Merino *et al.* 1992).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

En el caso en que la demanda de oxígeno sea bentónica, la escasa profundidad, característica de las lagunas costeras, puede producir un efecto contrario al esperado, agravando las hipoxias en lugar de aliviarlas (D'Avanzo y Kremer 1994). Los volúmenes de agua extensos proporcionan una gran reserva de oxígeno disuelto que tampona la demanda de oxígeno bentónica sin necesidad de una reaireación significativa. Por el contrario, en sistemas someros, esta reserva es mucho menor y por tanto es consumida mucho más rápidamente (D'Avanzo y Kremer 1994).

El propósito de este capítulo es investigar las causas que producen los fenómenos anóxicos en la Charca de Maspalomas, fenómeno que ha sucedido de forma recurrente en las últimas décadas produciendo muertes de peces masivas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Muestreo y toma de datos

Durante el período de estudio (Enero 1996-Julio 1997) se realizaron 60 muestreos hidrográficos con toma de datos de los parámetros fisico-químicos en la Charca de Maspalomas. Inicialmente se propuso un muestreo quincenal, pero debido a la alta variabilidad que presentaba el sistema, especialmente a principios de año, se decidió realizarlo semanalmente. A finales de 1996, una vez los parámetros que se estaban midiendo alcanzaron una relativa estabilidad, se reanudó el muestreo quincenal. Esta frecuencia de muestreo se mantuvo hasta que aparecieron condiciones hipóxicas en verano de 1997, momento en el cual se aumentaron a dos o tres muestreos semanales hasta el final del estudio. Además en tres ocasiones se realizaron muestreos contínuos de los parámetros físicos durante 24 horas para estimar la variabilidad circadiaria.

Se establecieron siete puntos de toma de datos fisico-químicos a lo largo del eje longitudinal de la charca (Fig. 1) en uno de los cuales (P4) se tomaron conjuntamente muestras de agua a dos profundidades, con una botella Niskin, a fin de analizar química y biológicamente el agua superficial y la profunda. Además, en este punto, se fondeó una trampa de sedimentos cuyo contenido se recogía mensualmente.

La toma de datos fisico-quimicos consistió en medir en cada punto un perfil vertical de temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto con una resolución de 10 ó 20 cm. Asimismo, se realizaron medidas de nivel de agua, pH superficial y de atenuación de la luz mediante disco de Secchi cuando la turbidez era lo suficientemente elevada.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Métodos

PARÁMETROS FISICO-QUÍMICOS

Para la toma de datos de los parámetros fisico-químicos se utilizó el instrumental del que dispone la Viceconsejería de Medio Ambiente en Maspalomas, ya que estos son los aparatos que se utilizan de forma habitual en el control de la Charca que el personal de Medio Ambiente realiza de forma regular. El estado de conservación de los instrumentos de medida no era el óptimo debido a la falta de mantenimiento y recalibración, por ello fue necesario realizar una recalibración inicial de los instrumentos y llevar a cabo comprobaciones periódicas de su funcionamiento.

Se observaron discrepancias entre los sensores de temperatura de los diferentes instrumentos, por lo que tras su calibración se tomó como válida la temperatura medida por el sensor de oxígeno disuelto (YSI MODEL 58). Durante todo el muestreo se mantuvo un control del funcionamiento del sensor de temperatura mediante una sonda certificada.

El pH se midió con un pH-metro (HI 9025), al que se realizaron varias calibraciones con tampones estándar durante el periodo de muestreo. Los datos correspondientes a los dos últimos muestreos se obtuvieron con un pH-metro Crison debido al mal funcionamiento del utilizado anteriormente.

La concentración de oxígeno disuelto en el agua se midió con un sensor de oxígeno YSI MODEL 58 utilizando un electrodo con agitador sumergible YSI 5795A. Durante el mes de Julio de 1996 el sensor se averió y tuvo que ser reemplazado por uno nuevo que funcionaba con mayor eficiencia que el anterior. Para comprobar el buen funcionamiento de los electrodos de oxígeno, evitando derivas o pérdidas de sensibilidad debido a la degradación de la membrana u otros factores, se realizaron varias medidas paralelas de la concentración de oxígeno en el agua mediante el

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

método microwinkler, con determinación fotométrica del punto final de la valoración (Bryan et al 1976). Además, los sensores se recalibraban siguiendo las recomendaciones del fabricante antes de cada muestreo.

AMONIO

La determinación de la concentración de amonio presente en el agua de la charca se realizó inmediatamente después del muestreo mediante el método del fenato (APHA 1985). Previamente al análisis se filtró la muestra sobre un filtro GF/F (Whatman®) para eliminar partículas, se añadió ácido hipocloroso y fenato, midiendo tras 15 minutos la extinción a 630 nm en un espectrofotómetro. Cada muestra se medía por triplicado para evitar posibles desviaciones metodológicas. La concentración de amonio se calculó mediante una recta de calibración preparada con una disolución estándar de cloruro de amonio.

NITRITOS

La determinación de la concentración de nitritos presentes en el agua de la charca se realizó inmediatamente después del muestreo, tras filtrar la muestra sobre un filtro GF/F (Whatman®) para eliminar partículas. A continuación se analizaron las muestras por triplicado según el procedimiento estándar para la determinación de nitritos (APHA 1985). Para ello, se añadió Dihidrocloruro de N-(1-naftil)-etilendiamina y sulfanilamida a las muestras, midiendo tras 10 minutos la extinción a 540 nm en un espectrofotómetro. La concentración de nitritos fue calculada mediante una recta de calibración preparada con una disolución estándar de nitrito potásico.

NITRATOS

Las muestras de nitratos se conservaron congeladas para su posterior análisis en un analizador automático de inyección de flujo (Tecator 5020). El método utilizado por éste instrumento es similar al ensayo para la determinación de nitritos con la excepción de que, en este caso, con anterioridad al análisis, se reducen los nitratos a nitritos con una columna de reducción de gránulos de cadmio y sulfato de cobre.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

FOSFATOS

La determinación de la concentración de fosfatos presentes en el agua de la charca también se realizó inmediatamente después del muestreo mediante el método del ácido ascórbico (APHA 1985). Como en los casos anteriores se filtró la muestra sobre un filtro GF/F (Whatman®) para eliminar partículas, además de comprobar que el pH de la muestra era inferior a 10. Después se añadió un combinado de reactivos, midiendo tras 10 minutos la extinción a 880 nm en un espectrofotómetro. La concentración de fosfatos se calculó mediante una recta de calibración preparada con una disolución estándar de fosfato potásico.

CLOROFILA Y FEOPIGMENTOS

El análisis de la clorofila-a y feopigmentos se llevó a cabo según el método fluorimétrico, siguiendo las recomendaciones de Holm-Hansen et al., (1965). Para ello se filtraron de cada profundidad 10 ml de agua a través de filtros GF/F (Whatman®) que fueron posteriormente sumergidos en acetona al 90% y almacenados a unos 4ºC durante 12 horas en la oscuridad. Una vez transcurrido dicho periodo, los extractos antes y después de su acidificación con HCl se midieron en un fluorómetro Turner Designs calibrado con clorofila-a pura. Las concentraciones de clorofila y feopigmentos se calcularon con la ecuación propuesta por los autores anteriormente citados.

BIOMASA ZOOPLANCTÓNICA

La toma de muestras de zooplancton se realizó mediante una red WP-2 (UNESCO 1968) de luz de malla de 200 µm, provista de un colector de gran capacidad. El volumen de agua filtrado por la red se estimó teniendo en cuenta la distancia de arrastre, el área de la boca de la red y su eficiencia (94%).

Para realizar la maniobra de pesca, la red era arrastrada horizontalmente una distancia entre 50 y 100 m. El contenido de los colectores se filtraba utilizando un

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

paño de igual o inferior luz de malla a la empleada en la red. La biomasa del material retenido era estimado como peso seco. Para ello, se introducía durante varios días en una estufa a 60ºC hasta que el peso de la muestra quedara estabilizado.

La intensa proliferación de macroalgas durante el segundo semestre del año imposibilitó la maniobra de pesca horizontal, por ello se carece de estos datos en varios muestreos.

BACTERIAS

El número de bacterias de vida libre en las muestras de agua se determinó por contaje directo en un microscopio de epifluorescencia.

El contaje de las bacterias se realizó mediante la tinción con naranja de acridina (Porter y Feig 1980). Para ello se tomaron alícuotas de muestra de 20 ml que se fijaron con formaldehido al 40% y se almacenaron refrigeradas a 4ºC hasta su contaje. La tinción se realizó añadiendo 200 µl de naranja de acridina a 2 ml de muestra y 1.8 ml de agua destilada. Después de varios minutos se filtró sobre un filtro de policarbonato de 0.2 µm que había sido previamente teñido con negro de irgalán. Tras la filtración, el filtro era colocado sobre un portaobjetos y las bacterianas se contaban inmediatamente. Las bacterias se contaban en un microscopio de epifluorescencia bajo excitación U.V. usando un juego de filtros ZEISS 48 79 01 (filtro de excitación BP 365/12, divisor cromático FT 395 y filtro supresor LP 397), y con un objetivo de inmersión Neoflus x 100.

MATERIA ORGÁNICA PARTICULADA EN SUSPENSIÓN

Se consideró materia particulada (MOP) en suspensión la retenida al filtrar entre 50 y 200 ml de agua a través de un filtro GF/F (Whatman®) precombustionado. Posteriormente se lavaba el filtro con ácido fosfórico diluido para eliminar los carbonatos y se guardaba en el congelador a -20 º C hasta su análisis (UNESCO 1994).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

El contenido del carbono nitrógeno e hidrógeno orgánicos en el filtro se calculó mediante un analizador elemental Perkin-Elmer 2400 CHN.

Carbono Orgánico Disuelto

Se almacenaron para su análisis viales de 50 ml de agua filtrada y acidificada para eliminar el carbono inorgánico según las recomendaciones JGOFS (UNESCO 1994). El contenido de carbono orgánico de las muestras fue determinado al final del estudio mediante un analizador Shimadtzu TOC-5000.

Sedimentos

Para la recogida de material sedimentado se colocó una trampa de sedimentos en un punto central de la charca. La trampa se vaciaba mensualmente, y los sedimentos se pesaban tras deshidratarlos en una estufa a 60ºC.

Sobre el material seco se realizaron análisis del contenido del carbono nitrógeno e hidrógeno orgánico mediante un analizador elemental Perkin-Elmer 2400 CHN.

Datos Meteorológicos

Los datos meteorológicos desde julio de 1996 hasta julio de 1997 fueron obtenidos de la estación meteorológica que la Unión Eléctrica de Canarias (UNELCO) tiene en el Faro de Maspalomas. Datos de viento de otros periodos, así como los registros históricos de lluvia fueron obtenidos de diversas estaciones meteorológicas del Instituto Nacional de Meteorología.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Resultados y Discusión

ESTRUCTURA HIDROGRÁFICA

El nivel de agua durante los primeros cuatro meses de 1996 fue muy variable (entre 0.7 y 2.3 m) debido a los aportes de agua dulce desde el barranco y a las entradas de agua de mar producidas por las sucesivas roturas de la barra arenosa. La representación de la variación de la profundidad (Fig. 6a) muestra las entradas de agua inusuales durante el invierno extraordinariamente lluvioso de 1996 (la lluvia recogida en tres estaciones meteorológicas representativas de las distintas zonas de la isla en los tres primeros meses de 1996 solo fue superada en dos ocasiones en los últimos 31 años). Las entradas masivas de agua dulce a través del barranco en el inicio del estudio dieron como resultado un acusado incremento del nivel de agua y produjeron la ruptura de la barra arenosa. La charca se convirtió en un estuario donde se alternaban el agua dulce y la marina (Fig. 6b) en función del volumen de agua dulce que se aportaba a través del barranco y de agua de mar por las mareas. En mayo de 1996 finalizaron las rupturas de la barra arenosa y, desde ese momento y hasta el final del estudio, la Charca permaneció aislada del mar, sin entradas significativas de agua dulce por escorrentías o tormentas. Esto produjo un descenso continuado del nivel por evaporación, y como consecuencia una progresiva salinización del agua.

En dos ocasiones las entradas de agua dulce a través del barranco dieron lugar a una estructura bicapa de la columna de agua, que en ambos casos se prolongó por espacio de 2 ó 3 semanas. El agua dulce entrante (salinidad < 5 psu), por su menor densidad, se acumuló sobre el agua de la charca (> 25 psu) formando una intensa haloclina que permaneció estable durante varias semanas. Como resultado del aislamiento producido por dicha estructura se produjo una acumulación de calor en la capa de agua inferior (Fig. 7) que llegó a alcanzar temperaturas extraordinariamente altas (hasta 20 ºC de diferencia entre el agua profunda y superficial) provocando la muerte de algunos invertebrados. Esta efímera estratificación térmica inversa ha sido

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

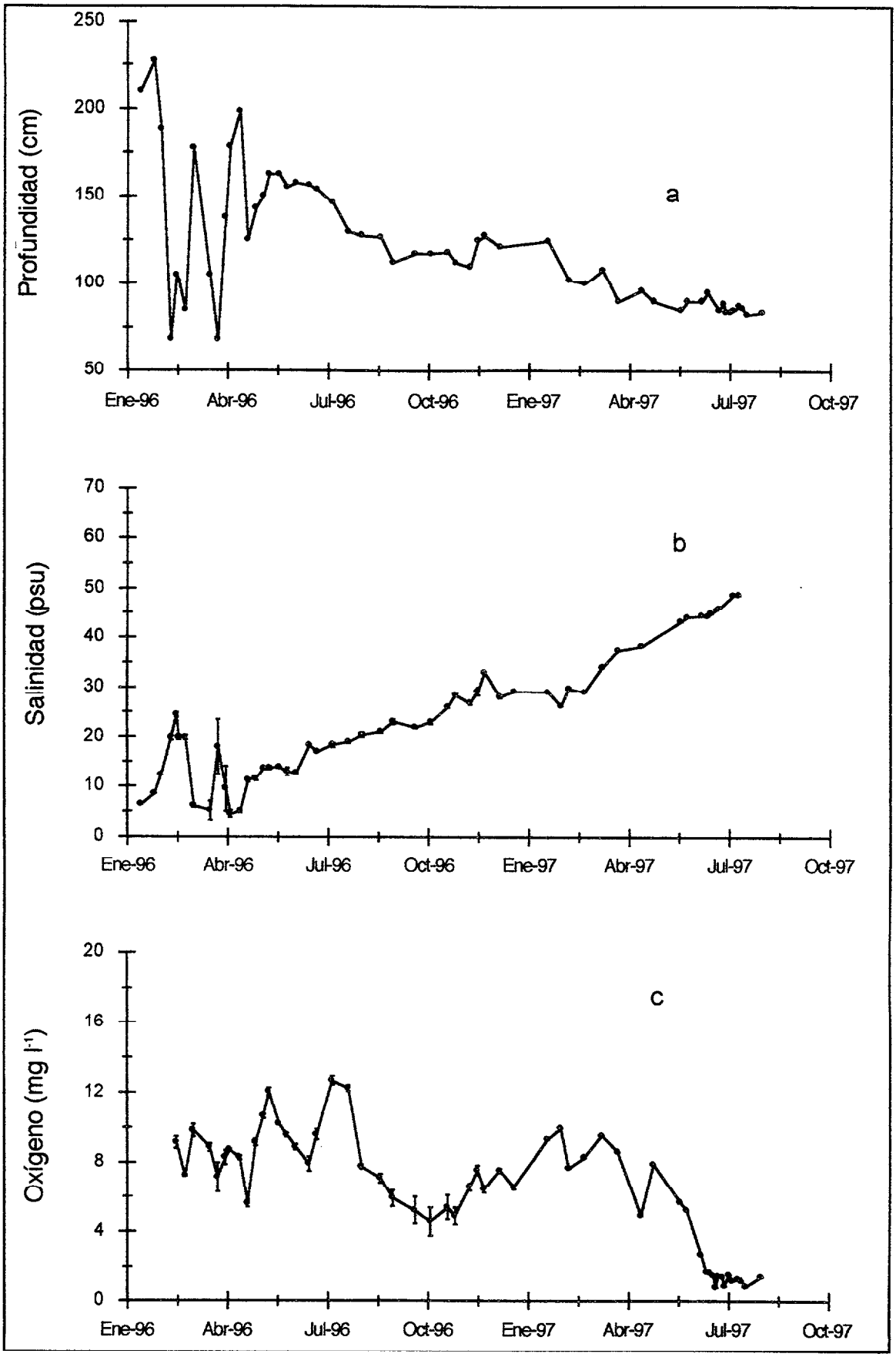


Figura 6.- Representación gráfica de la evolución temporal de la profundidad (a), salinidad (b) y concentración de oxígeno disuelto en el agua (c). Las barras muestran en intervalo de confianza del 95%.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

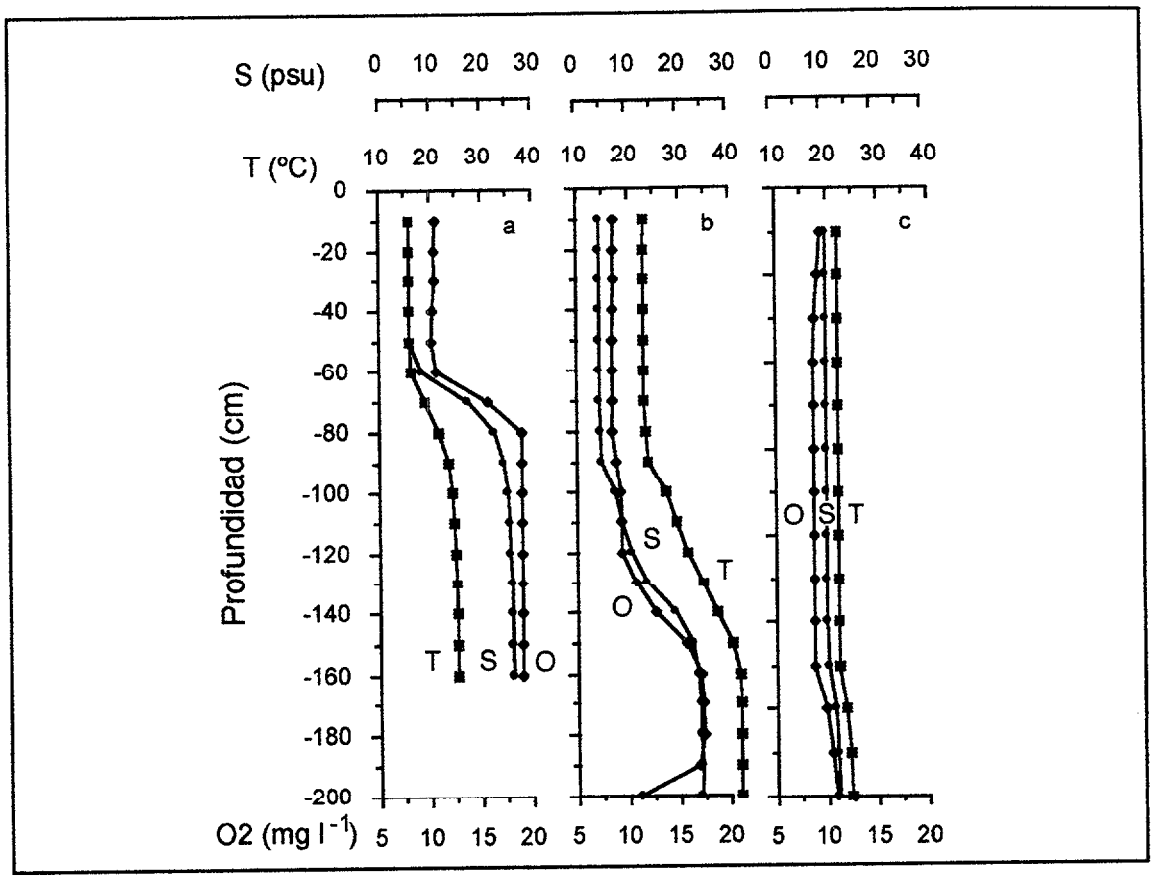


Figura 7.- Representación de los perfiles verticales de temperatura (T, asteriscos), salinidad (S, puntos) y concentración de oxígeno disuelto (O, rombos) en tres diferentes situaciones el 29/2/96 (a), el 11/4/96 (b) y el 25/4/96(c).

descrita en algunas charcas y lagunas costeras mediterráneas, estadounidenses y antárticas (Por 1969, Hudec y Sonnenfeld 1974, Margalef 1983). Exceptuando la mencionada situación, la evolución general de la temperatura (Fig. 8) siguió el ciclo atmosférico anual, alcanzando valores máximos en julio (más de 30 ºC) y mínimos al final del invierno (alrededor de 15 ºC).

NUTRIENTES

La concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (nitratos + nitritos) en la Charca osciló en un rango entre más de 90 µM en Abril de 1996 hasta valores indetectables (Fig. 9a). Los picos y valles observados en la gráfica de la concentración de nutrientes durante los primeros tres meses del año estuvieron relacionados con entradas de agua dulce y marina, respectivamente. La concentración de nitrato más nitrito en el agua dulce (< 10 psu) es mayor de 40 µM, mientras que en aguas saladas (> 25 psu) la

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

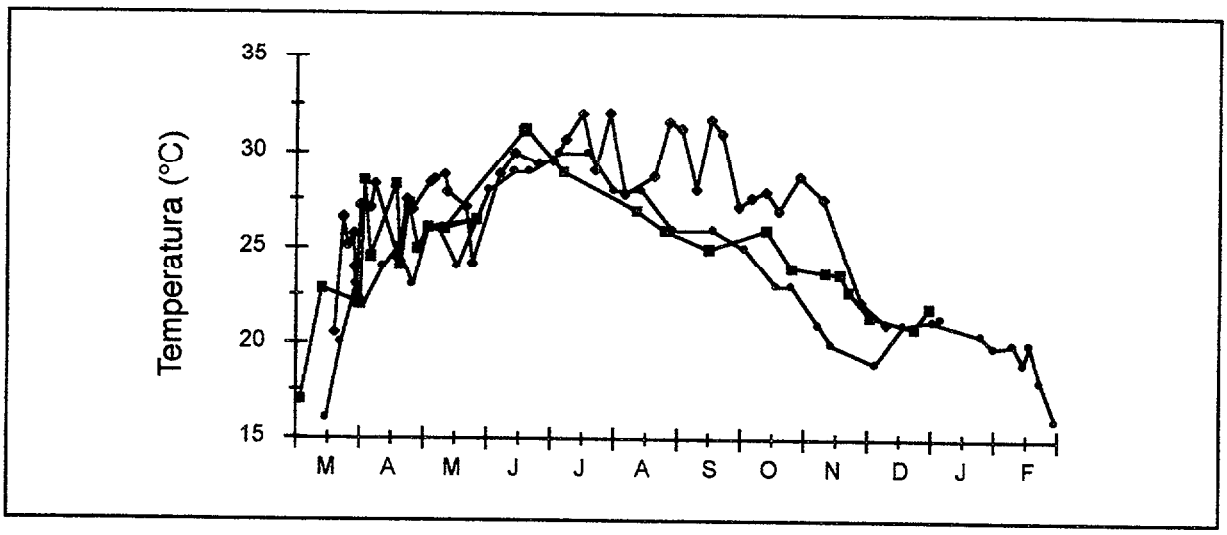


Figura 8.- Series superpuestas de los ciclos anuales de temperatura del agua superficial de 1994, 1995 y 1996. Los datos correspondientes a 1994 y 1995 proceden de las mediciones rutinarias llevadas a cabo por el personal de la Viceconsejería de Medioambiente.

concentración es menor de 1µM (Fig. 10a). Los incrementos de nitrógeno inorgánico están en consonancia con las disminuciones en la salinidad, situación que sin embargo no ocurre con el fosfato (Fig. 10b), a pesar de que la concentración de fosfato del agua entrante es muy alta (más de 40 µM según Basterretxea y van Lenning 1995b). Lo que sí se aprecia es la aparición de concentraciones moderadamente altas de fosfato (< 8 µM) en épocas de ausencia de viento (Fig. 10c), aunque hay que tener en cuenta que no hay datos de fosfato en los primeros muestreos, en los que cabría esperar valores altos de fosfato para bajas salinidades. Esta tendencia muestra la presencia de un fenómeno de entrada de fosfato a través del sedimento en periodos de anoxia. Además es importante considerar el papel de las angiospermas marinas en el transporte de fosforo desde el sedimento, que liberan los nutrientes que forman parte de sus tejidos durante su muerte y descomposición (Barnes 1959).De lo anterior se deduce que las concentraciones de fosfato disuelto van a ser función tanto de los aportes a través del acuífero, como del ciclo de vida de *Ruppia maritima,* y de la concentración de oxígeno disuelto en el agua intersticial.

De la evolución de los nutrientes se puede concluir que el agua dulce proveniente del barranco es la fuente principal de nitrógeno inorgánico, y probablemente también es una fuente importante de fosforo. La presencia de estas enormes concentraciones

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

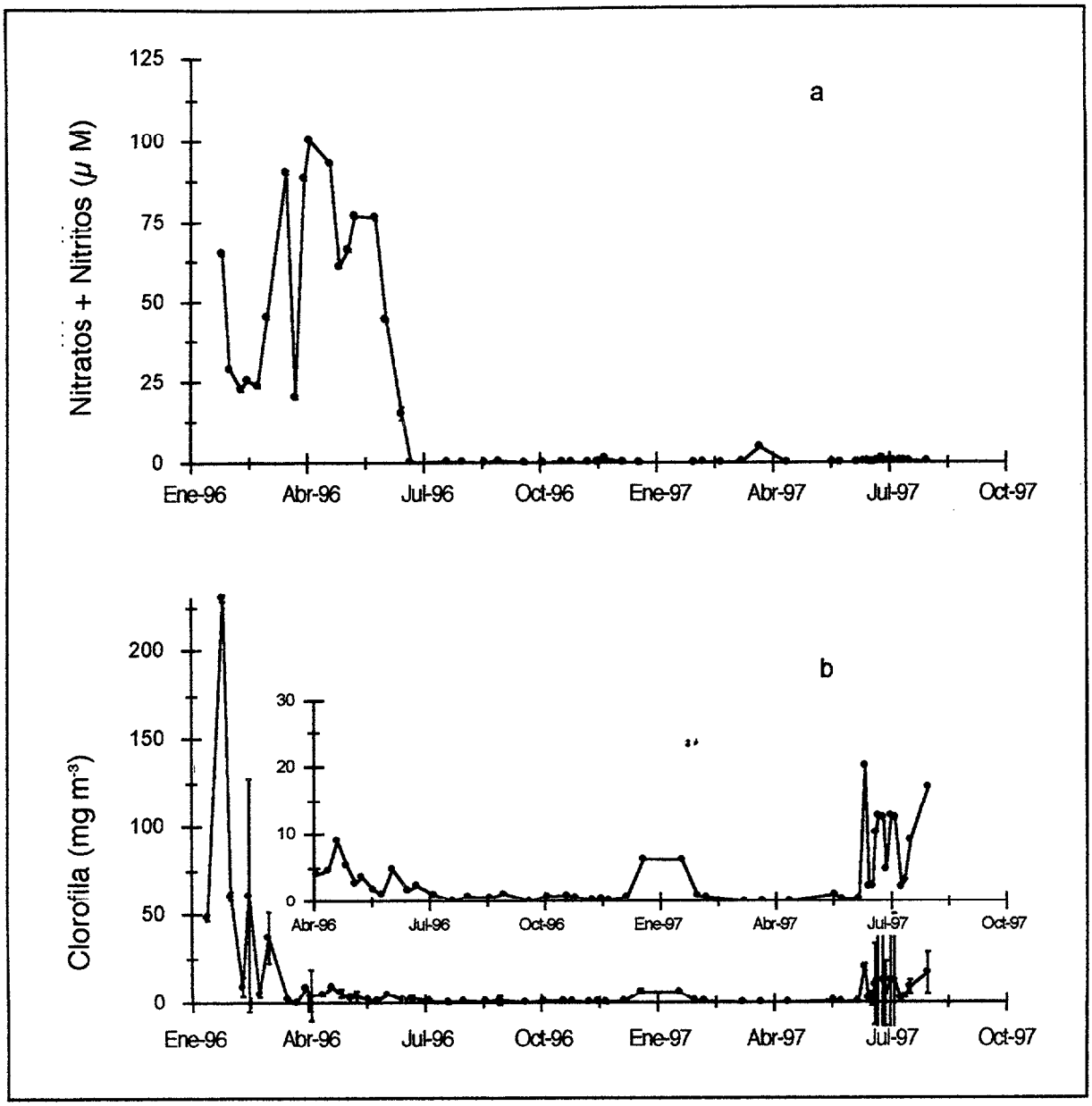


Figura 9.- Representación gráfica de la evolución temporal del nitrógeno inorgánico disuelto (a) y la clorofila fitoplanctónica (b). Las barras muestran en intervalo de confianza del 95%.

de nutrientes en el agua dulce sugieren una contaminación del acuífero. Por otra parte, la ausencia de concentraciones elevadas de carbono orgánico disuelto asociadas hacen pensar que la fuente de contaminación no es debida a vertidos directos de aguas residuales sino, más bien, al uso de fertilizantes, o al riego con aguas residuales depuradas en el área de influencia del acuífero.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

PRODUCCIÓN PRIMARIA PELÁGICA Y BENTÓNICA

La elevada concentración de nutrientes asociada a los episodios de entrada de agua dulce dan como resultado un dominio de la producción fitoplanctónica en las estaciones lluviosas, con picos de biomasa que hacen que la clorofila fitoplanctónica oscile entre 25 y 230 mg m^{-3} (Figura 9b). Estos intensos florecimientos fitoplanctónicos impiden en algunos casos la llegada de la luz a los productores bentónicos. Cuando se reducen las concentraciones de nutrientes disueltos, la concentración media de clorofila es de 3.32 ± 2.29 mg m^{-3}, permitiendo el desarrollo de los productores bentónicos, representados principalmente por la fanerógama *Ruppia maritima* y varias especies de macroalgas menos abundantes.

La composición vegetal de la comunidad bentónica está controlada por el periodo de crecimiento de *Ruppia maritima*, que abarca unos 4 meses entre la primavera y el verano (Verhoeven 1979). Esta fanerógama puede tomar nutrientes a través de sus raíces (Thursby y Harlin 1984), y comienza a crecer desmesuradamente entre abril y mayo compitiendo por el sustrato con las macroalgas. Este crecimiento explosivo evidencia la condición eutrófica del sedimento (alrededor del 10% en peso es materia orgánica) y hace que Ruppia acabe dominando la comunidad bentónica a principios de verano. Durante el periodo de máxima abundancia de la fanerogama las plantas se encuentran tapizadas por diatomeas epífitas (Soler com. pers.). Tanto las macroalgas como Ruppia y las diatomeas epífitas pueden competir por los nutrientes disueltos con el fitoplancton, que en ese periodo presenta valores mínimos de biomasa (<1 mg Clorofila m^{-3}). La desaparición total de Ruppia al final del verano coincide con un nuevo aumento de la biomasa fitoplanctónica (10-20 mg Clorofila m^{-3}), aunque no alcanza concentraciones de clorofila tan espectaculares como los registrados tras las entradas de agua dulce. Este efecto revela el control sobre la concentración de nutrientes disueltos que realizan los productores bentónicos, y probablemente los epífitos asociados, en su época de máxima abundancia.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

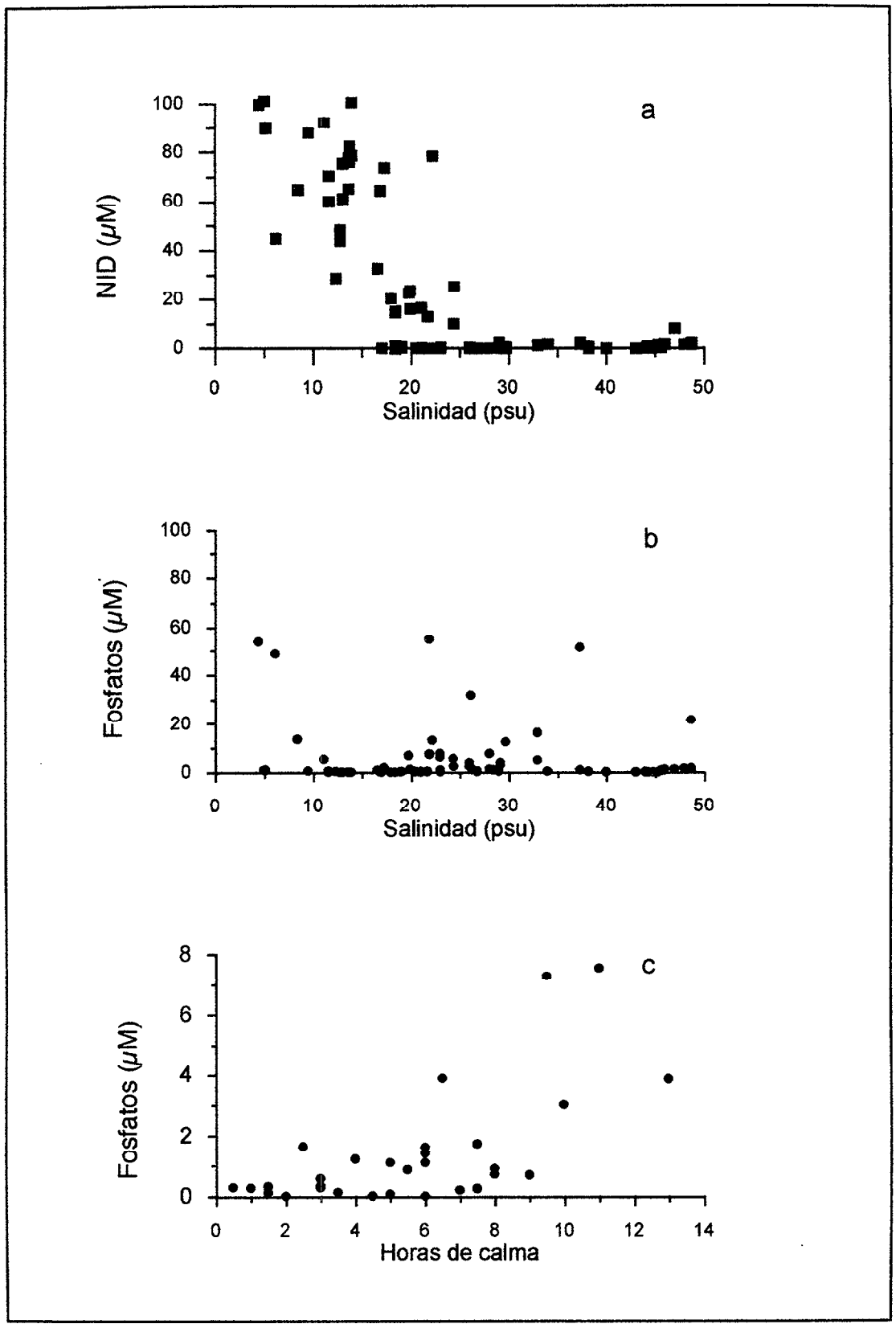


Figura 10.- Representación de la concentración del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) (a), y de los fosfatos (b) frente a la salinidad, y de los fosfatos frente a las horas de viento <1 m/s en las 24 horas anteriores al muestreo (c).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

SUCESIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES DE PRODUCTORES PELÁGICOS Y BENTÓNICOS

La sucesión entre comunidades dominadas por *Ruppia maritima* y el fitoplancton, asociada a las entradas efímeras de agua dulce, ha sido descrita anteriormente por Flores-Verdugo *et al.* (1988) en una laguna costera tropical en Méjico. En la Charca de Maspalomas se constata que la sucesión se produce debido al ciclo vital de *R. maritima*, aún cuando durante un año no haya entradas significativas de agua dulce que hagan crecer desmesuradamente la comunidad fitoplanctónica. No se han encontrado fenómenos de extinción de la comunidad bentónica debido a incrementos en la comunidad pelágica, quizá debido a que las épocas de entrada de nutrientes disueltos (lluvias) no coinciden con el máximo desarrollo de *R. maritima* (Verano).

A pesar de las enormes concentraciones de clorofila fitoplanctónica que se han medido durante el estudio, en ningún caso aparecen anoxias, ni disminuciones significativas de oxígeno tras un florecimiento fitoplanctónico. Además es poco verosímil que estas concentraciones sean superadas, dado que los nutrientes están asociados a las entradas de agua dulce, y el año del estudio fue uno de los más lluviosos en los últimos 30 años. En base a lo anterior se puede desestimar la hipótesis sostenida por diversos autores sobre las anoxias producidas por la demanda de oxígeno que generan las concentraciones altas de fitoplancton. En cambio el estudio de los nutrientes ha evidenciado que las situaciones de anoxia pueden liberar fosforo del sedimento y permitir un incremento de la concentración de clorofila fitoplanctónica posterior a la anoxia, lo cual explicaría las altas concentraciones medidas por diversos autores después de las anoxias (Llinás *et al.* 1986, Ojeda y O'Shanahan 1991, Basterretxea y van Lenning 1995b). Otra prueba a favor de que las altas concentraciones fitoplanctónicas son producto y no causa de las anoxias son las elevadas demandas de oxígeno pelágicas encontradas por Llinás *et al.* (1986) y Basterretxea y van Lenning (1995a) tras las anoxias, más características de una comunidad fitoplanctónica en las fases iniciales de crecimiento que en senescencia (Odum 1969).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

CICLO DE LA MATERIA ORGÁNICA

Puesto que los productores bentónicos eran el objetivo principal de otro estudio que se realizó simultáneamente en la Charca (Soler 1997), no se previó ningún tipo de estimación de abundancia de las fanerógamas. Finalmente, en ese estudio no se presentaron datos de la biomasa de los productores bentónicos, por lo que no se conoce con precisión el máximo que alcanzó *Ruppia maritima*. Sin embargo, ya que en el periodo de máxima biomasa las plantas cubrían la práctica totalidad de la Charca, y alcanzaban la superficie del agua formando unas densas matas que hacían difícil el muestreo, no es aventurado asumir que la biomasa máxima de Ruppia debió ser del orden de varios cientos de gramos de peso seco por metro cuadrado. Esta estimación está basada en datos bibliográficos de las biomasas máximas alcanzadas por Ruppia spp. en varias charcas litorales (Singleton 1951, Grontved 1958, Muus 1967, Edwards 1978, Heitzman 1978, Verhoeven 1980a, Harlin y Thorne-Miller 1981, Harrison 1982, Swiderek 1982, Pulich 1985 y Flores-Verdugo *et al.* 1988).

Unos valores tan considerables de biomasa, hacen esperar que la evolución anual de la materia orgánica detrítica esté influenciada por el ciclo de crecimiento de *Ruppia maritima*. Barnes (1959) afirma que en lagos someros y ríos pantanosos los macrófitos suponen la máxima contribución al detrito, puesto que son los mayores productores de biomasa vegetal. Las observaciones en la Charca concuerdan con esta afirmación ya que, coincidiendo con la degradación de los macrófitos en otoño, se incrementa de forma sustancial la concentración de carbono orgánico particulado (COP) en suspensión (Figura 11b). A pesar de que cabría esperar una tendencia similar para el carbono orgánico disuelto (COD), los incrementos en la concentración del COD se producen solamente en las épocas de alta biomasa de *R. maritima*, indicando que los procesos de exudación producen acumulaciones mayores de COD que los de lixiviación (figura 11a). Tanto el carbono procedente de la exudación como el procedente de la lixiviación se consideran formas lábiles de carbono orgánico disuelto (Lindell *et al.* 1995), su acumulación se considera poco común, y se atribuye

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Periodo de tiempo	Sedimentación (mg m^{-2} d^{-1})	N Sedimentado (mg m^{-2} d^{-1})	C Sedimentado (mg m^{-2} d^{-1})
14/1/96 - 14/2/96	60360	248.2	1311.3
14/2/96 - 14/3/96	27260	104.5	580.3
14/3/96 - 11/4/96	160	1.3	8.7
11/4/96 - 7/5/96	630	1.9	12.1
7/5/96 - 13/6/96	570	1.9	8.9
13/6/96 - 18/7/96	240	1.1	6.9
18/7/96 - 13/8/96	210	2.3	14.5
13/8/96 - 17/10/96	170	1.9	10.2
17/10/96 - 14/11/96	150	2.1	9.2

Tabla 1.- Datos de cantidad total de material sedimentado (orgánico e inorgánico), nitrógeno orgánico y carbóno orgánico en cada uno de los periodos en los que se colocó la trampa de sedimentos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

a controles predatorios sobre las bacterias (Wright 1988, Søndergaard *et al.* 1995). Desde este punto de vista, inexistencia de acumulaciones en los periodos de degradación de *R. maritima* puede deberse a que la comunidad bacteriana bentónica presenta una mayor eficiencia, o se ejerce sobre ella un control predatorio menor.

En cuanto al detrito del sedimento, la sedimentación de carbono orgánico se duplica entre los meses de julio y octubre (tabla 1). Probablemente, la cantidad de carbono orgánico que llega al sedimento sea muchísimo mayor, ya que la trampa de sedimentos recoge tan solo el material de pequeño tamaño, y no tiene en cuenta los fragmentos grandes de plantas muertas que se van depositando en el fondo. A pesar de ello los valores entre julio y octubre son los más altos del año, si no se consideran los datos iniciales que están influenciados por los lodos arrastrados en las avenidas del barranco.

En la variación anual de las distintas formas de carbono detrítico se aprecia la influencia del ciclo de *Ruppia maritima*. Esto hace suponer que la demanda de

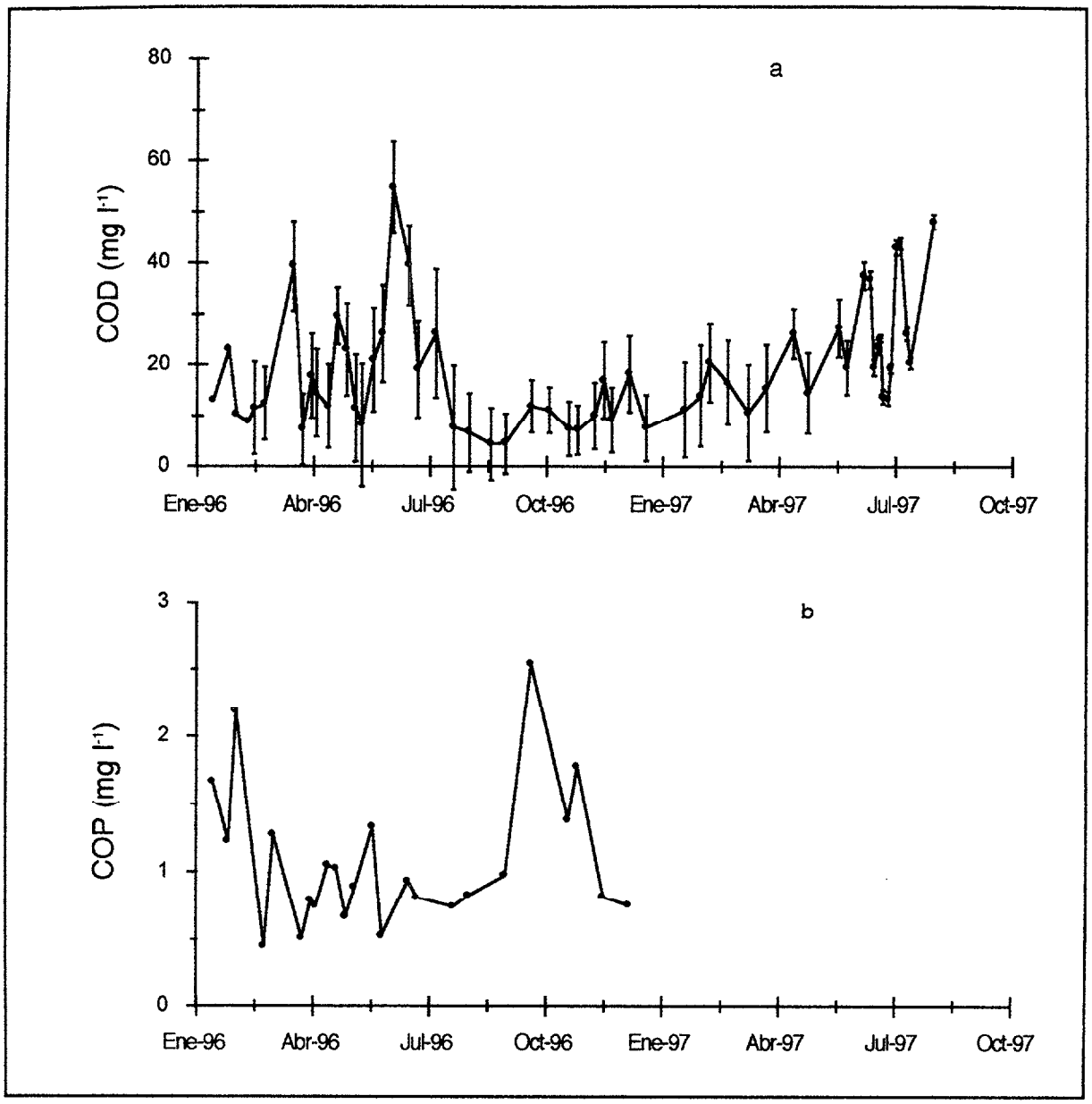


Figura 11.- Representación gráfica de la evolución temporal del carbono orgánico disuelto (COD, en la gráfica a) y carbono orgánico particulado (COP, en la gráfica b). Las barras muestran en intervalo de confianza del 95%.

oxígeno, y por tanto la evolución de la concentración de oxígeno disuelto se verá influenciada de la misma manera.

DEMANDA BIOLÓGICA DE OXÍGENO Y ANOXIAS

El oxígeno disuelto (OD) muestra concentraciones cercanas a la saturación hasta el mes de abril, seguidas por una brusca y breve disminución, y posteriormente dos periodos de sobresaturación (Fig. 6c). Las sobresaturaciones están sin duda

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

relacionadas con la enorme biomasa de *Ruppia maritima* que había entre mayo y julio. Tras la segunda sobresaturación (julio de 1996) las concentraciones de OD disminuyeron hasta alcanzar un mínimo de 4 mg O_2 l^{-1} en octubre, coincidiendo con el final del proceso de degradación de Ruppia. El oxígeno disuelto se recuperó durante el invierno siguiente y en la primavera de 1997 comenzó a disminuir, dando como resultado concentraciones de oxígeno extraordinariamente bajas en junio de 1997 (< 1.5 mg O_2 l^{-1}), acompañadas de la aparición de peces muertos.

Las oscilaciones del oxígeno disuelto en la columna de agua muestran que *Ruppia maritima* juega un papel fundamental en la aparición de anoxias, aunque no las explica por completo. Las mayores mortandades de peces hasta la fecha se han producido en abril-mayo, antes de la fase de degradación de *R. maritima*, exceptuando la acaecida en julio de 1997. En la gráfica de la evolución de la concentración de oxígeno (Figura 6c) se aprecia también cierta disminución en abril-mayo de 1996 y 1997 en las fechas en las que se produjeron anoxias en años anteriores, pero que no se corresponden con las épocas de mayor disponibilidad de material detrítico. Todo ello demuestra que las anoxias no son únicamente el resultado de un incremento en la demanda de oxígeno, sino que concurren otros factores en la alteración del equilibrio del oxígeno disuelto.

LA INFLUENCIA DEL VIENTO EN LAS ANOXIAS

Dado que la producción y respiración de los productores primarios no parece explicar por completo la generación de anoxias, esto nos conduce a considerar los procesos de intercambio atmosférico como factor importante. Tal y como ya se ha discutido en la introducción, el intercambio atmosférico es un fenómeno físico que se ve altamente influenciado por el viento. Para determinar la importancia del viento en la concentración de oxígeno disuelto en la Charca se calculó la correlación entre las horas de calma (viento < 0.5 m/s en las veinticuatro horas anteriores al momento del muestreo) y la concentración de oxígeno disuelto (Tabla 2). Cuando se calcula la

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

	Variables	Periodo de tiempo	r^2	r^2 ajustada	Correlación Significativa
Correlaciones para todo el muestreo	Viento	Todo el muestreo	0.077	0.051	No
	COD	Todo el muestreo	0.073	0.053	No
	COP	Todo el muestreo	0.205	0.163	Si
	Viento, COD	Todo el muestreo	0.598	0.570	No
	Viento, COP	Todo el muestreo	0.485	0.297	No
	COD, COP	Todo el muestreo	0.205	0.117	No
	Viento, COD, COP	Todo el muestreo	0.685	0.448	No
Periodos parciales	Viento	Julio 1996 - Dic 1996	0.104	0.029	No
	Viento	Enero 1997 - Mayo 1997	0.271	0.190	No
	Viento	Junio 1997 - Julio 1997	0.168	0.092	No
	Viento, COD	Julio 1996 - Dic 1996	0.685	0.448	No
	Viento, COD	Enero 1997 - Mayo 1997	0.801	0.715	Si
	Viento, COD	Junio 1997 - Julio 1997	0.638	0.494	No

Tabla 2.- Datos de las correlaciones simples y multiples entre la concentración de oxígeno y: (a) las horas de viento < 0.5 m/s durante las veinticuatro horas precedentes al muestreo, (b) la concentración de COP y (c) de COD, para diversos periodos de tiempo.

correlación entre estas variables durante todo el muestreo (en realidad durante el periodo del que hay datos de viento disponibles, entre julio de 1996 y julio de 1997) el porcentaje de variabilidad explicada por el viento es del 8% (r^2 = 0.077). Esta baja correlación parece indicar que la influencia del viento en la concentración de oxígeno disuelto no es muy grande. De igual forma la correlación entre la concentración de oxígeno disuelto frente al detrito disuelto, y al detrito particulado, da como resultado valores bajos de variabilidad explicada (r^2 = 0.073 y 0.205 respectivamente).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

La escasa correlación obtenida para el periodo completo contrasta con las altas correlaciones que se obtienen dividiendo el periodo en tres partes. La variabilidad explicada por el viento es algo mayor en julio y diciembre de 1996 (10.4%), más del doble entre junio y julio de 1997 (16.8%) y casi cuatro veces más en el periodo comprendido entre enero y mayo de 1997 (27.1%). Este análisis muestra que para obtener una buena correlación entre el viento y el oxígeno disuelto es necesario estudiar periodos de tiempo cortos, en los cuales el resto de las variables que afectan al equilibrio del oxígeno en el agua sean relativamente constantes. Este resultado es coherente con los estudios sobre la influencia de la velocidad del viento en el oxígeno disuelto en otras lagunas eutróficas, en los que se obtienen buenas correlaciones para periodos de tiempo muy cortos (Mandejian *et al.* 1987, Tournier *et al.* 1990, Cioffi *et al.* 1995).

De la misma forma se aprecia que al realizar correlaciones múltiples con los periodos de calma, la concentración de carbono orgánico disuelto y la de carbono orgánico particulado frente a la concentración de oxígeno disuelto la variabilidad explicada mejora sensiblemente (r^2 = 0.685). También en este caso los resultados son todavía mejores si se realizan los cálculos dividiendo el estudio en varios periodos. Estos resultados refuerzan la hipótesis de que la evolución de la concentración de oxígeno disuelto a medio y largo plazo es consecuencia de multiples factores.

Con el fin de caracterizar las variaciones de oxígeno en escalas temporales menores se realizó un muestreo de 24 horas el 29 de julio de 1997 (Figura 12). En él se realizaron medidas horarias de oxígeno para compararlas con la velocidad media del viento registrada cada 30 minutos en la estación meteorológica de UNELCO en el faro de Maspalomas. Durante el ciclo se aprecia cómo la concentración de oxígeno disuelto alcanza sus valores mínimos durante la noche y se recupera durante el día. Estos resultados explican que se encuentren concentraciones de oxígeno elevadas, al muestrear tras una muerte de peces (Llinás *et al.* 1986, Ojeda y O'Shanahan 1991,

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

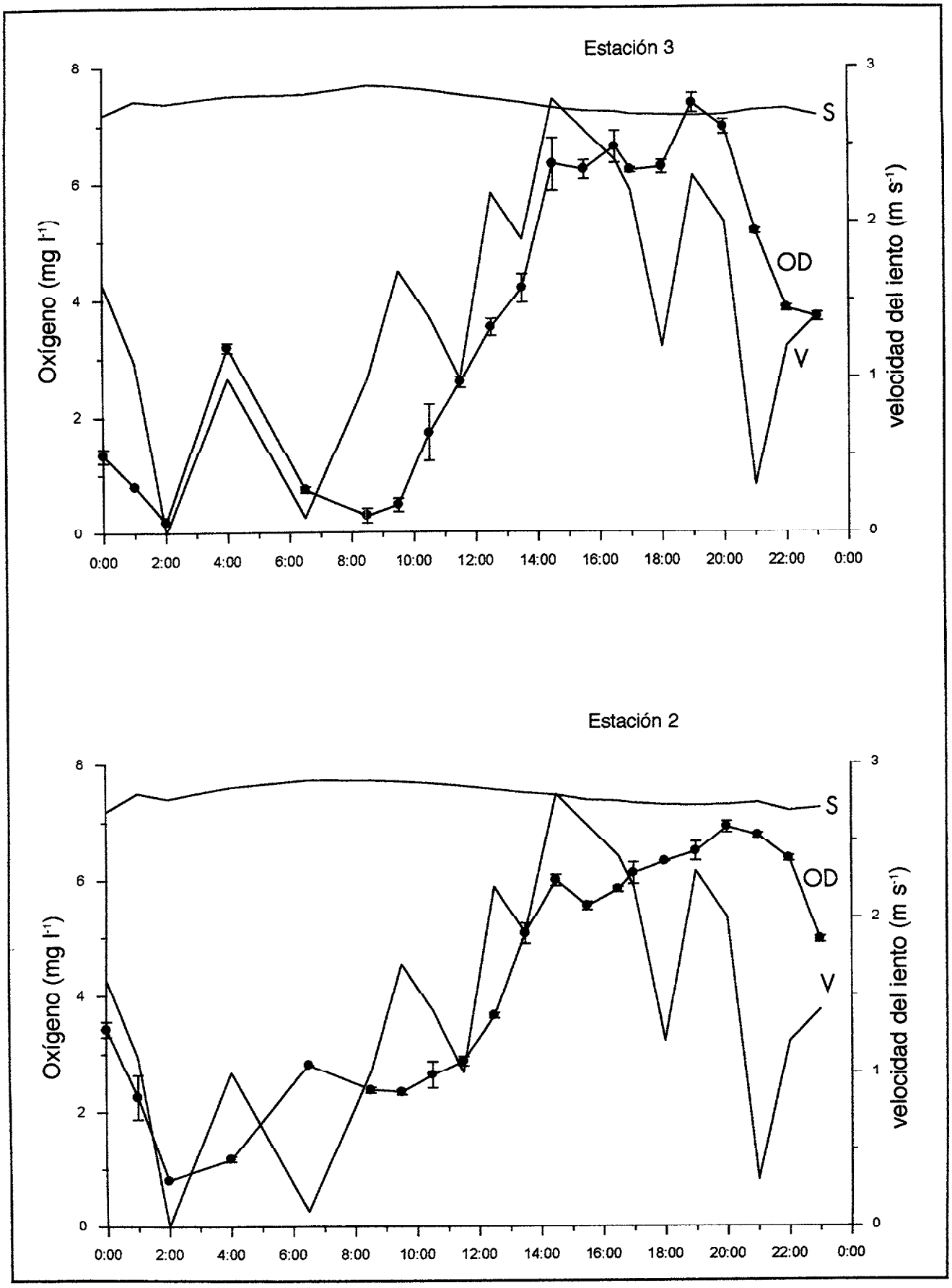


Figura 12.- Ciclo de 24 horas (29/07/97) de la concentración de oxígeno disuelto (OD, línea con puntos), de la solubilidad del oxígeno en el agua (S, línea sin puntos) , y de la velocidad del viento (V, línea sin puntos)en dos estaciones de muestreo de la Charca de Maspalomas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Basterretxea y van Lenning 1995 a y 1995b), ya que la concentración de oxígeno disuelto puede variar entre la anoxia y la saturación en el plazo de horas.

En ambas estaciones (Figura 12) se aprecia que la reoxigenación del agua comienza a primeras horas de la mañana, mostrando un rápido incremento de la concentración de oxígeno, que se ralentiza al llegar a las concentraciones de saturación. Es de suponer que hasta ese momento han actuado simultáneamente los aportes atmosféricos junto con los aportes por producción primaria (durante la realización del ciclo Ruppia marítima había desaparecido y se midieron 15 mg Chla m^{-3} fitoplanctónica). A partir de la saturación cesan los aportes atmosféricos, y si el oxígeno disuelto sigue en aumento se debe exclusivamente a los aportes fotosintéticos. Solamente un dato de la concentración de oxígeno supera ligeramente la saturación en la estación 3. Esto parece indicar que el efecto de aporte de oxígeno por fotosíntesis no es muy grande, pero no puede afirmarse con seguridad ya que coincide con un periodo de viento relativamente fuerte, y se puede establecer un flujo de salida de oxígeno hacia la atmósfera. Si bien en este caso la producción primaria no se revela muy determinante en la concentración de oxígeno disuelto, hay que considerar que en otras situaciones (como en el máximo desarrollo de *Ruppia maritima*) la capacidad de producción de oxígeno por fotosíntesis es mucho mayor.

En cualquier caso, lo fundamental de estos resultados es que las variaciones diarias de oxígeno disuelto son muy intensas, pudiendo ir de la anoxia a la sobresaturación en pocas horas. Esto implica que los procesos de transferencia atmosférica, respiración y producción primaria deben ser muy intensos. Por lo tanto, para valorar la posibilidad de aparición de anoxias en la Charca de Maspalomas no es suficiente realizar un seguimiento tomando una muestra al día, sino que es necesario realizar ciclos de muestreo de 24 horas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Los datos de evolución de la concentración de oxígeno disuelto a lo largo de ciclos de 24 horas también pueden utilizarse para realizar estimaciones de la tasa respiratoria de la Charca. Sargent y Austin (1949), Odum y Odum (1955), Odum (1956) y Odum y Hoskin (1958) han usado los ciclos diarios de oxígeno disuelto en masas de agua en movimiento para estimar la respiración comunitaria. Welch (1968) adaptó este método de "aguas libres" para estimar la respiración en comunidades de aguas estancadas. Usando este método, la disminución observada en la concentración de oxígeno disuelto en un intervalo de tiempo, es función de la respiración y la reaireación. Para evitar abordar la complejidad de los cálculos de la transferencia de oxígeno desde la atmósfera, se realiza la estimación de la respiración cuando la concentración de oxígeno disuelto esta cercana a la saturación, y por tanto la transferencia de oxígeno desde la atmósfera es mínima. Fast *et al.* (1988) introdujeron el método de la tangente para estimar la tasa respiratoria en charcas y lagunas. Este método ajusta una curva parabólica a los datos de oxígeno disuelto, y calcula la tangente a la parábola en el punto que esta alcanza el valor de 100% de saturación. Este método está limitado a los casos en los que la concentración de oxígeno disuelto disminuye por debajo de la saturación durante la noche.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

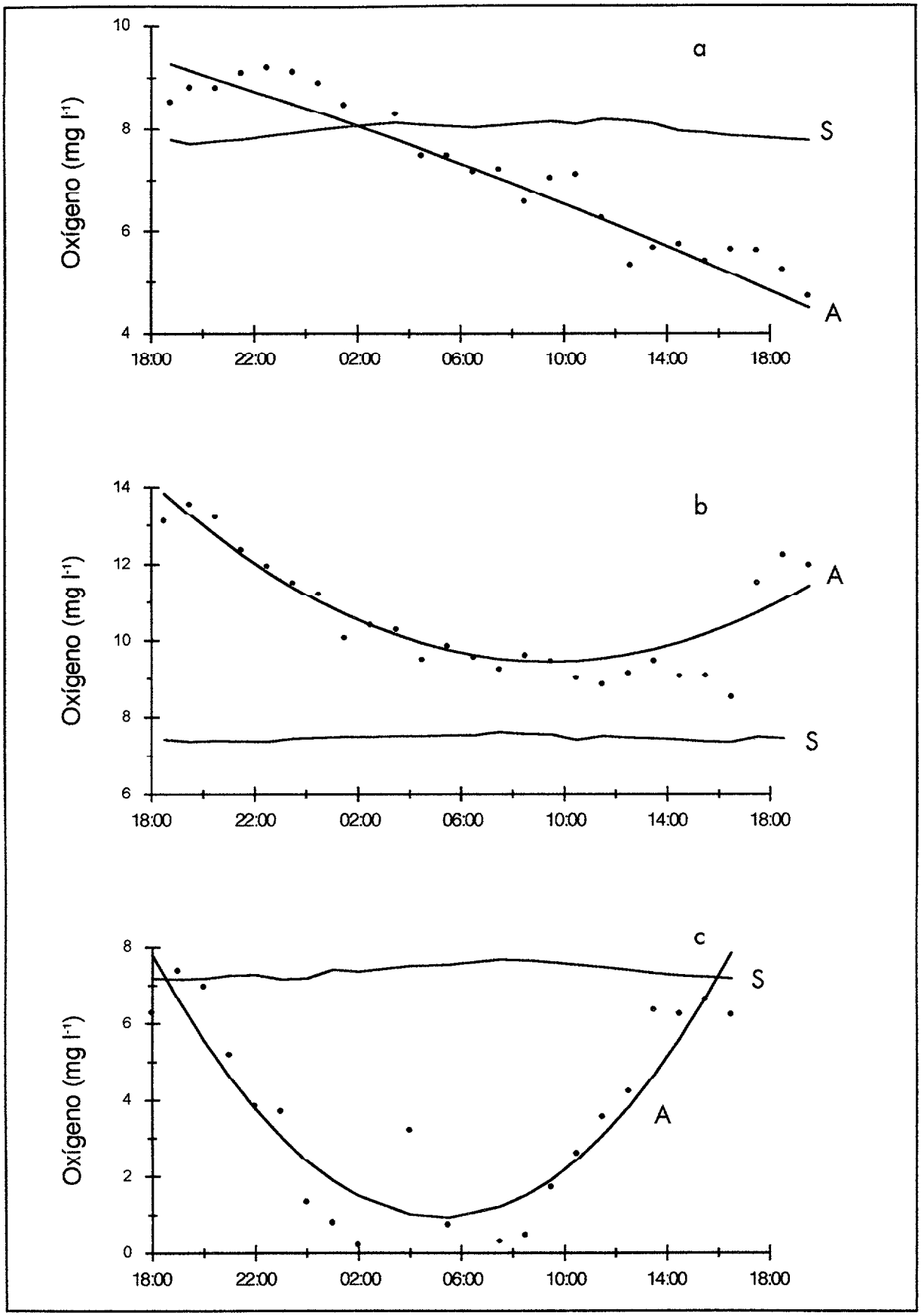
De los tres ciclos diarios de concentración de oxígeno disuelto medidos en la charca de Maspalomas (Fig. 13), solamente en un caso (Fig. 13b) no es posible utilizar el método de la tangente, dado que la concentración de oxígeno no alcanzó concentraciones subsaturantes. El primer ciclo corresponde a un periodo de estratificación durante el cual una intensa picnoclina separaba el agua superficial de la profunda. La capa de agua profunda estaba saturada de oxígeno, probablemente debido a la presencia de *Ruppia maritima* en el fondo. La evolución de la concentración de oxígeno no muestra un patrón cíclico, quizá debido a un fenómeno previo de mezcla que sobresaturará el agua superficial. Pero a pesar de ello es posible calcular la respiración por el método de la tangente, utilizando únicamente los datos correspondientes a la capa de agua superficial. La respiración calculada de esta forma se deberá al sistema pelágico, y el resultado obtenido es 0,2 mg O_2 l^{-1} h^{-1}.

El segundo ciclo representado (Fig. 13b) corresponde a una época en la cual el lecho de *Ruppia maritima* estaba bien desarrollado y generaba una enorme cantidad de oxígeno por fotosíntesis. La cantidad de oxígeno aportada al agua por *Ruppia marítima* fue tan grande que a pesar de que la concentración de oxígeno disuelto disminuyó durante la noche casi 5 mg l^{-1}, no fue suficiente para que la concentración de oxígeno cayera por debajo de la saturación. Esto hace imposible estimar la respiración por el método de la tangente.

El último ciclo (Fig. 13c) caracteriza la anoxia acaecida a finales del verano de 1997, en él se puede apreciar como durante la noche la concentración de oxígeno disuelto disminuye hasta valores próximos a cero. En este caso el resultado obtenido por el método de la tangente es 1,14 mg O_2 l^{-1} h^{-1}. A pesar de que no es posible calcular la respiración en el segundo ciclo, sin duda es menor que en el tercero, a juzgar por la disminución de oxígeno durante la noche, que es sensiblemente menor en el segundo ciclo que en el tercero. Este efecto confirma la hipótesis de la variación de la demanda de oxígeno a lo largo del año y pone de manifiesto que las entradas de oxígeno (viento y producción primaria) necesarias para mantener el equilibrio son diferentes a lo largo del año.

La demanda de oxígeno pelágica calculada por este método es similar a las encontradas por Llinás et al. durante la anoxia de 1986 (0,2 - 0,6 mg O_2 l^{-1} h^{-1}) y Basterretxea y van Lenning en la anoxia de 1995 (0,3 mg O_2 l^{-1} h^{-1}). Pero la demanda de oxígeno encontrada durante la anoxia de 1997 es entre dos y cuatro veces mayor. Lo cual indica la importancia de la demanda de oxígeno bentónica en las anoxias.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 13.- Ciclos de 24 horas de la concentración de oxígeno disuelto (puntos), el ajuste parabólico a la concentración de oxígeno por el método de mínimos cuadrados (A) y la solubilidad del oxígeno en el agua (S). La primera gráfica (a) corresponde a la capa superficial en un fenómeno de estratificiación (17/4/96), la segunda (b) una etapa de abundancia de Ruppia (19/6/96) y la tercera (c) caracteriza una época de anoxia (29/7/97).

Conclusiones

El estudio de las causas desencadenantes de las anoxias aporta diversos aspectos interesantes a la investigación de las mortandades de peces que se viene produciendo en la charca de Maspalomas, así como al funcionamiento general del ecosistema.

Cabe destacar en primer lugar la alta variabilidad, tanto horizontal como vertical, encontrada especialmente en las épocas en las que se intensifica la entrada de agua dulce, así como la variabilidad circadiaria. Las entradas de agua dulce hacen que la Charca se comporte más como un estuario, y como resultado aparecen gradientes de diversas propiedades. Este efecto debe ser considerado a la hora de planificar futuros muestreos. Es necesario establecer diferentes estaciones de muestreo a lo largo del eje norte-sur de la Charca, además de realizar medidas en toda la columna de agua, o al menos en la parte superficial y la profunda. De igual forma sería aconsejable que las medidas de oxígeno disuelto caracterizaran la variabilidad diaria que puede sufrir este parámetro.

A la luz de los datos aportados se puede asegurar que las entradas de agua dulce a la charca son una fuente de contaminación, debido a su alto contenido en nutrientes. Las enormes cantidades de nutrientes aportados por las entradas de agua dulce son, presumiblemente, las responsables de los desequilibrios que viene registrando el ecosistema.

Se aprecia que los ciclos de producción del ecosistema están sobredimensionados a causa del exceso de nutrientes, de forma que siempre hay concentraciones anormalmente altas de biomasa o detrito, ya sea en el sistema pelágico o en el bentónico. El ciclo anual de la materia orgánica detrítica en el ecosistema está estrechamente vinculado a los ciclos de producción, y por esta causa las diferentes formas del detrito alcanzan también concentraciones muy elevadas. Aunque en último

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

término este detrito acabe por sedimentarse, dejando así de ser una fuente de nutrientes para el sistema pelágico, los nutrientes presentes en el detrito pueden volver a entrar en el ecosistema debido a procesos de resuspensión de sedimento, infiltración de agua a través del mismo, o al ser utilizados por *Ruppia maritima* en años sucesivos. Es preciso señalar también la enorme acumulación de materia orgánica disuelta que se produce, coincidiendo con el crecimiento de *Ruppia maritima*, mientras que no se acumulan cantidades similares en el proceso de senescencia.

En cuanto a las anoxias, se puede concluir que la concentración de oxígeno disuelto es el resultado de la interacción compleja entre la demanda de oxígeno bentónica, la producción primaria, la concentración de detrito y la velocidad del viento. Los datos disponibles permiten rechazar la hipótesis de que las anoxias son causadas exclusivamente por una excesiva biomasa de fitoplancton. Por el contrario, se puede afirmar que las elevadas biomasas fitoplanctónicas que han sido encontradas asociadas a los fenómenos anóxicos, son la consecuencia de la liberación de fosforo desde el sedimento producida por la falta de oxígeno.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Capítulo III

Propuesta y análisis de un modelo de la red trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Introducción

Como ya se ha mencionado, los términos eutrófico y oligotrófico se introdujeron originalmente para calificar ecosistemas acuáticos más o menos ricos en nutrimento. El aporte excesivo de nutrientes es el fenómeno causativo de la eutrofización, pero esto no implica que la eutrofización dure mientras exista aporte de nutrientes, o que deba existir una elevada concentración de nutrientes disueltos para poder considerar a un ecosistema eutrofizado. A pesar del uso generalizado del término eutrofización en los últimos 40 años parece que todavía existe cierta confusión entre los índices, la causas, las manifestaciones y los efectos relacionados con el proceso.

Como ya se ha adelantado en la introducción, las definiciones de eutrofización contemplan un proceso que produce un desequilibrio entre la producción de materia orgánica y la disponibilidad de oxígeno para oxidarla. Tanto la producción de materia orgánica, como los aportes de oxígeno en los ecosisemas acuáticos presentan una fuerte estacionalidad. Esto hace que las definiciones deban considerarse, no como un balance instantáneo, sino como un balance que abarque un ciclo completo del ecosistema.

A la hora de cuantificar la eutrofización, la tendencia general ha sido identificar una o varias propiedades mensurables del ecosistema que sean características de su estado trófico. Así, Hutchinson (1959) basó su definición limnológica en las tasas de pérdida de oxígeno en el hipolimnion (volumen de agua aislado bajo la termoclina). Vollenweider (1982) empleó la magnitud de la entrada de nutrientes y el tiempo de residencia para realizar una clasificación de lagos según características tróficas. Peters (1986) identificó más de 30 correlaciones, como la carga de fosforo frente a la concentración de clorofila, o la producción de los peces frente a la concentración de nutrientes, que han sido usadas para clasificar ecosistemas acuáticos según sus características tróficas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Frente a la aproximación química o biológica a la cuantificación del fenómeno de la eutrofización, ha surgido una aproximación ecológica al problema, fundamentada en el concepto de ecosistema. En 1969, Odum propuso 24 atributos del ecosistema que deberían presentar una tendencia determinada en respuesta al desarrollo del mismo. En ese trabajo se plantearon las tendencias de los atributos de una forma general, sin establecer herramientas de cálculo ni límites concretos en la mayoría de los casos.

El desarrollo de un ecosistema es el proceso por el cual este pasa de una configuración inicial a otra más madura. Al someter un ecosistema a un forzamiento exterior (como la eutrofización), las configuraciones maduras son menos estables, y aparecen nuevas configuraciones caracterizadas por una menor madurez. De modo que disponiendo de una herramienta para cuantificar la estructura de un ecosistema se puede determinar la tendencia del mismo (maduración, o estrés). Esta herramienta es el análisis de redes tróficas (Network analysis), y se deriva del uso de análisis de matrices de flujos económicos (Leontief 1951, Hannon 1973). Estos análisis, junto con otra serie de algoritmos (Finn 1976, Levine 1980, Patten *et al.* 1976 y Ulanowicz y Kemp 1979) se aplican a modelos que representan los flujos tróficos de un ecosistema expresados en forma matricial. Al aplicar estas herramientas matemáticas se obtienen índices de dependencia y contribución entre componentes del ecosistema, relaciones tróficas generales, información sobre recirculación, ciclos biogeoquímicos e índices que evalúan la estructura y organización del ecosistema.

Puesto que en el estudio de los parámetros realizado en el capítulo II se encontró una gran variabilidad estacional, y dado que el análisis del esquema trófico tiene una perspectiva integradora, se estableció una estrategia de muestreo que permitiera obtener información de las principales configuraciones del ecosistema. Se planificaron tres muestreos, cada uno de ellos dirigido a caracterizar uno de los estadíos típicos que se encontraron en el seguimiento de los parámetros. El primer estadio representa

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

un ecosistema dominado por los productores bentónicos (*Ruppia maritima*), el tercero representa un ecosistema dominado por los productores pelágicos y el segundo es una configuración de transición entre los anteriores.

A pesar de que el objetivo inicial de la realización de estos tres muestreos era obtener un modelo integrado que respondiera a la estructura anual del ecosistema, una vez realizados se llevó a cabo una comparación entre la estructura y función del ecosistema en cada uno de los tres estadíos. El análisis comparativo realizado es útil para clarificar el significado de algunas de las magnitudes resultantes (Ulanowicz 1984).

El objetivo de este capítulo es conceptualizar, cuantificar y analizar el esquema trófico anual del ecosistema de la Charca de Maspalomas, así como realizar una comparación entre sus tres configuraciones más características. Los índices obtenidos del análisis del modelo anual se utilizarán para comparar el estado trófico de la Charca de Maspalomas con el de otros ecosistemas de la bibliografía.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Muestreo

Durante el período de estudio (Enero 1997- Octubre 1997) se realizaron 3 muestreos hidrográficos con toma de datos de los parámetros fisico-químicos y biológicos en la Charca de Maspalomas. Para determinar cuándo se alcanzaban cada una de las tres configuraciones descritas anteriormente, se llevó a cabo un muestreo quincenal durante todo el periodo. En este muestreo quincenal se midieron de forma rutinaria parámetros fisicoquímicos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto) y biológicos (clorofila fitoplanctónica). En base a las concentraciones de clorofila se eligieron las fechas de los tres muestreos (28-4-97, 3-7-97 y 30-9-97) dirigidos a caracterizar cada una de las configuraciones.

Tanto los datos fisico-químicos como la toma de agua se llevaron a cabo en la estación P4 (Fig. 1). La muestra de agua se tomó a una profundidad intermedia, dado que en ninguno de los muestreos se apreció estratificación. En ese mismo punto se fondeó una trampa de sedimentos cuyo contenido se recogía en cada uno de los muestreos. Las muestras de sedimento se recogieron con un recipiente de 1000 cm^3 tratando de caracterizar los dos tipos de fondo predominantes (arenoso y fangoso).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Construcción y análisis del modelo trófico

Se construyeron tres modelos tróficos, uno para cada una de las situaciones descritas anteriormente (Figuras 14, 15 y 16), en los cuales se representaron las biomasas de cada uno de los compartimentos modelizados, la intensidad de los flujos entre compartimentos, y de éstos con el exterior. Debido a la falta de estudios publicados sobre la biomasa y los intercambios de materia entre los constituyentes bióticos y abióticos de la Charca de Maspalomas (Tabla 3), en la mayoría de los casos los datos se tuvieron que obtener directamente (ver detalles en el anexo I).

Integrando las tres situaciones a lo largo del año se construyó un modelo trófico del año 1996 (Figura 17). Para estimar cuantos días se daba cada una de las tres situaciones se utilizó la concentración de clorofila fitoplanctónica. En los periodos en los que la concentración de clorofila no superaba 1 mg m^{-3} se consideró que el ecosistema se ajustaba a la estructura de dominio bentónico (primer periodo, figura 14), entre 1 y 6 mg m^{-3} se consideró que se ajustaba a la estructura de transición (segundo periodo, figura 15), y para concentraciones mayores que 6 mg m^{-3} se consideró que se ajustaba a la estructura de domino pelágico (tercer periodo, figura 16).

La red trófica se compone de 17 compartimentos (14 en el tercer estadio, debido a la desaparición de los productores primarios bentónicos), incluyendo tres componentes abióticos. Los compartimentos bioticos fueron elegidos para obtener una resolución lo más próxima al nivel de especie que los datos y la estratégia de muestreo posibilitaban (Baird y Ulanowicz 1989). Por supuesto, la identificación de los compartimentos con las especies ocurre principalmente en los niveles tróficos más altos, en los que los componentes (organismos) son macroscópicos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Parámetros	Fuente
Productores primarios pelágicos	Biomasa	Medidas de clorofila
	Producción	Porcentaje de la producción planctónica neta (método del oxígeno).
	Respiración	Porcentaje de la respiración planctónica (método del oxígeno).
	Exudación	Baird y Ulanowicz 1989
	Muerte	Jörgensen *et al.* 1991
Productores primarios bentónicos	Biomasa	Singleton 1951, Grontved 1958, Muus 1967, Edwards 1978, Heitzman 1978, Verhoeven 1980, Harlin y Thorne-Miller 1981, Harrison 1982, Swiderek 1982, Pulich 1985, Flores-Verdugo *et al.* 1988 y Betancort 1993
	Producción	Congdon et al. 1979, Pentecost 1984, Evans *et al.* 1986 y Menendez y Peñuelas 1993
	Respiración	Edwards 1978
Bacterias pelágicas	Biomasa	Contaje (epifluorescencia)
	Asimilación	Calculada de los datos de la respiración planctónica
	Respiración	Hobby y Williams 1984
Microzooplancton	Biomasa	Contaje (epifluorescencia)
	Pastaje sobre el fitoplancton y las bacterias	Fenchel 1982
	Respiración y excreción	Fenchel 1982
Mesozooplancton	Biomasa	Peso seco y CHN
	Pastaje	
	Respiración y excreción	Margalef 1983, Hobby y Williams 1984 y Jörgensen *et al* 1991
Microfauna bentónica	Biomasa y respiración	Margalef 1983
Comedores de depósito bentónicos	Biomasa	Peso seco y CHN
	Asimilación, respiración y excreción	Moreno 1996
Peces	Biomasa	Peso húmedo, Moreno com. pers.
	Dieta, consumo y asimilación	Moreno 1996
	Respiración, excreción y egestión	Moreno 1996 y Wootton 1992
Avifauna acuática	Biomasa	Censos
	Dieta	Observación directa
	Respiración, excreción y egestión	Gibbons 1989
Carbono Orgánico Disuelto	Concentración	Medidas con el analizador de carbono orgánico total
Carbono Orgánico Particulado en suspensión	Concentración	Medidas de CHN
	Sedimentación y agregación	Peterson 1984
Carbono Orgánico Particulado sedimentado	Concentración	Medidas de CHN

Tabla 3.- Resumen de las fuentes de información utilizadas para estimar valores para cada uno de los parámetros del modelo de red trófica.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

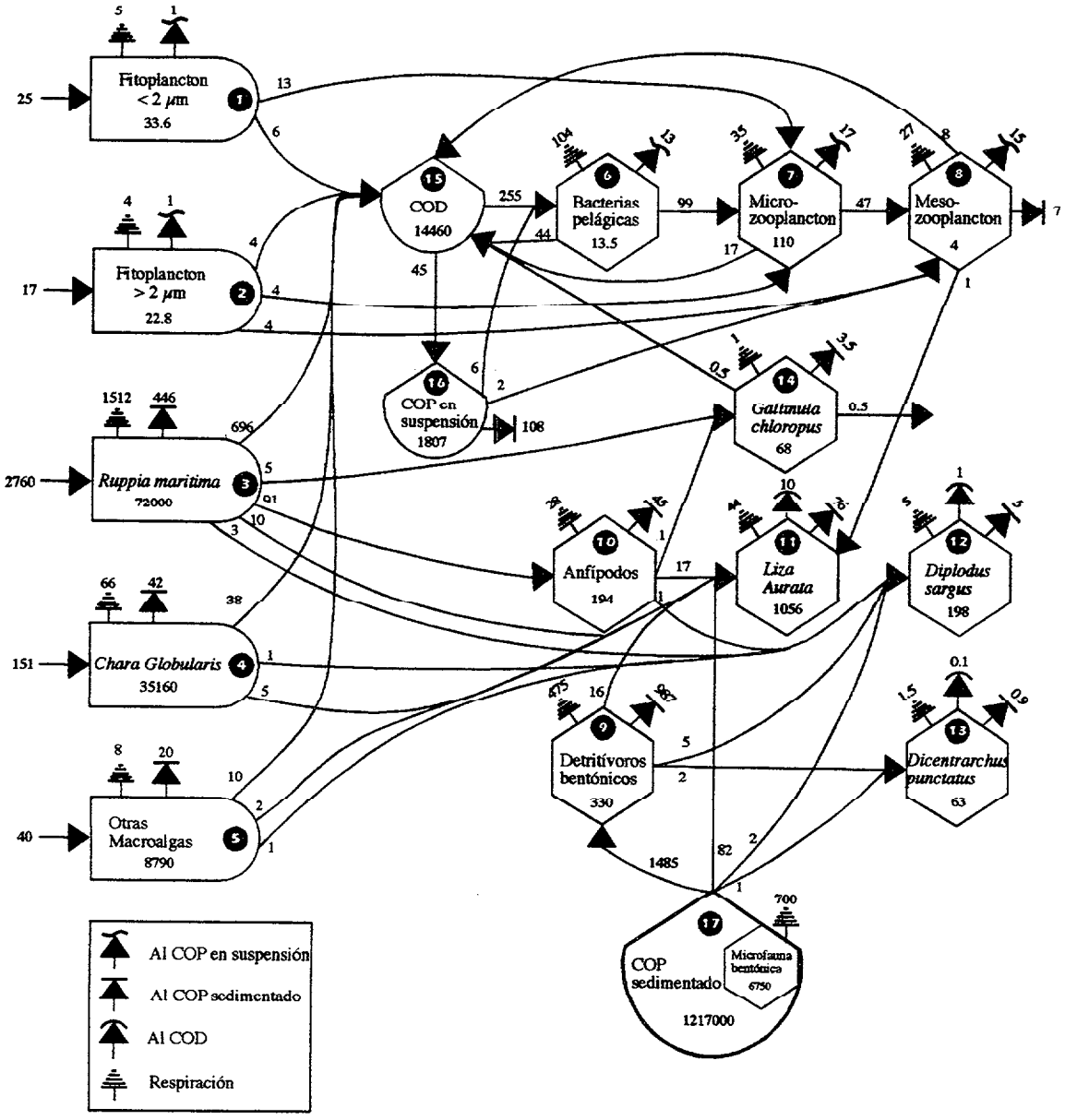


Figura 14.- Esquema del modelo de red trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas. Este modelo caracteriza la primera situación considerada (28-4-97), en la que habia un dominio de los productores bentónicos. Las biomasas están expresadas en mg C m^{-2} y los flujos en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

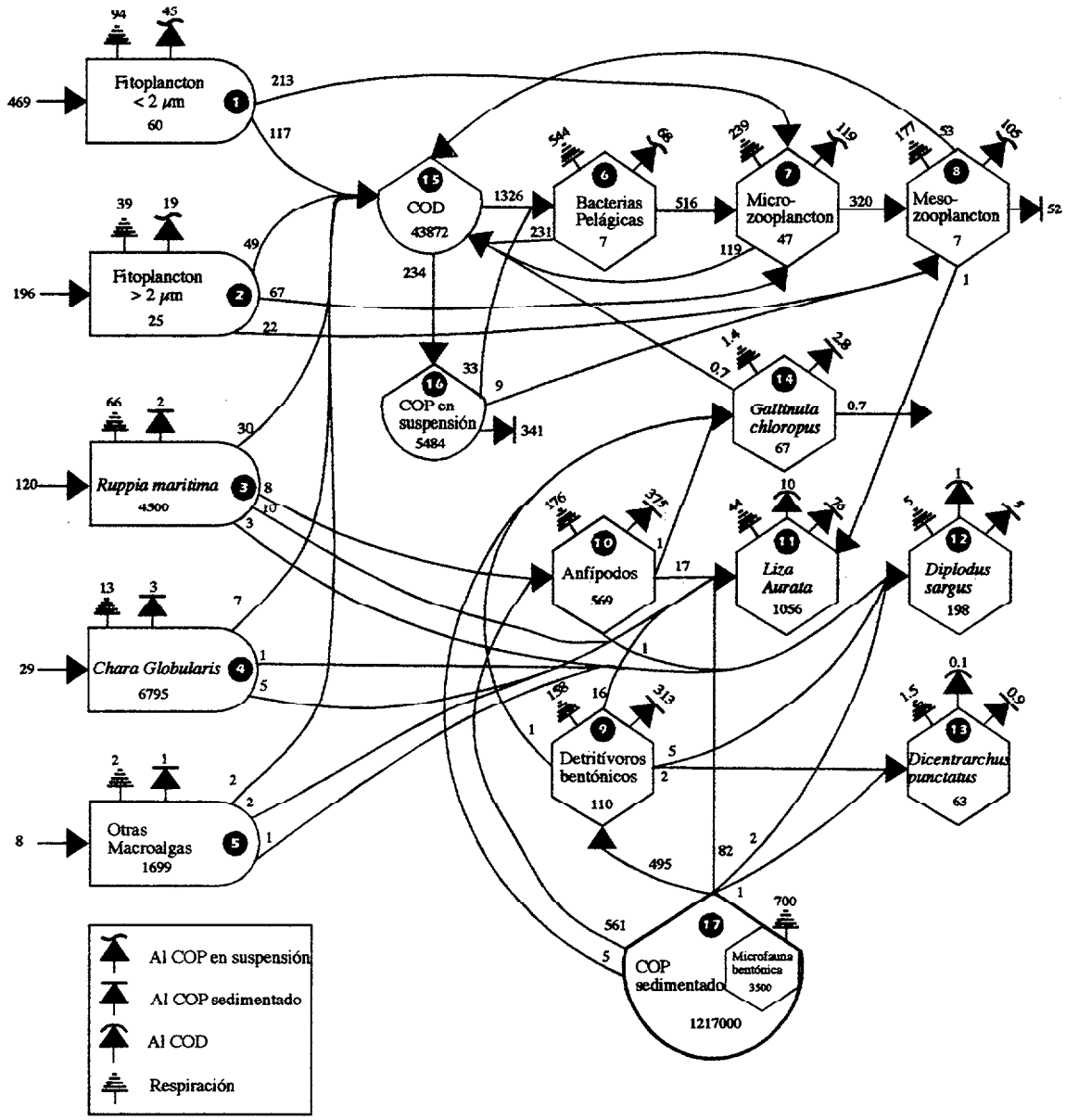


Figura 15.- Esquema del modelo de red trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas. Este modelo caracteriza la segunda situación (3-7-97), considerada como una fase de transición del domino bentónico al pelágico. Las biomasas están expresadas en mg C m^{-2} y los flujos en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

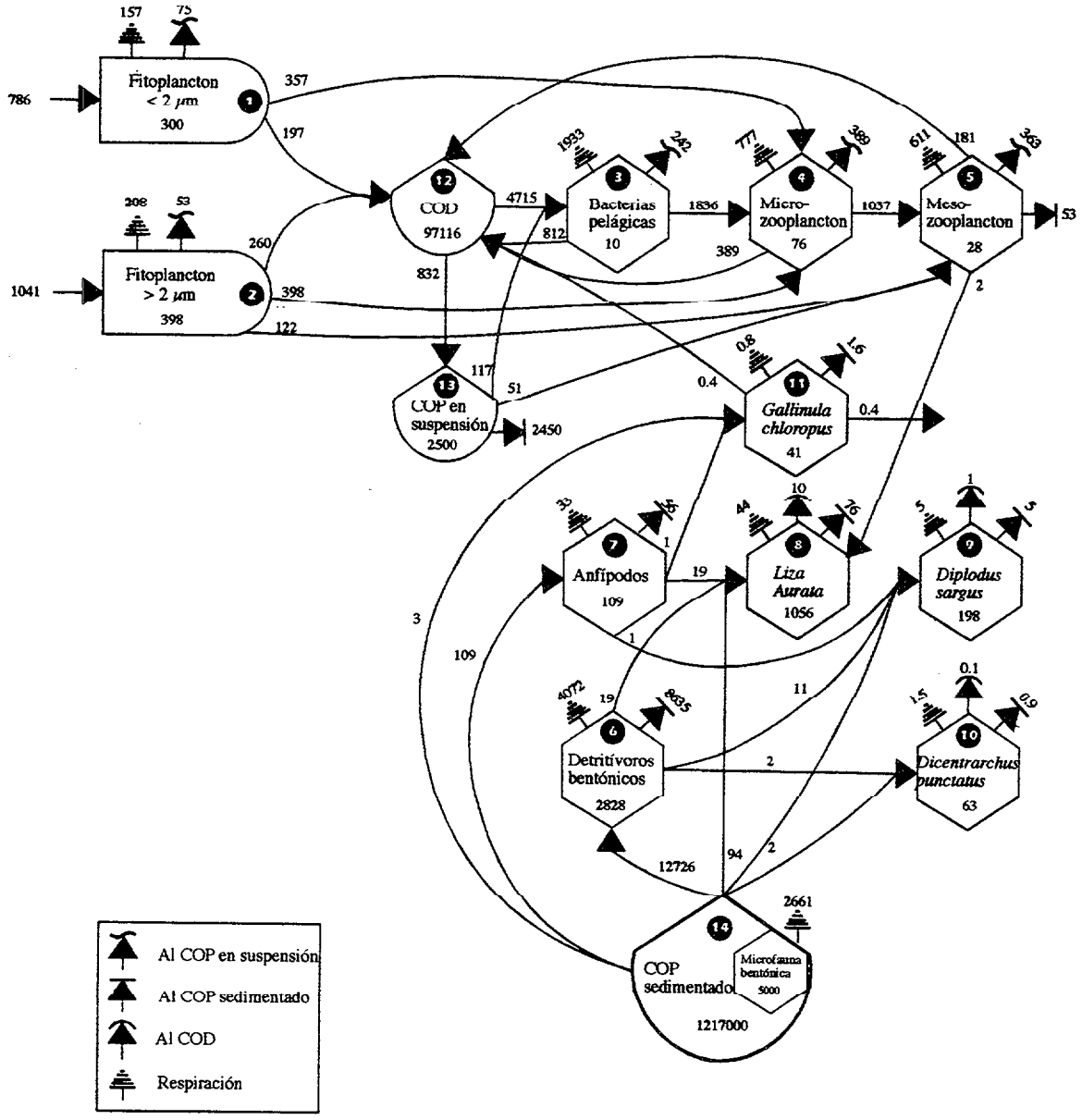


Figura 16.- Esquema del modelo de red trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas. Este modelo caracteriza la tercera situación (30-9-97), que consiste en la desaparición de los productores bentónicos y un domino de los pelágicos. Las biomasas están expresadas en mg C m^{-2} y los flujos en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

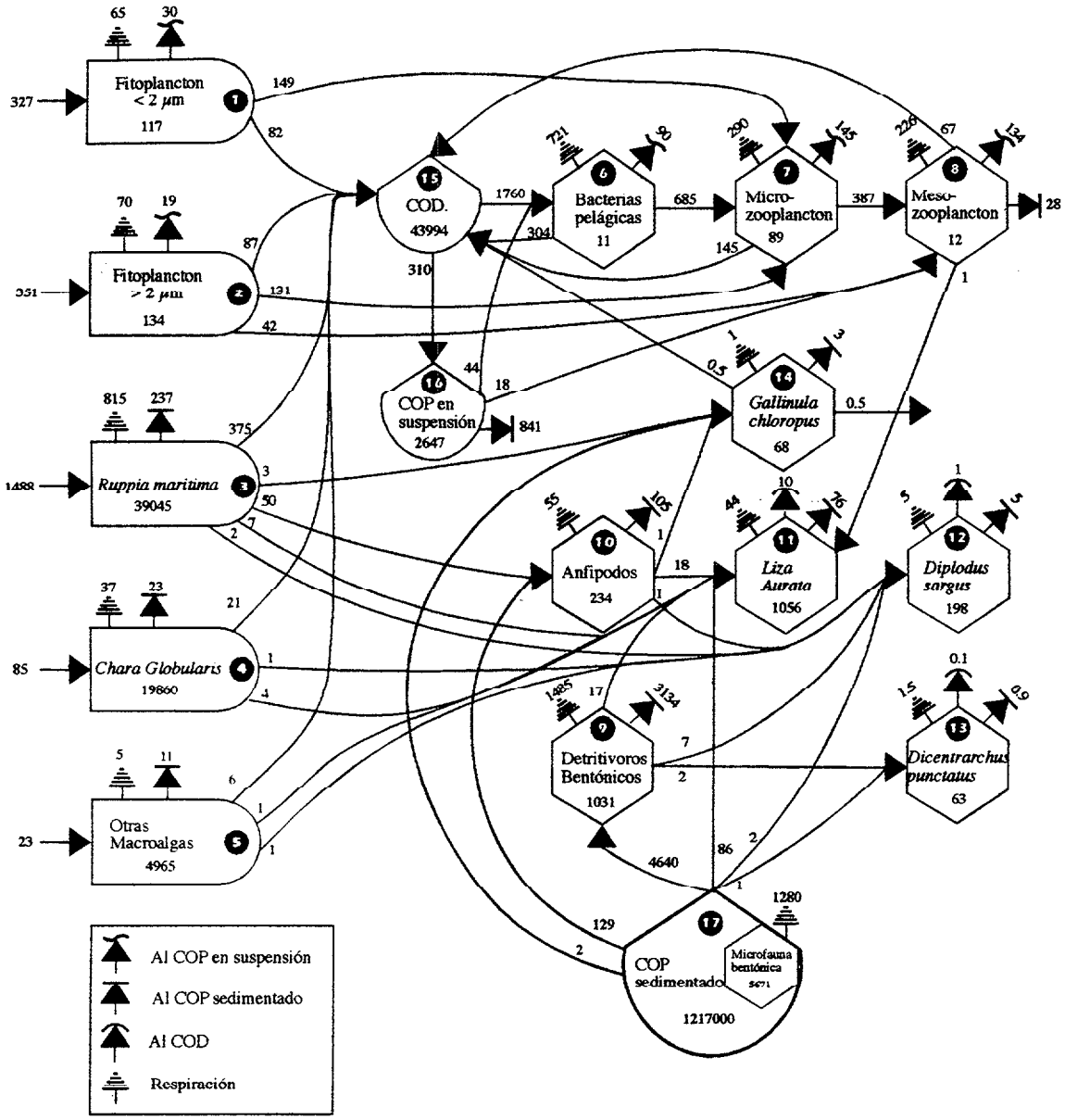


Figura 17.- Modelo de red trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas. Este modelo representa las relaciones tróficas integradas para el año 1996. Las biomasas son el promedio anual, y están expresadas en mg C m^{-2} y los flujos en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Los balances de carbono fueron construidos para cada compartimento de acuerdo con la ecuación:

$$C = P + R + E + Ex$$

Donde C es el consumo, P la producción, R la respiración, E la egestión y Ex la excreción o exudación (Crisp 1971, Baird y Ulanowicz 1989). La exudación de los productores primarios se consideró la mayor fuente de carbono orgánico disuelto (COD) de acuerdo con Valiela (1984) y Baird y Ulanowicz (1993), y en consonancia con los resultados del estudio previo realizado en la Charca.

Una vez construidos los cuatro modelos se realizó un análisis de las relaciones tróficas, la recirculación de materia y la estructura de las conexiones usando algoritmos descritos por Ulanowicz (1983, 1986) y Kay *et al.* (1989). Las relaciones entre un par cualquiera de componentes del sistema son estimadas mediante el cálculo del flujo total en la inversa de Leontief (Leontief 1936, 1951) aplicado a sistemas ecológicos (Hannon 1973, Szyrmer y Ulanowicz 1987). Este análisis y los siguientes requieren la estimación de las entradas y salidas de biomasa desde o hacia el exterior, la disipación de energía (respiración) por cada componente, así como la matriz de flujos entre los propios compartimentos.

El análisis de los modelos tróficos se realizó mediante el programa informático NETWRK (Ulanowicz y Kay 1991). Este programa realiza diversos análisis, algunos de ellos recopilados y otros desarrollados por los propios autores, y produce un fichero en el que los resultados de los análisis están agrupados en cuatro bloques:

ANÁLISIS DE ENTRADAS-SALIDAS

El análisis de entradas-salidas (input-output), mide la importancia de los compartimentos y las influencias bilaterales entre cada par de compartimentos

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

(Hannon 1973). En esta sección son calculadas la matriz de coeficientes de contribución total (CCT) y la de los coeficientes de dependencia total (CDT) (Szyrmer y Ulanowicz 1987). El elemento a_{ij} de la matriz de coeficientes de contribución total representa la fracción de la biomasa que abandona el compartimento i que eventualmente entra en el compartimento j, y el elemento a_{ij} de la matriz de coeficientes de dependencia total representa la fracción de las entradas al compartimento j que han pasado por i en su camino hacia j.

ANÁLISIS TRÓFICO

Un segundo análisis interpreta la estructura de acuerdo con los conceptos tróficos de Lindeman (1942), pero sin relegar cada compartimento a un único nivel trófico (Ulanowicz y Kemp 1979, Levine 1980, Ulanowicz 1995). Por el contrario, cada taxon es distribuido entre los diferentes niveles tróficos enteros de acuerdo con la cantidad de biomasa que alcanza dicho taxon a través de rutas tróficas de diferente longitud.

Mediante esta distribución se puede construir una cadena lineal de transferencias tróficas, que se ajusta a los conceptos de Lindeman. Por ejemplo, si una población obtiene un 25% de su alimento de las plantas, un 60% como carnívoro y un 15% como supercarnívoro, entonces su actividad trófica puede ser aportada a los niveles 2, 3 y 4 de la pirámide de Lindeman en las proporciones 5:12:3 respectivamente.

Esta misma metodología permite calcular un nivel trófico efectivo para cada taxón, que es una especie de nivel trófico medio, ponderado en función de la cantidad de biomasa del taxón aportada a cada nivel trófico. A diferencia de la idea clásica de nivel trófico, el nivel trófico efectivo no tiene porqué ser un número entero (Levine 1980). El predador usado como ejemplo en el párrafo anterior tendría un nivel trófico medio de 2.9 (= 0.25x2 + 0.60x3 + 0.15x4)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Ciclos

Un tercer grupo de análisis enumera los ciclos biogeoquímicos y muestra la complejidad de la recirculación del ecosistema. Este análisis ofrece resultados en términos de número y longitud de ciclos, así como en el porcentaje de la actividad total del sistema debida a la recirculación de materia (Finn 1976).

Los patrones de circulación de materia en un ecosistema son muy útiles a la hora de analizar en que medida el ecosistema presenta configuraciones maduras, inmaduras, o perturbadas (Odum 1969). Margalef (1983) puso de relevancia la alteración que sufren los ciclos de nutrientes en los ecosistemas forzados por agentes externos, como por ejemplo aguas epicontinentales que reciben la tensión de los ecosistemas terrestres (fertilización).

Análisis de la estructura

En el último análisis se cuantifican diversos índices (Hirata y Ulanowicz 1984; Ulanowicz 1986a; Ulanowicz y Norden 1990) que describen la estructura topológica de la red trófica: Flujo total del sistema, Ascendencia, Capacidad de Desarrollo y Gastos Generales (Overheads).

El flujo total del sistema (FTS) representa la cantidad total de biomasa que pasa a través de todos y cada uno de los compartimentos y es un indicador del tamaño del sistema. La ascendencia (Ulanowicz 1986a) puede expresarse en bits, indicando la organización inherente en su estructura de flujos, o ser multiplicada por el FTS de manera que aúne información sobre el tamaño y la estructura del sistema. La capacidad de desarrollo (Rutledge *et al.* 1976, Ulanowicz 1986a) es el límite superior de la ascendencia, muestra el potencial competitivo de la estructura trófica sobre otras configuraciones virtuales. Por último, los Gastos Generales (el término inglés overheads procede del uso en modelos económicos) son la diferencia entre la magnitud de la estructura real y su límite superior (Ulanowicz y Norden 1990). Estos se dividen en varios tipos según sean debidos a las entradas del exterior (importaciones), salidas al exterior (exportaciones), disipación (respiración) y estructura interna (redundancia).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Al realizar los tres modelos parciales no se obtuvieron balances perfectos en todos los componentes del modelo (≈ 10% del flujo total del sistema en el peor de los casos). En todos los casos se balanceó mediante una rutina automática denominada DATBAL (Ulanowicz 1996) y posteriormente se realizaron los análisis sobre los modelos balanceados y desbalanceados usando NETWRK (Ulanowicz y Kay 1991). Puesto que las diferencias encontradas en los resultados fueron mínimas se optó por utilizar los modelos desbalanceados puesto que lo más probable es que las configuraciones reales también lo estuvieran.

Al realizar el modelo integrado se obtuvo un balance muy bueno para todos los compartimentos, excepto para el del carbono orgánico sedimentado. En este caso también se realizó un balanceo automático, y los resultados del análisis entre los datos balanceados y sin balancear eran sensiblemente diferentes. Puesto que lo más razonable es que el sistema real esté balanceado a lo largo del año se utilizó el modelo balanceado con DATBAL.

En todos los casos el compartimento que presentaba un peor balance era el de COP sedimentado. Es razonable que sea así puesto que los aportes de carbono dependen fundamentalmente de *Ruppia maritima*, y tanto la biomasa como el flujo al detrito desde este compartimento se han estimado sin datos reales.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Métodos, supuestos y estimaciones

FITOPLANCTON

El fitoplancton se dividió en dos compartimentos; el picoplancton (< 2µm) y el fitoplancton (> 2µm). En el modelo ambos son predados por el microzooplancton, pero el fitoplancton puede ser comido por el mesozooplancton también.

Para estimar el carbono fitoplanctónico se midió la clorofila fitoplanctónica con el método de Holm-Hansen *et al.* (1965) en un fluorómetro Turner Designs que se calibró con clorofila-a pura. Las muestras fueron tomadas por triplicado en el centro de la Charca, y filtradas sobre filtros GF/F (Whatman®) (asumiendo que éstos retienen la biomasa total de fitoplancton) y sobre filtros de policarbonato Nucleopore de 2 µm de tamaño de poro. La clorofila correspondiente a la fracción < 2µm se estimó por diferencia entre las dos medidas. Para estimar el carbono fitoplanctónico se transformó la medida de clorofila mediante un índice carbono:clorofila. En la literatura se encontró un amplio rango (entre 25 y 145) de índices carbono:clorofila (Antia *et al.* 1963, Parsons *et al.* 1984, Jorgensen *et al.* 1991). El índice usado fue 30, puesto que se cita como el más próximo a valores obtenidos para poblaciones de fitoplancton sano creciendo de manera activa.

La producción primaria bruta del fitoplancton se estimó a partir de las diferencias en la concentración de oxígeno entre botellas claras y oscuras "in situ". En cada muestreo se incubaron seis botellas claras y seis oscuras a unos 0.5 m de profundidad, desde el amanecer hasta el atardecer. La concentración de oxígeno disuelto en cada botella se midió con el sistema microwinkler (Williams y Jenkison 1982); obteniendo un coeficiente de variación de las medidas siempre menor que el 1%. Debido a la falta de medidas fraccionadas de la producción, se dividió proporcionalmente entre ambos compartimentos de fitoplancton en función de la clorofila. Para transformar la producción estimada en unidades de oxígeno a carbono se utilizó un cociente fotosintético de 1.2 de un rango de la bibliografía entre 1.1 y 1.3 (Parsons *et al.* 1984).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

En cuanto a los procesos de exudación del fitoplancton, la bibliografía muestra valores que van desde el 0.2% hasta el 62% de la producción primaria (Valiela 1984, Baird y Ulanowicz 1989 y Jørgensen *et al.* 1991). En el modelo se asume un valor de 25% de la producción primaria (Baird y Ulanowicz 1989) por ser un valor usado de forma habitual en la construcción de modelos. Del mismo modo se asume que la respiración es proporcional a la producción primaria, siendo el 20% (Moshkina 1961, Parsons *et al.* 1984, Sakshaug *et al.* 1989 y Baird y Ulanowicz 1989).

Por último el flujo de carbono del fitoplancton hacia el carbono orgánico particulado en suspensión se calculó asumiendo una tasa media de muerte del 9.6% de la producción primaria (Jørgensen *et al.* 1991).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

PRODUCTORES PRIMARIOS BENTÓNICOS

Como se ha desarrollado en el capítulo introductorio, la composición de los productores primarios está dominada por la fanerogama *Ruppia maritima* y algunas especies de macroalgas minoritarias (*Cladophora sp.* y eventualmente *Chara globularis*). En los muestreos se constató la presencia de anfípodos, que se han descrito como consumidores de *Ruppia sp.* en diferentes lagunas europeas (Verhoeven 1980b). Además de los anfípodos, las pollas de agua (*Gallinula chloropus*) han sido vistos alimentándose de *Ruppia,* y también lo hacen algunos peces (según se deduce de los contenidos estomacales Moreno 1996).

A pesar de que durante el estudio encaminado a obtener los datos para realizar este modelo se estuvo realizando un estudio paralelo sobre los productores bentónicos los datos de biomasa o producción no fueron publicados . Por ello, para calcular la cantidad de carbono de *Ruppia* por metro cuadrado se estimó el porcentaje de la Charca cubierta por las plantas en cada estadio. Dado que en la época de máxima biomasa las plantas llegaban a la superficie y mostraban una gran abundancia se asumió que en ese momento podían estar en un valor de biomasa comparable a los

máximos registrados en otras lagunas litorales (Singleton 1951, Grontved 1958, Muus 1967, Edwards 1978, Heitzman 1978, Verhoeven 1980a, Harlin y Thorne-Miller 1981, Harrison 1982, Swiderek 1982, Pulich 1985 y Flores-Verdugo *et al.* 1988). De la misma forma fueron usados valores de la bibliografía para la producción (Congdon y McComb 1979, Evans *et al.* 1986 y Menendez y Peñuelas 1993), respiración y exudación (Edwards 1978).

El mismo procedimiento fue utilizado para estimar la biomasa (Patronato de la Charca de Maspalomas 1993), producción, respiración (Pentecost 1984) y exudación (25% de la producción primaria, como en el fitoplancton y *Ruppia maritima*).

En cuanto al resto de los productores bentónicos, y a pesar de que las referencias históricas hablan de apariciones y desapariciones de *Chara globularis*. Se ha tomado en consideración la presencia de esta macroalga puesto que se describía en el ultimo informe en el que se publicaron datos de biomasa y producción (Betancort 1993).

BACTERIAS

En este compartimento se consideraron los microheterótrofos de vida libre, suspendidos en el agua y que usan COD y COP como su fuente de alimento. Así mismo se considera que son predados por el microzooplancton y ocasionalmente por el mesozooplancton.

La biomasa bacteriana fue estimada por tinción con naranja de acridina y contaje con un microscopio de epifluorescencia (Porter & Feig 1980). Para obtener la biomasa en unidades de carbono se utilizó un factor de conversión de $2x10^{-14}$ g C/célula (Baird y Ulanowicz 1989, Ballesteros 1994).

A pesar de que no fue posible medir de una forma directa la asimilación bacteriana, se trató de obtener una buena estimación de la misma utilizando los datos

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

de respiración planctónica medidos en las incubaciones "in situ". Para ello se realizó un submodelo con los componentes del plancton, que sirviera para calcular la respiración total de los organismos planctónicos en función de la asimilación bacteriana, usando coeficientes de respiración de la bibliografía. Mediante este submodelo, de forma iterativa se calculó la asimilación bacteriana que producía una respiración planctónica lo más similar posible a la respiración medida en cada muestreo.

La excreción y muerte de las bacterias pelágicas fueron también calculadas utilizando índices de la bibliografía (Hobbie y Williams 1984).

Por otra parte, la respiración de las bacterias bentónicas fue calculada restándole a la respiración total del ecosistema obtenida de los estudios de 24 horas (Figura 13) la respiración estimada para el resto de los compartimentos. Cuando esto no fue posible, se estimó de datos bibliográficos sobre lagos eutróficos (Margalef 1983). Esta respiración se le asignó al compartimento del sedimento dado que, desde un punto de vista trófico, no es necesario distinguir entre carbono detrítico y carbono bacteriano.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

MICROZOOPLANCTON (FLAGELADOS Y CILIADOS HETEROTRÓFICOS)

El compartimento del microzooplancton representa a los flagelados heterotróficos que comen bacterias pelágicas y fitoplancton < 2 µm, y que son comidos por el mesozooplancton. La biomasa de estos organismos fue estimada por contaje directo de flagelados heterotróficos en un microscopio de epifluorescencia tras teñirlos con proflavina (Haas 1982). Los índices de contenido de carbono en las células, respiración y excreción se obtuvieron de la literatura (Fenchel 1982).

Tras cada uno de los muestreos se llevaron a cabo experimentos de pastaje en poblaciones de fitoplancton naturales enriquecidas con nutrientes (Landry y Hasset 1982). La tasa de pastaje estimada de esta manera se usó como un valor máximo

frente al cual contrastar si el microzooplancton era capaz de ingerir la biomasa producida por las bacterias y el fitoplancton).

MESOZOOPLANCTON

El compartimento del mesozooplancton representa a los organismos planctónicos mayores de 100 µm. Si bien la composición específica es variable (en el segundo estadio son esencialmente copépodos, mientras que en el tercero dominan los rotíferos), las relaciones tróficas con el resto del ecosistema se consideran constantes. Se asume que el mesozooplancton come fitoplancton > 2 µm, microzooplancton y carbono orgánico particulado en suspensión. Debido a la ausencia de organismos planctivoros bentónicos o de peces con una alimentación especializada sobre el plancton, en el modelo se asume que la biomasa del mesozooplancton fluye principalmente hacia el sedimento, y solamente una pequeña cantidad es consumida por *Liza aurata* (Moreno 1996).

El mesozooplancton se muestreó mediante pescas horizontales con una red WP2 con una malla de 100 µm (UNESCO 1968). El zooplancton capturado se secó en una estufa a 60 °C (Lovegrove 1966), y el peso seco se transformó en carbono utilizando un índice de 0.4 Carbono/Peso seco obtenido de los análisis CHN realizados con la biomasa seca.

El pastaje sobre el fitoplancton y los microheterótrofos se calculó haciendo las mismas estimaciones aplicadas al microzooplancton. Las tasas metabólicas fueron tomadas de la bibliografía (Margalef 1983, Hobbie y Williams 1984 y Jorgensen 1991).

DETRITIVOROS BENTÓNICOS

En cada uno de los estadíos se tomaron varias muestras de sedimento (1000 cm^3) y fueron fraccionadas a través de mallas de 1000, 500 y 100 µm. Los resultados

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

revelaron que, desde el punto de vista trófico, los organismos bentónicos se agrupaban en: comedores de depósito (principalmente gusanos y una pequeña cantidad de quironómidos) y herbívoros (fundamentalmente anfípodos).

Los comedores de depósito fueron separados de la muestra para determinar su peso seco (Lovegrove 1966). La biomasa en unidades de carbono se calculó utilizando un índice carbono/peso seco del 40%. La ingestión se calculó con un índice de consumo en función de la biomasa obtenido de la literatura, al igual que la respiración, excreción y muerte (Moreno, 1996).

ANFÍPODOS

Los anfípodos han sido observados frecuentemente asociados a comunidades de *Ruppia*, de las que se alimentan (Verhoeven 1980a, Menéndez y Comín 1990). Por ello, el modelo admite que los anfípodos en Maspalomas comen exclusivamente *Ruppia maritima* y detrito, y a su vez son comidos por todos los predadores que comen *R. maritima* o detrito. La biomasa de los anfípodos fue estimada como la de los comedores de depósito bentónicos, y las cantidades de macrófitos consumidas por las poblaciones de *Gammarus sp.* en las diferentes estaciones fueron tomadas de la bibliografía (Menéndez y Comín 1990).

PECES

Las especies de peces que se encuentran en Maspalomas exhiben diferentes comportamientos alimenticios. *Liza aurata* se alimenta principalmente de detrito, aunque las larvas de mosquito y los organismo bentónicos están también en su dieta. *Diplodus sargus* es un herbívoro que se alimenta de las comunidades de algas existentes. Por último, *Dicentrarchus punctatus* es un carnívoro con una alta tasa de asimilación que se alimenta preferentemente de detritivoros bentónicos (Moreno 1996).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

La biomasa de los peces fue estimada usando datos de abundancia (Moreno 1996) e índices carbono a peso fresco (14%) de la literatura (Parsons et al. 1984). La dieta también se obtuvo de datos bibliográficos sobre contenidos estomacales de peces capturados en la Charca (Moreno 1996) e índices de consumo/biomasa de la bibliografía (*Liza aurata* 5%, *Dicentrarchus punctatus* 0.5% y *Diplodus sargus* 2.75%). Para el cálculo de la respiración, producción, excreción y egestión también se usaron índices de la literatura (Wootton 1992).

GALLINULA CHLOROPUS

La Viceconsejería de Medio Ambiente llevó a cabo censos visuales de la avifauna de la Charca durante los últimos años (R. Gallo, com. pers., 1997). A pesar de que hay una variada presencia de aves, *Gallinula chloropus* parece ser la que tiene una conexión más directa con el ecosistema acuático, tanto por abundancia de individuos como por su presencia continuada.

Debido a las leyes que protegen a la avifauna de la charca no ha sido posible realizar análisis estomacales para determinar con precisión la dieta de las pollas de agua. Por ello fue estimada de las observaciones de su comportamiento hechas en cada muestreo. Los parámetros metabólicos y anatómicos se obtuvieron de la bibliografía (Gibbons 1989).

CARBONO ORGÁNICO DISUELTO Y PARTICULADO

Ambas formas de carbono son el producto de la excreción, lísis y muerte de los oranismos, y se hacen disponibles a los heterótrofos. El carbono orgánico particulado (COP) en suspensión puede ser filtrado por el mesozooplancton (no se han encontrado filtradores bentónicos), mientras que el COP sedimentado es comido por los comedores de depósito bentónicos, los peces y las pollas de agua.

Para determinar la concentración de esta materia orgánica detrítica se filtraron muestras de agua entre 50 y 200 ml sobre filtros GF/F (Whatman®), se acidificaron

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

para eliminar los carbonatos y se guardaron los filtros y parte del filtrado en un congelador a -20 °C hasta su análisis. Para el análisis del COP se utilizó un Analizador elemental CHN Perkin-Elmer 2400. El carbono fitoplanctónico estimado se sustrajo al total de carbono particulado medido para calcular la concentración de carbono orgánico detrítico.

Las concentraciones de carbono orgánico disuelto (COD) se midieron en un Total Organic Carbon analyzer (TOC) 5000 de Shimadtzu después de acidificar (UNESCO 1994) y burbujear la muestra para eliminar el carbono inorgánico disuelto. Para calcular los flujos entre el carbono disuelto y el particulado, y entre este último y el sedimento se utilizaron tasas de agregación y sedimentación de la bibliografía (Peterson 1984).

Por último, se estimó el carbono detrítico sedimentado como el presente en los 5 primeros centímetros (Baird y Ulanowicz 1989). El calculo se realizó utilizando el porcentaje de carbono en el sedimento de las muestras tomadas de la parte arenosa y fangosa de la Charca.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Resultados

INDICES DE CONTRIBUCIÓN Y DEPENDENCIA

El análisis de las redes tróficas comienza por el estudio de las relaciones indirectas entre sus componentes. Así en la tabla 4 se muestran los coeficientes de contribución total para el modelo anual. Cada elemento a_{ij} representa la fracción del total de materia que abandona el compartimento i (fila) que llega al compartimento j(columna) por todas las rutas posibles. En este caso las contribuciones indirectas no son especialmente reveladoras, probablemente debido a que la red trófica no es muy compleja. Los elementos de la matriz están expresados como porcentajes de dependencia. La suma de una columna puede ser mayor del 100% ya que el carbono que abandona i puede llegar varias veces a j a través de rutas indirectas.

En los tres modelos parciales, los coeficientes de contribución total para cada compartimento no muestran diferencias marcadas (Tabla 5). El cambio más relevante es el incremento en casi todos los coeficientes de contribución de las bacterias pelágicas en el segundo estadio, y en los de los comedores de depósito bentónicos en el tercero.

Otro índice que muestra las relaciones tróficas indirectas de los modelos es el

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	31	56	24	26	1	1	0	0	0	35	34	34
Fitoplancton > 2 μm	31	48	33	25	1	1	0	0	0	35	32	32
Ruppia maritima	22	10	4	21	4	2	0	0	0	25	9	27
Chara Globularis	22	10	4	30	2	6	1	0	0	25	9	39
Cladophora sp.	22	10	4	46	3	6	4	0	0	26	9	59
Bacterias pelágicas	22	45	19	19	1	1	0	0	0	25	24	24
Microzooplancton	19	9	43	27	2	1	0	0	0	21	34	35
Mesozooplancton	14	6	3	30	2	2	0	0	0	15	35	39
Com. Dep. Bent.	0	0	0	52	3	3	0	0	0	0	0	68
Anfípodos	1	0	0	50	3	12	1	0	1	1	0	65
Liza aurata	7	3	1	47	3	2	0	0	0	8	3	61
Diplodus sargus	8	4	2	38	2	2	0	0	0	9	3	49
Dicentractus	4	2	1	29	2	1	0	0	0	4	1	37
Gallinula chloropus	9	4	2	49	3	3	0	0	0	10	4	64
COD	86	38	17	27	2	1	0	0	0	22	35	35
COP en suspensión	5	2	3	74	4	4	0	0	0	2	2	95
COP sedimentado	0	0	0	77	4	4	0	0	0	0	0	54

Tabla 4.- Matriz de Coeficientes de Contribución Total (CCT) para el modelo anual. Los números representan porcentajes.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Primer periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sed
Fitoplancton < 2 μm	12	55	23	7	0	1	0	0	0	35	21	23
Fitoplancton > 2 μm	11	27	35	7	0	1	0	0	0	32	21	25
Ruppia maritima	8	3	1	6	3	1	0	0	0	25	3	21
Chara Globularis	8	3	1	10	0	4	1	0	0	25	3	33
Cladophora sp.	8	3	1	16	0	6	3	0	0	25	3	55
Bacterias pelágicas	8	40	17	5	0	1	0	0	0	25	17	18
Microzooplancton	8	3	42	9	0	1	0	0	0	21	27	31
Mesozooplancton	6	2	1	12	0	3	0	0	0	14	27	39
Com. Dep. Bent.	0	0	0	20	0	3	1	0	0	0	0	67
Anfípodos	0	0	0	18	0	20	0	0	1	2	0	61
Liza aurata	3	1	0	17	0	1	0	0	0	8	1	58
Diplodus sargus	3	1	0	12	0	1	0	0	0	8	1	39
Dicentractus	1	0	0	9	0	1	0	0	0	3	0	30
Gallinula chloropus	3	1	0	18	0	1	0	0	0	8	1	59
COD	31	12	5	3	0	0	0	0	0	8	11	11
COP en suspensión	6	2	3	28	0	2	0	0	0	2	1	95
COP sedimentado	0	0	0	30	0	2	0	0	0	0	0	21

Segundo periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	31	55	24	3	4	1	0	0	0	35	24	30
Fitoplancton > 2 μm	30	45	30	3	4	1	0	0	0	34	26	31
Ruppia maritima	22	10	4	2	9	9	3	0	0	26	7	20
Chara Globularis	22	10	4	3	4	18	4	0	0	26	7	29
Cladophora sp.	24	11	5	4	5	26	13	0	0	28	8	40
Bacterias pelágicas	22	45	19	2	3	1	0	0	0	25	16	2
Microzooplancton	18	8	43	4	4	1	0	0	0	21	17	35
Mesozooplancton	14	6	3	4	5	1	0	0	0	14	31	38
Com. Dep. Bent.	0	0	0	7	8	5	1	0	0	1	0	66
Anfípodos	0	0	0	7	8	5	0	0	0	0	0	68
Liza aurata	7	3	1	7	7	2	0	0	0	8	2	59
Diplodus sargus	7	3	1	5	5	1	0	0	0	8	2	41
Dicentractus	3	1	1	3	4	1	0	0	0	0	1	31
Gallinula chloropus	9	4	2	5	5	1	0	0	0	10	3	43
COD	86	39	17	3	4	1	0	0	0	22	29	30
COP en suspensión	7	3	3	8	10	2	0	0	0	2	2	75
COP sedimentado	0	0	0	11	12	3	0	0	0	0	0	15

Tercer periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	31	55	24	24	0	1	0	0	0	35	34	34
Fitoplancton > 2 μm	31	49	33	22	0	0	0	0	0	35	31	31
Bacterias pelágicas	22	45	19	17	0	0	0	0	0	25	24	24
Microzooplancton	19	9	43	25	0	1	0	0	0	21	35	35
Mesozooplancton	14	6	3	27	0	1	0	0	0	15	35	38
Com. Dep. Bent.	0	0	0	48	1	1	0	0	0	0	0	68
Anfípodos	1	1	0	44	1	18	1	0	1	2	1	62
Liza aurata	6	3	1	42	1	1	0	0	0	8	3	60
Diplodus sargus	6	3	1	27	0	1	0	0	0	7	3	38
Dicentractus	3	1	0	22	0	0	0	0	0	3	1	31
Gallinula chloropus	9	4	2	31	1	1	0	0	0	10	4	44
COD	86	38	17	25	0	1	0	0	0	22	35	35
COP en suspensión	5	2	3	68	1	1	0	0	0	2	2	95
COP sedimentado	0	0	0	71	1	1	0	0	0	0	0	48

Tabla 5.- Matrices de Coeficientes de Contribución Total (CCT) para los modelos de los tres periodos parciales. Los números representan porcentajes.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	18	36	30	16	6	10	6	16	3	18	30	16
Fitoplancton > 2 μm	19	33	44	17	6	11	6	16	3	19	30	16
Ruppia maritima	58	29	24	60	85	64	56	60	94	59	37	60
Chara Globularis	3	2	1	5	2	12	17	5	1	3	2	5
Cladophora sp.	1	0	0	2	0	3	15	2	0	1	1	2
Bacterias pelágicas	22	49	41	20	7	13	7	20	3	22	37	20
Microzooplancton	18	9	83	26	10	17	9	26	4	17	47	26
Mesozooplancton	7	3	3	15	6	11	5	15	2	6	25	15
Com. Dep. Bent.	0	0	0	52	20	36	31	84	9	0	0	52
Anfípodos	0	0	0	8	3	22	9	8	12	0	0	7
Liza aurata	0	0	0	4	2	2	1	4	1	0	0	4
Diplodus sargus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicentractus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gallinula chloropus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COD	99	49	42	33	12	21	12	33	5	22	62	33
COP en suspensión	4	2	4	51	19	31	18	51	8	1	2	51
COP sedimentado	0	0	0	1	38	61	35	10	16	0	0	54

Tabla 6.- Matriz de Coeficientes de Dependencia Total (CDT) para el modelo anual. Los números representan porcentajes.

coeficiente de dependencia total (CDT). Cada elemento a_{ij} de la matriz de coeficientes de dependencia totales representa la fracción de la materia total que entra en el compartimento j (columna) proveniente del compartimento i (fila). También en este caso las dependencias a través de rutas tróficas indirectas no revelan nada inesperado en el modelo anual (Tabla 6). Como en el caso anterior los números representan porcentajes, en esta matriz de dependencia. La suma de una columna puede ser mayor del 100% ya que, debido a las rutas indirectas, el carbono que abandona i puede atravesar varios compartimentos en su camino hacia j.

Las matrices de coeficientes de dependencia total de los modelos parciales indican un decremento en la dependencia de los productores bentónicos en estadíos sucesivos (Tabla 3). Este efecto está compensado por incrementos correspondientes en la dependencia sobre el detrito. Ambos efectos son los que cabe esperar de la observación del ecosistema, ya que a medida que desaparecen los productores bentónicos, los organismos están forzados a cambiar sus dietas, y como resultado se incrementan las contribuciones desde los compartimentos detríticos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Primer periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	1	12	10	0	0	0	0	0	0	1	5	0
Fitoplancton > 2 μm	1	4	10	0	0	0	0	0	0	1	3	0
Ruppia maritima	90	77	65	15	99	31	39	15	100	91	65	15
Chara Globularis	5	4	4	1	0	5	8	1	0	5	4	1
Cladophora sp.	1	1	1	1	0	2	8	1	0	1	1	1
Bacterias pelágicas	8	85	70	1	0	1	1	1	0	8	36	1
Microzooplancton	4	3	82	1	0	1	0	1	0	3	27	1
Mesozooplancton	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	14	1
Com. Dep. Bent.	0	0	0	20	0	24	42	73	0	0	0	20
Anfípodos	0	0	0	1	0	14	8	1	17	0	0	1
Liza aurata	1	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	2
Diplodus sargus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicentractus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gallinula chloropus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COD	99	85	71	2	0	2	1	2	0	8	72	2
COP en suspensión	3	2	5	3	0	2	1	3	0	0	1	3
COP sedimentado	1	1	1	100	0	74	54	100	0	1	1	21

Segundo periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sedi
Fitoplancton < 2 μm	14	36	30	3	3	3	2	3	3	13	25	3
Fitoplancton > 2 μm	6	12	16	1	1	14	1	1	1	5	11	1
Ruppia maritima	3	2	14	1	2	8	24	1	1	3	2	1
Chara Globularis	1	0	0	0	0	4	8	0	0	1	0	0
Cladophora sp.	0	0	0	0	0	2	8	0	0	0	0	0
Bacterias pelágicas	22	65	54	6	6	5	3	6	6	22	37	6
Microzooplancton	13	8	83	6	6	6	4	6	6	12	27	6
Mesozooplancton	5	3	3	3	3	4	2	3	3	4	25	3
Com. Dep. Bent.	0	0	0	7	7	17	40	69	20	0	0	7
Anfípodos	0	0	0	9	8	19	12	9	22	0	0	9
Liza aurata	1	1	0	2	2	2	1	2	2	1	1	2
Diplodus sargus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicentractus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gallinula chloropus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COD	99	64	55	9	9	8	8	9	9	22	76	9
COP en suspensión	3	2	4	8	8	7	7	8	8	1	2	8
COP sedimentado	1	1	0	1	98	86	86	100	100	1	1	15

Tercer periodo

	Bact	Micr	Mes	Com.	Anfi	Liza	Dipl	Dice	Galli	COD	COP	Sed
Fitoplancton < 2 μm	6	18	16	3	3	3	3	3	3	6	10	3
Fitoplancton > 2 μm	8	21	30	3	3	4	3	3	3	8	13	3
Bacterias pelágicas	22	71	62	10	10	10	10	10	10	22	35	10
Microzooplancton	12	9	87	9	9	10	9	9	9	12	32	9
Mesozooplancton	4	3	3	5	5	6	5	5	5	4	16	5
Com. Dep. Bent.	0	0	0	48	48	55	89	83	48	0	0	48
Anfípodos	0	0	0	0	1	19	8	1	26	0	0	1
Liza aurata	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
Diplodus sargus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicentractus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gallinula chloropus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COD	99	70	63	16	16	17	16	16	16	22	60	16
COP en suspensión	3	2	6	26	26	26	26	26	26	1	2	26
COP sedimentado	0	0	0	100	99	98	100	100	100	0	0	48

Tabla 7.- Matrices de Coeficientes de Dependencia Total (CDT) para los modelos de los tres periodos parciales. Los números representan porcentajes.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Los elementos situados en la diagonal de la matriz de dependencia total indican las cantidades con que cada especie depende de su propia producción vía reciclaje. Estas fracciones diagonales son por lo general bastante bajas, con unos pocos valores excediendo el 20% (comedores de depósito bentónicos 20% y COP en el sedimento 21% en el primer estadio, bacterias pelágicas 22%, y COD 22% en el segundo, y bacterias pelágicas 22%, comedores de depósito bentónicos 48%, COD 22% y COP sedimentado 48% en el tercero). Estos porcentajes son todavía mayores para los comedores de depósito bentónico (52%) y COP sedimentado (54%) en el modelo anual. El reciclaje del 52% a través de los comedores de depósito bentónicos es un hallazgo inusualmente alto. De hecho, es el porcentaje de reciclaje de carbon más alto registrado hasta la fecha. La excepcionalidad de este dato puede deberse a dos razones. En primer lugar la enorme disponibilidad de detrito por unidad de superfície en la Charca de Maspalomas debido al desmesurado crecimiento de *Ruppia maritima*. Esta abundancia de materia orgánica permite el desarrollo de una enorme biomasa de comedores de depósito bentónicos, cuyas egestiones vuelven a formar parte del detrito incrementando el porcentaje de reciclaje. Por otra parte, y dada la escasa predación sobre los comedores de depósito bentónico, la mayor parte de la biomasa que se acumula en este compartimento vuelve al detrito. Este efecto incrementa también el porcentaje de reciclaje. Este efecto es perfectamente coherente con el comportamiento del ecosistema. La disponibilidad de un recurso explotable para los comedores de depósito bentónicos presenta unas variaciones muy intensas, y por ello la evolución de la biomasa de estos organismos también sigue una evolución similar. La respuesta predatoria sobre los detritívoros bentónicos no es tan plástica, ya que los predadores no pueden aumentar tan rápidamente su consumo, y por ello la mayor parte de su biomasa vuelve al detrito.

En general estos datos evidencian que cada una de las tres configuraciones consideradas se incrementa el detritivorismo. El mismo efecto se puede apreciar al observar la evolución del reciclaje en el COP sedimentado a través de los tres períodos (21%, 15%, y 48%).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

ANÁLISIS DE AGREGACIÓN TRÓFICA

Cualquier red de interacciones de un ecosistema puede ser trasladada a una cadena de transferencias discretas (como se ha detallado en la exposición de los métodos), obteniendo la denominada pirámide de Lindeman. En las pirámides de Lindeman se puede apreciar de una forma condensada la estructura trófica de cada una de las configuraciones del ecosistema (Figuras 18 y 19). Los valores más altos de producción primaria fueron encontrados en el primer estadio, en el cual fue encontrado también el menor detritivorismo. Por el contrario el mayor detritiviorismo fue encontrado en el tercer estadio. Se ha calculado el índice detritivorismo/herbivorismo para cada uno de las situaciones consideradas, obteniendo un valor intermedio en el primer estadio (13.19), menor en el segundo (7.57) y el más alto en el tercero (20.32). Sin embargo este índice es sensiblemente inferior en el modelo anual (5.02), indicando que las configuraciones del ecosistema con mayor actividad herbívora son más frecuentes a lo largo del año.

La media de las eficiencias tróficas (Figuras 20 y 21) es coherente con la información del índice detritivorismo/herbivorismo; intermedia en el primer estadio (11.4), mayor en el segundo (12.8) y menor en el tercero (8.66). Es decir las configuraciones más detritívoras tienen una menor eficiencia trófica media, como es de esperar debido a la menor calidad alimenticia del recurso. Otro aspecto reseñable es la evolución de las eficiencias tróficas a lo largo de las cadenas de Lindeman, se aprecia que hay un descenso entre los niveles tróficos I y III en todos los modelos. Este efecto puede deberse a que los organismos detritívoros, situados en el nivel II, presentan una eficiencia trófica menor debido a la escasa calidad del recurso alimenticio que explotan.

En general, el análisis de la agregación trófica redunda en que el detritivorismo es mayor en el tercer estadio, circunstancia que hace disminuir la eficiencia trófica media a lo largo de los tres períodos parciales.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

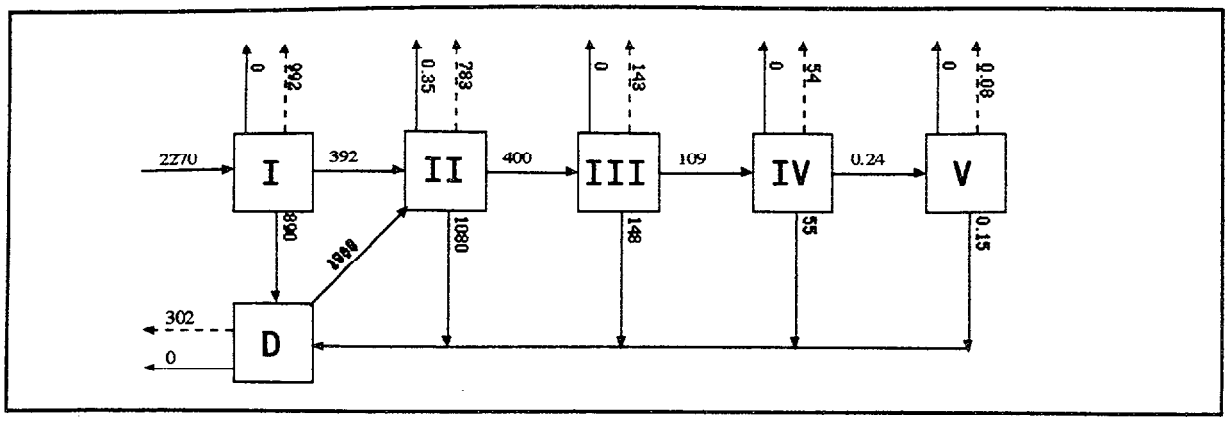


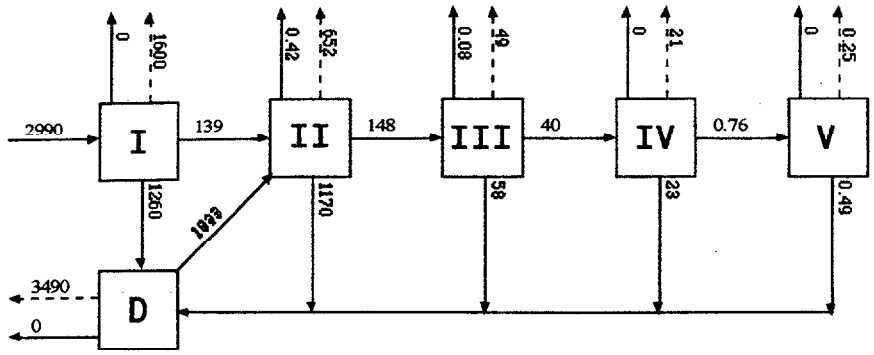
Figura 18.- Agregación de la red de flujos integrados a lo largo del año 1996 en una cadena lineal. En la cadena lineal se representan cada uno de los niveles tróficos discretos (I,II,III,IV y V), así como el detrito (D). Los flujos de carbono están expresados en mg C m^{-2} d^{-1}.

CIRCULACIÓN DE LA MATERIA

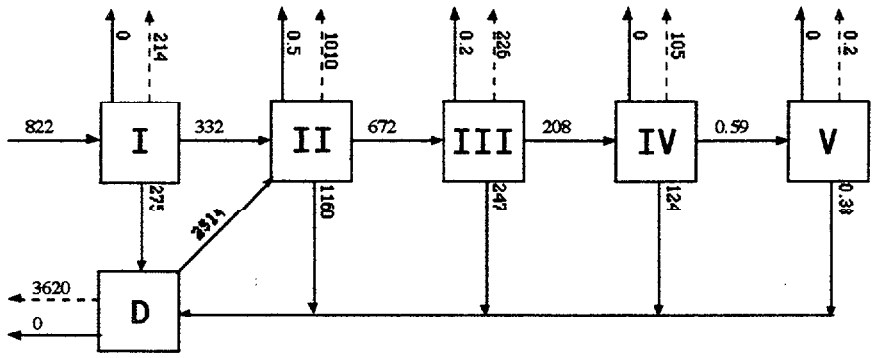
El reciclaje en los tres periodos considerados para el ecosistema muestra un incremento del número de ciclos simples desde el primer estadio (99) al segundo y tercero (159 y 155). Además, el índice de Finn (porcentaje del flujo total del sistema que discurre a través de ciclos) se incrementa también (17.7%, 22.6% y 41.8%, respectivamente), indicando que el porcentaje de materia recirculada se incrementa a medida que el sistema pasa de una configuración dominada por la producción bentónica a otra dominada por la producción pelágica. A pesar de que el número de ciclos en el modelo anual está entre los más altos de los parciales (155), el porcentaje de materia circulada es intermedio (23.3%) respecto de las configuraciones parciales.

Odum (1969) sugirió que los ecosistemas maduros reciclan un mayor porcentaje de materia y energía que las comunidades pioneras, o perturbadas. Desde ese punto de vista, el progresivo incremento del índice de Finn a través de los tres modelos parciales, sugeriría configuraciones del ecosistema cada vez más maduras. Sin embargo, Ulanowicz (1984) mostró que en los sistemas perturbados también se verifican altos grados de reciclaje. Ulanowicz y Wulff (1991) hipotetizaron que este aumento en el reciclaje de los ecosistemas perturbados es una respuestas "homeostática" para retener en circulación recursos que estaban almacenados como biomasa en los organismos antes de la perturbación. Haciendo un análisis más

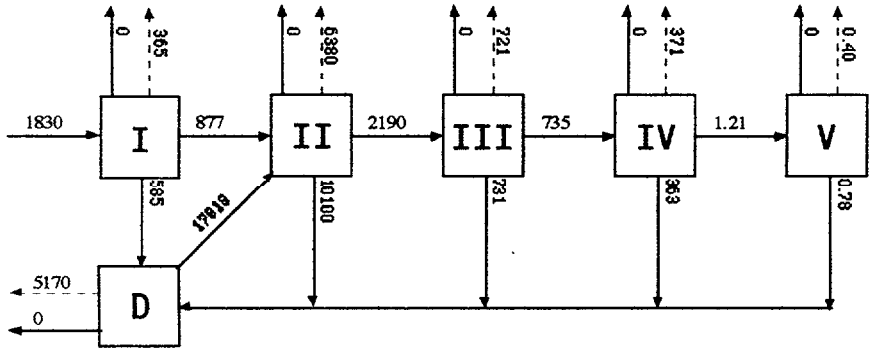
© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Primer periodo



Segundo periodo



Tercer periodo

Figura 19.- Agregación de la red de flujos en una cadena lineal para cada una de las tres situaciones características descritas. En la cadena lineal se representan cada uno de los niveles tróficos discretos (I,II,III,IV y V), así como el detrito (D). Los flujos de carbono están expresados en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

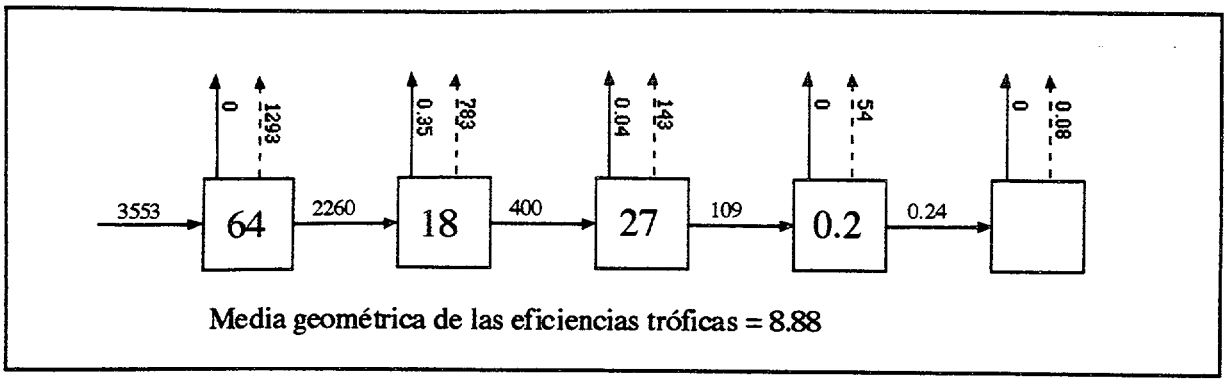


Figura 20.- Agregación de la red de flujos integrados a lo largo del año 1996 en una cadena lineal, asimilando el compartimento de detrito al de los productores primarios. Dentro de cada compartimento se incluyen las eficiencias tróficas.Los flujos de carbono están expresados en mg C m^{-2} d^{-1}.

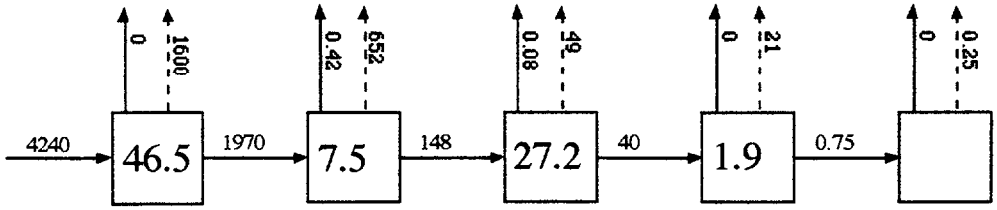
profundo de la estructura del reciclaje vemos que en todos los estadios los ciclos de carbono discurren a través de caminos cortos y rápidos. La longitud media de los ciclos en los tres estadios es baja (2.18, 2.42 y 2.14 respectivamente), y el porcentaje de materia circulada sobre ciclos de diferentes longitudes tróficas (tabla 8) revelan que en el estadio 3, a pesar del incremento en el índice de Finn, la materia circula a través de ciclos cortos. Esta observación es consistente con las indicaciones previas sobre un ecosistema estresado en los tres estadios, y más ajustada a la realidad que la de una maduración.

Desde el punto de vista de la circulación de materia, el ciclo anual muestra una configuración intermedia, similar a la encontrada en el segundo periodo. La longitud media de los ciclos en el modelo anual fue de 2.29, y la estructura de los ciclos es comparable también al segundo periodo, el más estructurado de los tres estadios.

ESTRUCTURA Y ORGANIZACIÓN

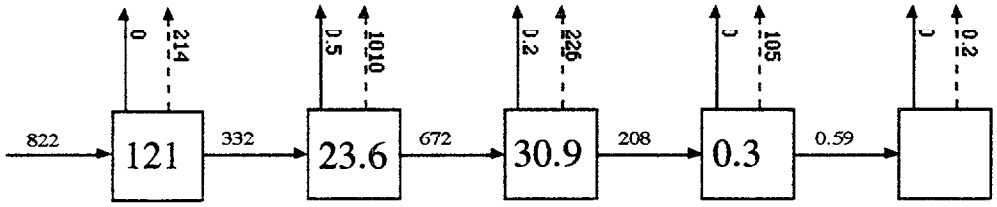
El cálculo del flujo total del sistema (FTS) en cada una de las configuraciones del ecosistema muestra que el tercer estadío tiene un flujo total mucho mayor que los dos anteriores (Tabla 9). Estos cambios en el FTS modulan la variación en la capacidad de desarrollo (CD) de la red trófica para la ventaja competitiva (Ulanowicz y Norden 1990), que incrementa en cada estadio, aunque el factor de información (en bits) no cambia de manera tan dramática. En el modelo anual tanto el FTS como la CD tienen

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



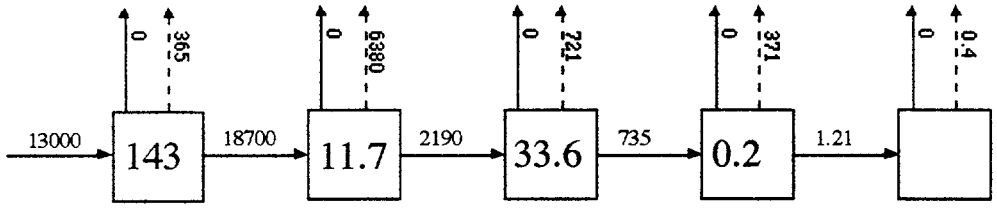
Media geométrica de las eficiencias tróficas = 11.41

Primer periodo



Media geométrica de las eficiencias tróficas = 12.76

Segundo periodo



Media geométrica de las eficiencias tróficas = 8.66

Tercer periodo

Figura 21.- Agregación de la red de flujos en una cadena lineal para cada una de las tres situaciones características descritas, asimilando el compartimento de detrito al de los productores primarios. Dentro de cada compartimento se incluyen las eficiencias tróficas.Los flujos de carbono están expresados en mg C m^{-2} d^{-1}.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Longitud del ciclo	Primer periodo	Segundo periodo	Tercer periodo	Anual
1	0	0	0	0
2	16.1	16	37	18.2
3	0.83	3.92	2.78	3.1
4	0.31	2.21	1.64	1.8
5	0.07	0.24	0.08	0.11
6	0.28	0.09	0.02	0.04
7	0.08	0.06	0.02	0.04
Total (Indice de Finn)	17.7	22.6	41.8	23.3

Tabla 8.- Estructura de la circulación de la materia a través de ciclos de diferente longitud e índice de circulación de Finn en los cuatro modelos, expresados como porcentaje del Flujo Total del Sistema (FTS).

valores intermedios, a pesar de que la capacidad de desarrollo expresada en bits sea la más alta de las cuatro.

El mismo patrón puede verse en la ascendencia (una medida unitaria de actividad y organización), que se incrementa de forma acentuada hacia el tercer estadio debido principalmente al precipitado aumento en el FTS. La evolución positiva de estos índices, alimentada por un FTS emergente, no revela una maduración del ecosistema, sino que muestra la estrategia de invasión de un dominio espacial tras una perturbación (Golley 1974, Ulanowicz 1997). Estos resultados dibujan un escenario consistente con los obtenidos previamente.

El grado con que un sistema realiza su potencial de crecimiento, organización y desarrollo viene dado por el índice A/C (Ulanowicz y Mann, 1981). Los sistemas altamente organizados exhiben la tendencia a internalizar la mayor parte de su actividad, y convertirse en relativamente independientes de los cambios del mundo exterior. Por lo tanto, la relación entre los índices Ai y Ci (Ascendencia interna y Capacidad interna, calculados utilizando únicamente los intercambios internos) se considera representativa de un sistema en estado de desarrollo (Field *et al.* 1989, Mann *et al.* 1989, Baird *et al.* 1991). Este índice es similar en los dos primeros

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

estadios y mayor en el tercero, sugiriendo que el ultimo estadio está mejor organizado y posee más estabilidad interna (su estructura básica es más resistente a influencias externas). Este resultado contradice la información aportada por el resto de los índices estudiados, sugiriendo un incremento en la estabilidad a lo largo de la sucesión.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Indice	Primer estadio	Segundo estadio	Tercer estadio	Integración anual
FlujoTotal del Sistema	13626	12264	51544	9955
Capacidad de desarrollo	47840	52359	192750	46008
Capacidad de Desarrollo (en bits)	3.51	4.27	3.74	4.62
Ascendencia (A)	19349	19854	87047	19398
Gastos en importaciones	1522	1312	1801	3327
Gastos en exportaciones	2	785	6	1
Gastos disipativos	13923	12932	49389	9532
Redundancia	13044	17476	54327	13750
Capacidad interna (Ci)	23136	31436	128260	26666
Ascendencia interna (Ai)	10091	13960	73935	12916
A/C (adimensional)	0.404	0.379	0.452	0.422
A/IT (adimensiona	1.42	1.62	1.69	1.95
Ai/Ci (adimensiona	0.436	0.444	0.576	0.48

Tabla 9.- Tabla resumen de los índices de estructura y organización de los cuatro modelos. Las unidades son mg C m^{-2} d^{-1} si no se expresa lo contrario.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Comparación con otros ecosistemas

El análisis del modelo anual produce una serie de datos e índices que representan más fielmente la estructura y organización del ecosistema de la Charca, puesto que integran la variabilidad anual. Pero el objetivo último de la realización de este modelo y su análisis no son los resultados del propio análisis, sino la posibilidad de comparar la estructura del ecosistema. Un aspecto importante de la comparación es la posibildad de realizar análisis similares en años sucesivos para comprobar como evoluciona el estado trófico de la Charca.

Otra posibilidad es realizar una comparación de la estructura del ecosistema de la Charca de Maspalomas con otros ecosistemas sometidos a procesos de

eutrofización. De entre los ecosistemas sobre los que se han realizado análisis de redes tróficas, los más adecuados para comparar con el de la Charca son cuatro estuarios mareales estudiados por Baird y Ulanowicz (1993). A pesar de que ocupan una superficie mayor, y están sometidos a una dinámica hidrográfica mucho más intensa, comparten otras muchas características con la Charca de Maspalomas. No en vano se puede considerar la Charca como una evolución especial de un estuario con aportes efímeros.

ÁREAS DE ESTUDIO

Los estuarios que van a usarse para la comparación son el Ythan (Escocia), el Ems-Dollard (Holanda) y el Swartkops y el Kromme (ambos localizados en Sudafrica). Se puede encontrar una detallada descripción de las características, así como la representación de los modelos tróficos de estos ecosistemas en Baird y Ulanowicz (1993). En la tabla 10 se resumen algunas de las características de los estuarios y de los modelos tróficos propuestos para cada uno de ellos. El área ocupada por los ecosistemas es el parámetro en el cual las diferencias entre la Charca y el resto de los estuarios son mayores. A pesar de ello, todos los modelos contemplan un número similar de compartimentos, aunque con aproximaciones diferentes. En el trabajo de Baird y Ulanowicz (1993) las especies con un comportamiento trófico similar están agrupadas en dos compartimentos, uno para los pelágicos y otro para los bentónicos, mientras que en el modelo propuesto para la Charca se consideran por separado. Esta diferencia puede dificultar la comparación, sobre todo de los índices de estructura.

En cuanto a la situación geográfica, dos de los estuarios se encuentran en zonas templadas del hemisferio sur (32° - 34° S) y los otros dos en las regiones frías del hemisferio norte (53° - 57° N). En este sentido la Charca de Maspalomas debería asemejarse más a los dos primeros.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

ANÁLISIS COMPARATIVO

En el trabajo de Baird y Ulanowicz (1993) se concluye que el estuario de Swartkops es el que está sometido a mayor tensión, como evidencia la estructura de la circulación de la materia a través de rutas de diferente longitud. Al comparar la estructura de la circulación de la materia del estuario de Swartkops con la de la Charca de Maspalomas (Tabla 11) se aprecia que esta última refleja una tensión similar o incluso mayor, ya que el 91% de la materia que circula lo hace en ciclos de longitud 1 ó 2.

La madurez y organización de los ecosistemas también se ha asociado con una elevada ascendencia relativa (Baird *et al.* 1991). La Charca de Maspalomas presenta la ascendencia relativa más alta de los cinco ecosistemas, por lo tanto, este resultado contradice al anterior (Tabla 12). Otra medida global para comparar ecosistemas es la diversidad de flujos, sugerida por MacArthur (1955) como una medida de la capacidad de homeostasis del sistema. Pequeñas diferencias en este índice reflejan grandes diferencias cualitativas. De acuerdo con Ulanowicz y Wulff (1991), cuanto mayor es la diversidad de flujo más capacidad tiene el sistema para hacer frente a las perturbaciones. También en este caso la diversidad de flujo de la red trófica de la Charca es la mayor (Tabla 12), revelándose como el más capaz para hacer frente a las perturbaciones externas.

En general los valores de la ascendencia relativa interna (Ai/Ci) no difieren mucho de los de la ascendencia relativa (A/C). Se ha especulado que un gran descenso del índice (Ai/Ci) en relación al índice (A/C) puede indicar una gran dependencia del sistema de unas pocas conexiones externas. En los índices de la Charca de Maspalomas el efecto es el contrario, no disminuye si no que aumenta, mostrando que las entradas están diversificadas. De todas formas tanto en este índice como en el anterior pueden estar influenciados por la diferencia a la hora de considerar los productores primarios en los modelos comparados.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Atributo	Maspalomas	Ythan	Swartkops	Kromme	Ems
Area (Km^2)	0.025	2.4	4.0	3.0	500
Rango de temperaturas (°C)	5-48	5-15	13-26	13-28	14-34
Rango de Salinidad (ppt)	15-33	15-35	10-35	33-35	14-34
Nº de compartimentos del modelo	17	14	15	16	15
Producción primaria neta ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$)	1282	1729	1823	2312	203
Biomasa total ($g\ C\ m^{-2}$)	67	131	398	213	6.7
Producción total (primaria y secundaria) ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$)	2769	1926	3981	327	268
Indice detritivorismo:herbivorismo	5:1	10:1	1.5:1	6.7:1	0.5:1

Tabla 10.- Tabla resumen de algunas propiedades de estructura y organización del ecosistema de la Charca y de los estuarios de Ythan, Swartkops, Kromme y Ems.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Longitud de los ciclos	Maspalomas	Ythan	Swartkops	Kromme	Ems
1	78	17	80	62	62
2	13	74	2	18	30
3	8	8	16	20	7
4	0	1	1	1	1
5	0	0	0	0	0
Materia total recirculada ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$)	2323	2389	7679	4378	390

Tabla 11.- Distribución porcentual de la materia recirculada a través de ciclos de diferente longitud.

Resulta contradictorio que por un lado la recirculación del carbono muestra que el ecosistema está desorganizado, mientras que la ascendencia relativa muestra el efecto opuesto. Lo más probable es que la ascendencia sea menor en la Charca debido a los menores gastos en importaciones por la mayor diversificación considerada para los productores primarios. Con lo cual la diferencia sería espúrea, sin significado real. Aunque también puede deberse a que el modelo anual integra todas las situaciones por las que pasa el ecosistema, y en él se reflejan configuraciones más o menos estructuradas, y más o menos perturbadas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Indice	Maspalomas	Ythan	Svartkops	Kromme	Ems
Flujo Total del Sistema (mg C m^{-2} d^{-1})	9955	9350	17541	16879	1298
Indice de Finn (%)	23.3	25.5	43.8	25.9	30.0
Eficiencia trófica (media geométrica, %)	8.88	6.64	4.02	6.02	12.49
Capacidad de desarrollo (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	46008	39264	62652	59422	6085
Ascendencia (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	19398	13511	17565	20022	2327
Redundancia (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	13750	13206	22517	20183	2210
Ascendencia relativa (%)	42.2	34.4	28.0	33.7	38.3
Capacidad Interna (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	26666	19950	32359	29880	3537
Ascendencia Interna (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	12916	6744	9842	8597	1327
Ascendencia relativa interna (Ai/Ci) (mg C m^{-2} d^{-1} bits)	48	33.8	30.4	29.4	37.5
Diversidad de flujos (bits)	4.6	4.1	3.6	3.5	4.7

Tabla 12.- Indices de organización de los ecosistemas obtenidos mediante el análisis de los modelos de flujos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Conclusiones

Los resultados del análisis de la estructura trófica del ecosistema de la Charca de Maspalomas permiten sacar conclusiones de dos tipos:

En cuanto al análisis de las tres configuraciones del ecosistema, y desde un punto de vista general, se puede afirmar que el comportamiento oscilante del ecosistema de la Charca de Maspalomas, alternando bruscamente configuraciones muy diferentes, es una prueba de su falta de madurez en si mismo. Por lo tanto sin entrar en el análisis de la dinámica de las configuraciones se puede afirmar, que por el hecho de poseer dicha dinámica el ecosistema está sometido a tensión.

El análisis de la dinámica de las configuraciones parciales pone de manifiesto, no solo la senescencia de un ecosistema, sino también la emergencia de una nueva estructura pelágica como resultado de la crisis acaecida en el bentos.

Parte de la evolución trófica es un incremento en el detritivorismo, que aparece como respuesta homeostáica del sistema, reteniendo el carbono orgánico liberado de las estructuras de la configuración preexistente. Esta gran cantidad de materia es recirculada a través de bucles tróficos cortos y rápidos en la nueva estructura, y en combinación con un incremento de la producción primaria dan como resultado un incremento en el flujo total del sistema. Este comportamiento es consistente con la hipótesis de que, en su comienzo, inmediatamente después de que el sistema ha sido sometido a una perturbación destructiva, o cuando está invadiendo un nuevo dominio espacial, su respuesta inicial es aumentar sus actividades y biomasa a la mayor tasa posible (Golley, 1974). Este incremento en la actividad, se refleja en el incremento del FTS, la capacidad de desarrollo y la ascendencia, aunque no se aprecian cambios tan intensos en los índices normalizados. El índice ascendencia interna/capacidad interna sugiere por su parte un incremento en el estado de desarrollo durante el tercer estadio.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Las alteraciones en el sistema del estadio 1 al estadio 3 parecen indicar un proceso de eutrofización, pero los cambios analizados en el sistema completo no confirman esta hipótesis. Ulanowicz (1986b) definió la eutrofización como "cualquier incremento en la ascendencia debido a un incremento en el flujo total del sistema que no es suficiente para compensar una caída en la información mutua del flujo de la red trófica". Aunque el FTS se incrementa de forma drástica en la fase 3, la información mutua media (A/FST) del sistema no se reduce. En realidad se incrementa de 1.42 bits en el estadio 1 a 1.69 bits en el estadio 3.

El intenso crecimiento fitoplanctónico propiciado por desaparición de los productores bentónicos de la Charca, ha sido considerado por varios autores un fenómeno de eutrofización. Sin embargo, lo que está sucediendo en el sistema parece contradecir la definición de eutrofización. Es más razonable pensar que no está ocurriendo proceso de eutrofización sino, como mucho, un enriquecimiento de nutrientes, o un traslado de recursos desde un subsistema (el bentónico) hacia otro (el pelágico). El ecosistema de la Charca de Maspalomas está eutrofizado en las tres configuraciones que se han estudiado, en todas ellas existía una elevadísima carga de nutrientes, aunque en algunas de las configuraciones están inmovilizados en el sedimento o en la biomasa de *Ruppia maritima,* y en un momento dado parte de estos nutrientes se trasladan al sistema pelágico. En el proceso no se han añadido recursos al sistema desde el exterior de forma apreciable. Si uno quiere caracterizar la eutrofización en este fenómeno, debe confinar el análisis estrictamente a una comparación del subsistema pelágico entre los estadios 1 y 3. De otra forma los recursos están simplemente transferidos desde una parte del ecosistema que tiene mucha redundancia hacia otro más lineal y organizado. Eventualmente, el ecosistema volverá a repetir el ciclo y reconstruirá la comunidad bentónica, más intrincada.

Aunque las condiciones en el estadio 3 no son muy estéticas desde el punto de

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

vista de un observador, la transición del sistema 1 al sistema 3 no es un ejemplo de verdadera eutrofización, es una manifestación de un ecosistema eutrofizado. En orden de establecer el cambio de un sistema hacia configuraciones más eutróficas, es necesario cuantificar las actividades del sistema por completo sobre un intervalo de tiempo apreciable.

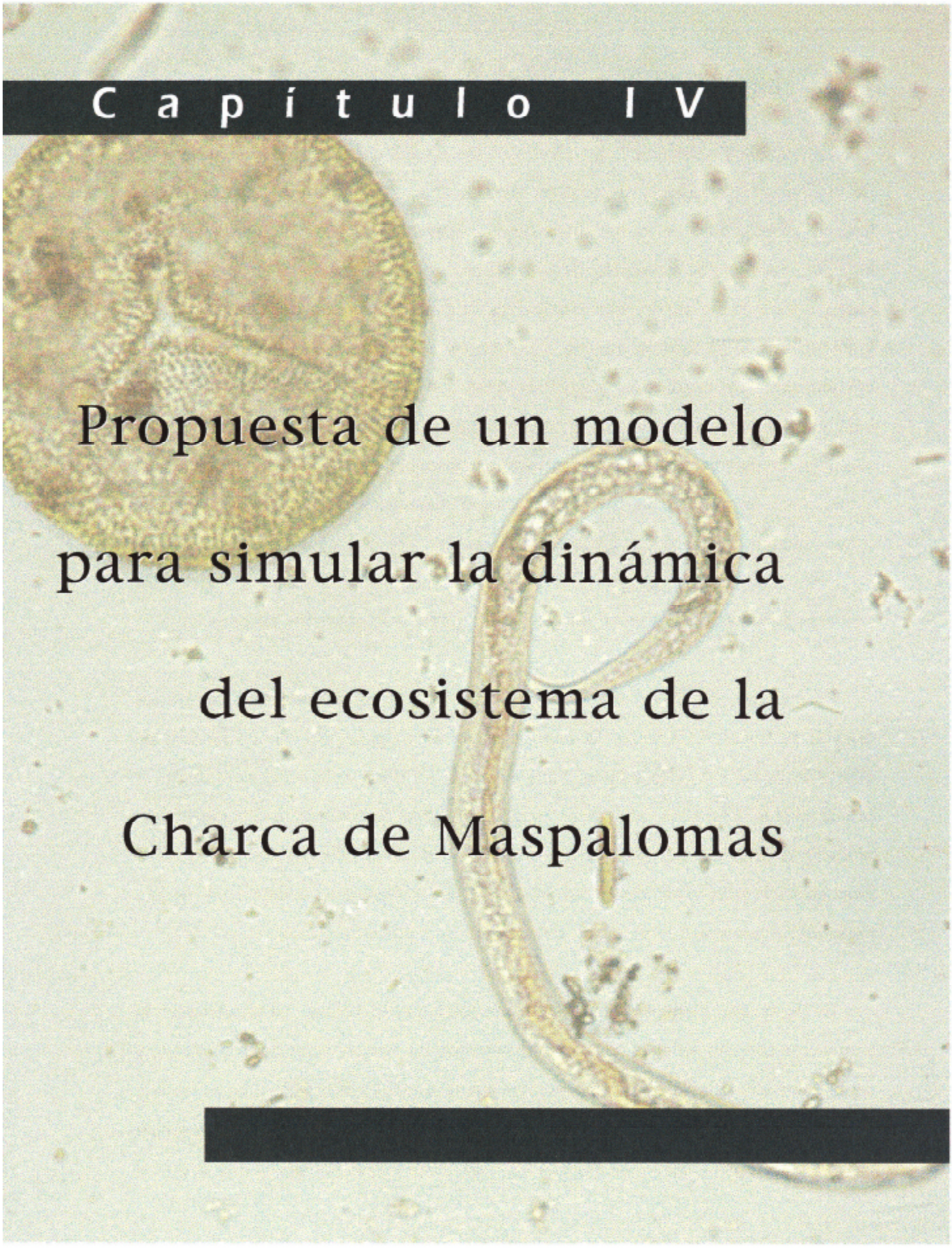
El modelo anual propuesto es un punto de partida para el estudio de la evolución de las características tróficas del ecosistema, y es una herramienta ideal para determinar si las medidas de gestión que se realicen en un futuro contribuyen a eliminar el proceso de eutrofización de la Charca. Además, la comparación con ecosistemas de varios estuarios, muestra que la estructura de los flujos del ecosistema de la Charca ha sido afectada por el proceso de eutrofización. La estructura de los ciclos evidencia que el ecosistema está sometido a tensión, y revela una estructura inmadura y desorganizada. A pesar de que los índices de información muestran lo contrario, lo más prudente sería no tenerlos en cuenta dado que las diferentes metodologías a la hora de elaborar los modelos pueden estar afectándolos.

En síntesis, la aparición de florecimientos fitoplanctónicos en la charca no pueden ser considerados como fenómenos de eutrofización. El ecosistema está eutrofizado en todo momento, las proliferaciones de fitoplancton son solamente algunas de las oscilaciones estructurales que presenta el ecosistema.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Capítulo IV

Propuesta de un modelo para simular la dinámica del ecosistema de la Charca de Maspalomas

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Introducción

Los capítulos anteriores han incidido en los efectos del proceso de eutrofización de la Charca; tanto desde el punto de vista de la evolución de algunos parámetros fisicoquímicos, como de la estructura del ecosistema. El trabajo realizado hasta el momento confirma la presencia de un proceso de eutrofización, y propone varios índices que pueden servir para monitorizar la evolución trófica del ecosistema. De igual manera se ha establecido una conexión entre el proceso de eutrofización y las anoxias que han sucedido en los últimos años. También se han aportado datos que indican de que la disminución en la concentración de oxígeno disuelto se produce por el efecto combinado de la alta demanda de oxígeno y la variación de la velocidad del viento. Pero todavía no se ha determinado el mecanismo concreto por el que se desencadenan las anoxias. Establecer cuales son los procesos que conducen al consumo casi total del oxígeno disuelto sería fundamental a la hora de diseñar estrategias de gestión encaminadas a evitar o controlar la aparición de anoxias.

Para poder establecer una hipótesis sobre las causas desencadenantes de las anoxias es necesario calcular la concentración de oxígeno disuelto en función de diferentes parámetros del sistema. Pero, como se ha observado en el capítulo II, es prácticamente imposible establecer relaciones entre parámetros que sirvan para predecir la concentración de oxígeno disuelto de forma sencilla. La mejor alternativa para realizar estas predicciones en un sistema tan complejo es construir un modelo matemático que simule la dinámica del sistema; un modelo dinámico.

En un modelo dinámico, como en los modelos de red trófica, se esquematiza el ecosistema con una serie de cajas que representan los componentes del ecosistema, y conexiones entre las cajas que representan sus relaciones tróficas. Pero en el modelo dinámico no se construye una configuración estática del ecosistema, sino que se simula la dinámica del intercambio de materia entre los componentes del mismo a lo largo del

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

tiempo. A modo de ejemplo se puede considerar al modelo de red trófica como una foto fija de las relaciones tróficas del ecosistema, mientras que el modelo dinámico es una película que muestra las fluctuaciones de esas relaciones en el tiempo. Los flujos de biomasa entre compartimentos, que se representan en los modelos de red trófica con números constantes, se simulan en los modelos dinámicos con ecuaciones matemáticas en función del tiempo.

La expresión matemática del modelo da lugar a un sistema de ecuaciones diferenciales que, generalmente, no puede ser solucionado de forma analítica debido a su complejidad. Para solucionar este sistema de ecuaciones se recurre al cálculo numérico, que produce como resultado las series temporales de las variables de estado que solucionan el sistema de ecuaciones. La gran potencia de cálculo necesaria para solucionar estas ecuaciones mediante el cálculo numérico ha hecho que a pesar de que los métodos se conocen desde finales del siglo pasado, su uso no se haya generalizado hasta la actualidad.

En la construcción del modelo se van admitir un gran número de simplificaciones y se asumirán valores arbitrarios para diversos parámetros. Desde el punto de vista de los especialistas en alguno de los compartimentos modelizados, se puede considerar estas simplificaciones como erróneas o arbitrarias. Por ello es necesario recordar que la construcción de un modelo no persigue una descripción de la realidad. Se trata de construir una hipótesis sobre un aspecto concreto del funcionamiento de un sistema, que será aceptada o rechazada mediante los datos disponibles. El proceso de verificación del modelo determina si puede admitirse que el sistema responde como la hipótesis formulada, o no. En caso de que el modelo se verifique correctamente no implica que los procesos no considerados en él no tengan importancia en el sistema, tan solo indica que esos procesos no tienen importancia a la hora de describir el aspecto concreto del sistema que se ha modelizado. Por otra parte, una verificación negativa no indica necesariamente que la hipótesis (el modelo) sea incorrecta, puede

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

deberse a que los datos usados en la verificación no tienen la calidad suficiente, o no abarcan el periodo y los parámetros necesarios.

El objetivo principal de este capítulo es formalizar una hipótesis de funcionamiento del ecosistema de la Charca de Maspalomas construyendo un modelo matemático con el que esclarecer las posibles causas de las anoxias. Si las predicciones del modelo son suficientemente precisas, se podrán plantear situaciones hipotéticas con las que valorar el riesgo de anoxia en diferentes configuraciones del ecosistema. Al igual que el modelo de red trófica desarrollado en el capítulo anterior, la estructura del modelo dinámico no es definitiva. Puede ser utilizado en el futuro para realizar investigaciones y estudios comparativos que lo perfeccionen mejorando su predictibilidad.

Debido a que los modelos dinámicos no se han popularizado hasta las últimas décadas, todavía no se ha impuesto un procedimiento estándar para la modelización ecológica. El que se seguirá en este capítulo fue propuesto en 1988 por Jörgensen, basándose en su propia experiencia y en las tendencias seguidas por diversos autores. El procedimiento está dividido en seis pasos: definición del problema, formulación, verificación, análisis de sensibilidad, calibración y validación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Definición del Problema

El primer paso de la modelización según Jörgensen (1988) es la definición del problema. Consiste en establecer los límites espaciales y temporales, así como los subsistemas que se van a considerar. Desde el principio es necesario disponer de datos para todas las variables de estado seleccionadas, el éxito de los procesos de calibración y validación estará supeditado a la calidad y cantidad de los datos disponibles.

El proceso que se va a modelizar es la evolución de la concentración de oxígeno disuelto en el agua en la Charca de Maspalomas. Los límites espaciales están bien definidos por las interfases que confinan la masa de agua, mientras que los límites temporales abarcan dos escalas diferentes. El objetivo principal del modelo es tratar de simular las variaciones en la concentración de oxígeno disuelto. Puesto que en el capítulo II se ha identificado variabilidad a dos escalas temporales claramente diferenciadas (diurna y anual), el modelo tendrá en cuenta los procesos que controlan la concentración de oxígeno a ambas.

Al inicio de la construcción de un modelo dinámico es imprescindible establecer el elemento que circulará a través de los compartimentos. Un modelo que abarque a todo el sistema pelágico puede simularse mediante el flujo de nutrientes (nitrógeno o fosforo) o el flujo de carbono. En ambos casos va a ser necesario utilizar índices de conversión entre unos y otros, bien sea para calcular limitaciones por nutrientes, o para traducir la respiración a términos de carbono u oxígeno. Se optó por el carbono como elemento de flujo por la sencillez a la hora de comparar con el modelo de red trófica, así como con los datos de producción y respiración medidos. Debido a ello hubo que incluir un submodelo para calcular la concentración de nutrientes disueltos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Otra característica establecida a priori fue no considerar los efectos de la temperatura en el metabolismo de los organismos. Es evidente que la concentración de oxígeno disuelto va a verse afectada por las variaciones en la velocidad de las reacciones metabólicas que induce la temperatura, pero inicialmente no se consideró su efecto para simplificar las ecuaciones que modelizan el metabolismo de los organismos.

CONSTITUYENTES DEL MODELO PRINCIPAL

A pesar de que la finalidad del modelo es abordar el problema de la concentración de oxígeno disuelto, la estructura del modelo principal representa a los organismos constituyentes del ecosistema acuático. Esto es debido a que en gran medida la evolución de la concentración de oxígeno disuelto va a ser consecuencia de la dinámica de estos elementos. De forma complementaria, esta estructura permite estudiar la evolución de los componentes del sistema pelágico.

En el proceso de selección de los componentes del ecosistema acuático que se representan se han seguido unas pautas diferentes a las consideradas en el modelo de red trófica. En el modelo de red trófica el objetivo era representar todos los elementos y relaciones del ecosistema de los que se tuviera información, para de esta forma estudiar la complejidad del ecosistema. En el modelo dinámico, se trata de llegar a un compromiso entre la complejidad mínima y la verosimilitud máxima. Es por ello que no se han considerado compartimentos diferenciados para los espectros de tamaño de fitoplancton, o para las distintas especies de macroalgas, zooplancton, o peces. En este caso más que la estructura de las relaciones tróficas de los organismos, lo que se pretende estudiar es su función en el aporte y consumo de oxígeno disuelto. La consideración de compartimentos a nivel de especie aumentaría la complejidad y el número de parámetros, sin que por ello se pudiera esperar una mejora importante en las predicciones. De igual manera se han omitido los heterótrofos bentónicos, ya que la información disponible de los mismos era escasa, y se ha optado por calcular una "respiración" atribuida al sedimento en la que se engloban todos los procesos consumo

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

de oxígeno del bentos. La simplificación del consumo de oxígeno del sistema bentónico es común en la formulación de modelos de ecosistemas acuáticos (Edwards y Rolley 1965, Hargrave 1973, Gulliver y Heinz1984, Ward 1984, Madenjian *et al.* 1988).

SUBMODELOS

El modelo principal representa los elementos del ecosistema acuático. Pero para obtener la concentración de oxígeno disuelto en cada instante son necesarios una serie de cálculos colaterales que, por una simplificación conceptual, se agrupan en submodelos.

Así, para calcular los aportes de oxígeno debidos a la producción primaria, habrá que tener en cuenta la producción fotosintética de las microalgas, las macroalgas y las fanerógamas. La producción primaria de las dos primeras va a depender de la luz y los nutrientes disueltos, mientras que la de la última depende solamente de la luz puesto que toma los nutrientes del fondo. Para obtener en cada momento los datos sobre la luz disponible y los nutrientes disueltos se han construido sendos submodelos de irradiancia y de disponibilidad de fosforo disuelto.

En cuanto a la concentración de oxígeno propiamente dicha, el modelo principal considera exclusivamente los procesos biológicos que aportan o consumen oxígeno disuelto, pero también hay que incluir los efectos del intercambio atmosférico a partir de la concentración de oxígeno, la solubilidad y el viento. Con los flujos atmosféricos, los aportes fotosintéticos y el consumo respiratorio, se ha construido un submodelo que calcula la concentración de oxígeno disuelto.

Los procesos que intervienen en la concentración de oxígeno disuelto y sus relaciones (figura 22) conforman la estructura básica del modelo, sobre la cual se irá desarrollando la estructura definitiva.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Formulación

Tras la definición del problema, el paso siguiente es la formulación de los procesos como ecuaciones matemáticas. Muchos de los procesos pueden ser descritos por más de una ecuación, y puede ser de gran importancia para los resultados del modelo final que sea seleccionada la mas apropiada al caso de estudio. Para llevar a cabo este paso se suele realizar una revisión bibliográfica para cada uno de los procesos a modelizar. La selección de las ecuaciones no se puede realizar de forma caprichosa, hay que buscar la ecuación que se ha mostrado más efectiva en la descripción del proceso considerado, pero tratando de no elevar de forma excesiva la complejidad del modelo. En ese sentido son más aconsejables las ecuaciones con un reducido número de parámetros, ya que un excesivo número de parámetros en el modelo puede ralentizar, e incluso imposibilitar, las fases posteriores de la modelización.

La dinámica de cada uno de los compartimentos del modelo se simula como el balance de varios procesos que aportan o eliminan biomasa: ingestión, egestión respiración, exudación o excreción, sedimentación, muerte por predación y muerte natural. Una ecuación general en la que se incluyen todos estos procesos puede ser la base de todos los compartimentos considerados:

$$\frac{dA}{dt} = I - E - (r + ex + s + m)\,A - G$$

Donde:

A es la biomasa o concentración. (peso seco, clorofila a, masa carbono, masa nitrógeno, masa fosforo, etc.)

I es la ingestión (masa t^{-1})

E es la egestión (masa t^{-1})

r es la tasa de respiración (t^{-1})

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

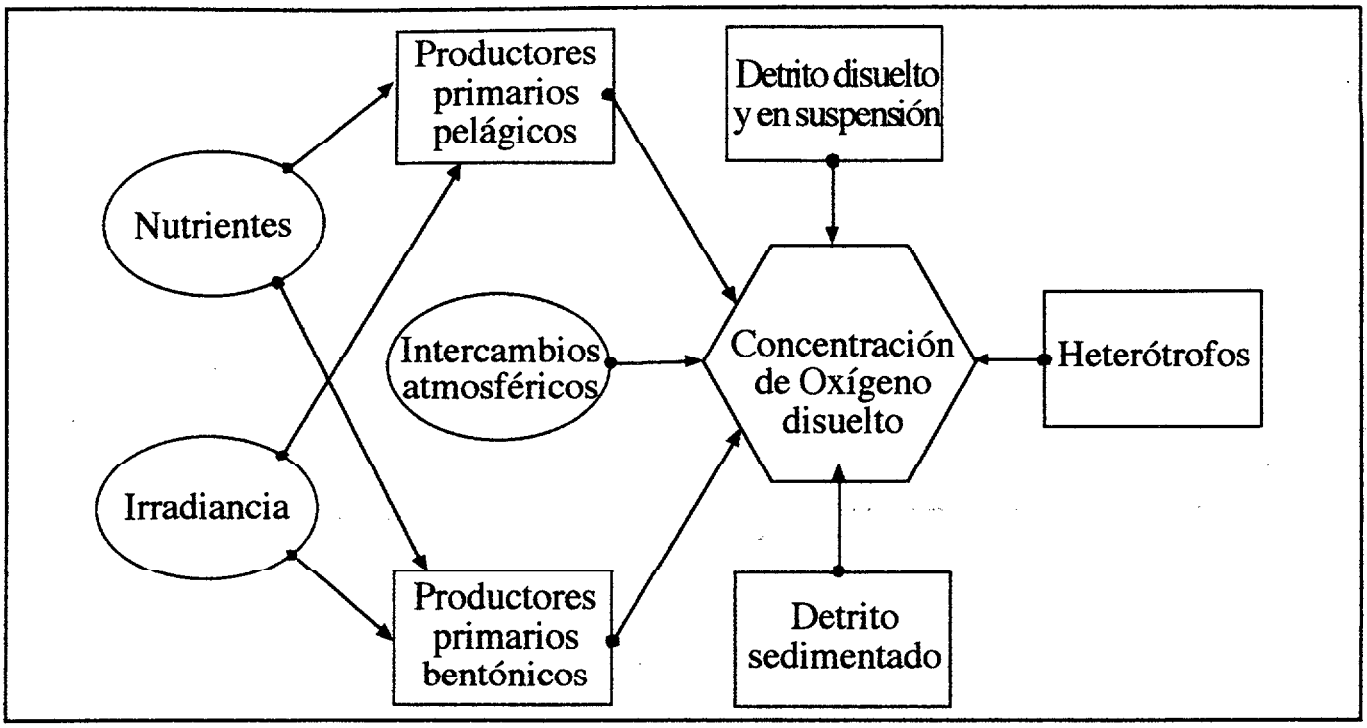


Figura 22.- Esquema básico de los elementos y procesos que van a considerarse en el modelo y sus relaciones. Encerrados en rectángulos los elementos que se incluyen en el modelo principal y encerrados en elipses los elementos y procesos incluidos en submodelos.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

ex es la tasa de excreción (t^{-1})

s es la tasa de sedimentación (t^{-1})

m es la mortalidad natural (t^{-1})

G es la mortalidad por predación (masa t^{-1})

Al formular cada uno de los procesos de entrada y salida de carbono para todos los compartimentos considerados en el sistema, obtendremos un sistema de ecuaciones diferenciales. Puesto que estos sistemas de ecuaciones rara vez tienen solución analítica, para resolverlos es necesario recurrir al cálculo numérico. La forma más práctica de resolver el sistema a través del cálculo numérico es utilizar la enorme potencia de cálculo que ofrecen los ordenadores, y para ello es necesario traducir estas ecuaciones a un código que pueda ser utilizado por el ordenador. En la actualidad existen programas informáticos que permiten realizar el proceso de formulación de un modelo de ecuaciones diferenciales a través de un interfaz gráfico. Para formular el modelo de la Charca de Maspalomas se utilizó uno de ellos, STELLA

II 3.0.7. En este programa los compartimentos están representados por rectángulos (fig. 23) y los flujos de materia que los comunican tienen forma de flechas de doble línea. Una válvula situada en los flujos de materia representa la función que controla el flujo. Además es posible añadir parámetros representados por círculos, que se conectan con otros elementos del programa mediante flujos de información (flechas de línea simple) para poder utilizar su valor en las funciones del modelo. Para reducir la complejidad visual del modelo se agrupan algunas partes formado estructuras denominadas submodelos (fig. 23), que también pueden conectarse con el resto del modelo mediante flujos de información.

A continuación se establecen todos los compartimentos modelizados, con todas sus interrelaciones, y se formulan las ecuaciones que las describen. Para cada uno de los parámetros que aparecen en las ecuaciones se ha realizado una revisión bibliográfica, y cuando había datos disponibles se ha calculado la media, los límites de un intervalo de confianza del 95%, la moda y los valores máximo y mínimo encontrados.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

FITOPLANCTON

La mayoría de los modelos expresan el fitoplancton en términos de biomasa, aunque en algunos casos se hace en términos de numero de células. Por esta razón muchos de los datos de producción que se pueden encontrar en la bibliografía están expresados como tasas de duplicación. La modelizacion en términos de biomasa es mas aconsejable en el caso de la simulación dinámica de redes tróficas, ya que facilita los cálculos de transferencias a lo largo de todos los niveles tróficos. Los datos de fitoplancton se expresarán en unidades de carbono, puesto que ya se ha establecido en la definición del problema. Las entradas y salidas modelizadas para el compartimento del fitoplancton se muestran de forma esquemática en la figura 24. La formulación de los flujos se detalla a continuación, y los valores utilizados para los parámetros de cada ecuación se han agrupado en la tabla 13.

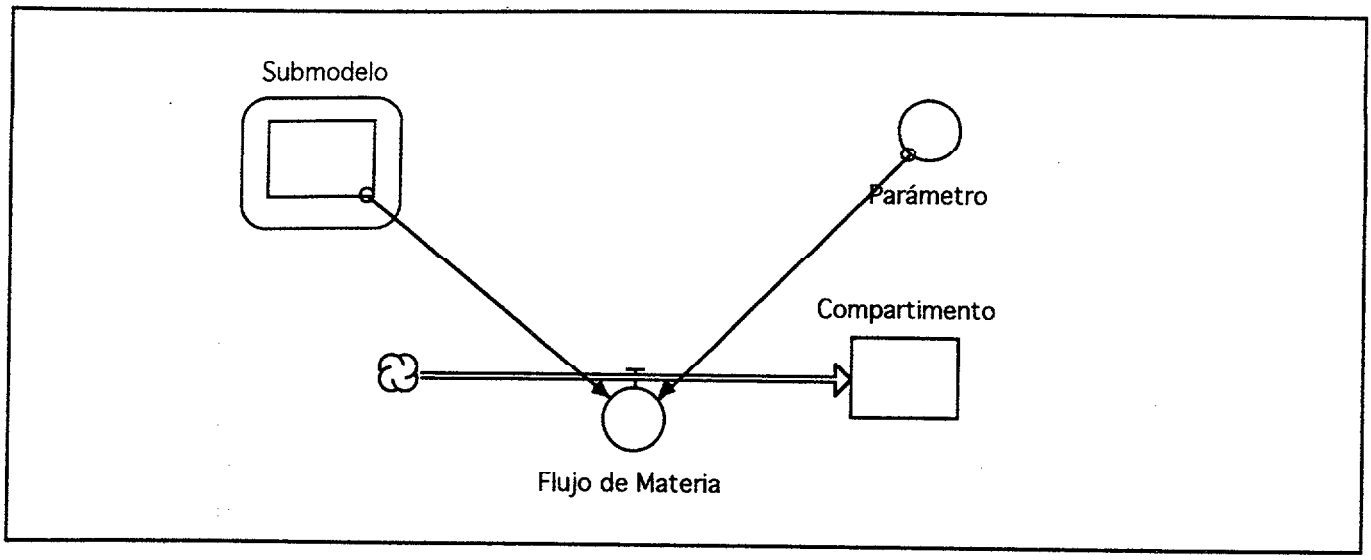


Figura 23.- Elementos del interfaz gráfico de STELLA II 3.0.7

PhytoAssim

Las entradas de carbono al compartimento del fitoplancton son debidas a la producción primaria, que está limitada por la concentración de nutrientes y la disponibilidad de luz. Blackman (1905) sugirió que la tasa de un proceso biológico está determinada por un solo factor limitante, lo cual es una generalización de la ley de Liebig. La función PhytoAssim es un operador lógico que se usa para determinar cuál de los dos factores considerados limita la producción primaria, eligiendo el menor de dos términos : PhytoLightAssim y PhytoNutrientAssim. Cada uno de ellos representa la máxima producción primaria posible en las condiciones de luz y nutrientes existentes expresadas en unidades de carbono.

PhytoLightAssim

Es una ecuación que da valores de carbono asimilado por fotosíntesis en función de la irradiancia disponible (Curva P/I). Hay varias expresiones propuestas para ajustar los datos P/I en la bibliografía. En este caso se ha elegido la de Webb *et al.* (1974), principalmente debido a la mayor abundancia de datos de parámetros en la bibliografía:

$$PhytoChlorophyll \cdot Phytomax \cdot (1 - e^{-\frac{Phytoalpha \cdot PhytoAvailableIrr}{Phytomax}})$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

PhytoChlorophyll es la clorofila del fitoplancton (µg Chla l^{-1})

Phytomax es un parámetro que representa la producción por unidad de biomasa a intensidades saturantes (mg C mg $Chla^{-1}$ h^{-1}).

Phytoalpha es un parámetro que representa la pendiente de la curva P/I cuando la irradiancia tiende a cero (mg C mg $Chla^{-1}$ h^{-1} [µE m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$).

NutrientAssimilation

La relación entre el crecimiento de los microorganismos y la concentración extracelular de sustrato fue propuesta originalmente por Monod (1942) extendiendo al proceso de crecimiento la cinética enzima-sustrato formulada por Michaelis y Menten (1913). Esta ecuación es ampliamente utilizada en modelos, e incluso basándose en ella se ha propuesto una expresión para situaciones con más de un sustrato limitante (Dugdale 1967). Puesto que los parámetros de una ecuación de asimilación limitada por dos nutrientes son muy complicados de medir en el campo, se admitió que solo había un nutriente limitante, y se usó la ecuación de Monod. El fosforo fue elegido como nutriente limitante, dado que en el estudio preliminar (capítulo II) se muestra limitante la mayor parte del tiempo, especialmente en las épocas de mayor abundancia de nutrientes, cuando se registran crecimientos más intensos.

$$PhytovsMacroalgIndex \cdot Phytoplankton \cdot PhytoVmax \cdot \left(\frac{DissolvedPhosphorus}{PhytoKs + DissolvedPhosphorus} \right)$$

Phytoplankton es la biomasa de fitoplancton (mg C), que dimensiona el flujo y le da unidades de carbono.

PhytoVmax es la velocidad máxima de asimilación de nutrientes del fitoplancton normalizada por unidad de biomasa (mg P h^{-1}(mg C)$^{-1}$).

PhytoKs es la constante de semisaturación del fitoplancton, la concentracion de nutrientes a la cual la asimilación es la mitad de la máxima (mg P m^{-3}).

DissolvedPhosphorus es la concentracion de fosforo inorgánico disuelto en el medio (mg P m^{-3}).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

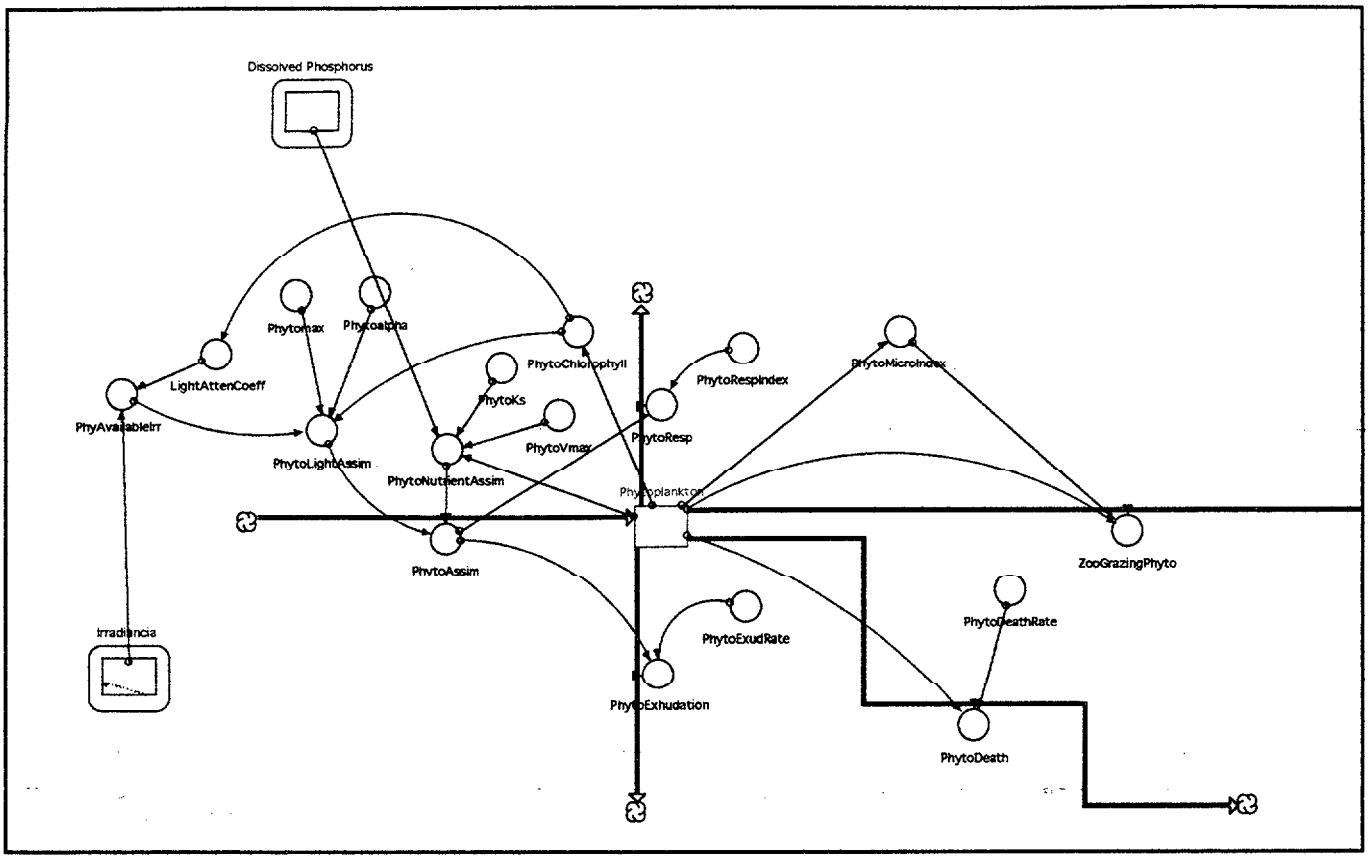


Figura 24.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del fitoplancton en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Esta ecuación da como resultado la masa de nutrientes máxima que puede asimilar el fitoplancton para una concentración de fitoplancton y nutrientes dada. Previamente determina si la asimilación supera la concentración de nutrientes existente y, si lo hace, la asimilación máxima se limita a los nutrientes disponibles. Antes de comparar el resultado de esta expresión con la producción máxima para una irradiancia dada, se expresa la asimilación en unidades de carbono mediante el índice de Redfield.

PhytoExudation

Para simular la exudación se supone una expresión lineal dependiente de la Producción Primaria. En la literatura se encuentran valores entre 0.2 y 62% (Valiela, 1984, Baird y Ulanowicz, 1989 y Jorgensen et al 1991). El índice utilizado inicialmente es el 20%, que esta en el rango mas utilizado en los modelos (20%-30%).

PhytoResp

La respiración del fitoplancton también se ha simulado como un porcentaje de la Producción Primaria. Podría haberse utilizado un polinomio que considerara la respiración basal y la respiración en función de la actividad, pero se ha elegido una expresión más sencilla.

PhytoDeath

Es la muerte por causas no relacionadas con la predación. A pesar de que en poblaciones sometidas a una gran predación no es necesario tener en cuenta este parámetro, es importante a la hora de simular florecimientos, ya que en estos casos controla las poblaciones de fitoplancton. Al contrario que los dos flujos anteriores se simula como un porcentaje de la biomasa.

PhytoChlorophyll

Es un índice que convierte los datos de biomasa del fitoplancton en carbono del modelo a concentraciones de clorofila. Esto es necesario por un lado para obtener datos con los que validar el modelo en las mismas unidades en las que habitualmente se mide, y por otra parte ese usa en la ecuación de asimilación por luz, ya que las curvas P/I suelen estar normalizadas a la clorofila. Como ya se ha mencionado, hay una gran variedad de índices carbono/clorofila, pero se ha asumido un valor de 30 al igual que en el modelo de red trófica.

PhytoBactIndex y PhytoMicroIndex

Son índices que reflejan la proporción entre fitoplancton y bacterias, y entre el fitoplancton y los microheterótrofos. Se usan para fraccionar el pastaje del microzooplancton y el zooplancton sobre los distintos grupos en función de su abundancia.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Flujo	Parámetro	n	Media	Sup [95%]	Inf [95%]	Moda	Máximo	Mínimo
PhytoLightAssim	Phytoalpha $mg\ C\ mg\ Chla^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	88	0.0477	0.0552	0.0401	0.032	0.2	0.005
	Phytomax $mg\ C\ mg\ Chla^{-1}\ h^{-1}$	88	6.0	7.1	4.9	4.3	23.3	1
NutrientAssimilation	PhytoVmax $mg\ P\ h^{-1}\ (mg\ C)^{-1}$		0.7					
	PhytoKs $mg\ P\ m^{-3}$	26	29.2	39.3	19.2	30	80	0.5
PhytoExudation	PhytoExudRate		0.2					
PhytoResp	PhytoRespIndex	26	0.16	0.24	0.07	0.05	0.8	0.05
PhytoDeath	PhytoDeathRate h^{-1}	8	0.0024	0.0041	0.0007	0.0013	0.0071	0.0002
MacroalgaeLightAssim	Macroalgaealpha $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	35	0.0989	0.1306	0.0672	0.015	0.335	0.0075
	MacroalgaePmax $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	28	8.8	10.7	6.9	6.7	21.7	0.87
MacroalgaeNutrientAssim	MacroalgaeVmax $mg\ P\ h^{-1}\ (mg\ C)^{-1}$		0.35					
	MacroalgaeKs $mg\ P\ m^{-3}$	7	26.36	47.56	5.13	20	50	2.5
MacroalgaeRespiration	MacroalgaeRespRate	8	0.23	0.42	0.04	0.02	0.8	0.05
MacroalgaeExhudation	MacroalgaeExudRate		0.2					
MacroalgaeDeath	MacroalgaeDeathRate h^{-1}		0.00024					

Tabla 13.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos del fitoplancton y las macroalgas. Los valores están expresados en porcentajes si no se indica lo contrario. En los casos en los que no se incluye información sobre la dispersión de la media se trata de valores estimados, el resto se ha obtenido de la bibliografía (FITOPLANCTON: Moshkina 1961, Harding *et al.* 1982, Parsons *et al.* 1984, Valiela 1984, Bowie *et al.* 1985, Harding *et al.* 1985, Langdon 1988, Baird y Ulanowicz 1989, Sakshaug *et al.* 1989, Capblancq 1990, Iriarte *et al.* 1991, Jørgensen et al 1991 y Grobbelaar *et al.* 1992. MACROALGAS: Valiela 1984, Bowie *et al.* 1985, Baird y Ulanowicz 1989, Jørgensen et al 1991, Peckol y Rivers 1996).

MACROALGAS

Este compartimento simula la biomasa de las macroalgas bentónicas de la Charca. La distinción de los productores bentónicos del modelo entre macroalgas y *Ruppia maritima* se justifica por el hecho de que las macroalgas pueden ver limitado su crecimiento por falta de nutrientes disueltos, debido a que no pueden obtener nutrientes del sedimento. Desde el punto de vista de la modelización este compartimento es muy similar al del fitoplancton, aunque la atenuación de la luz es mayor por su situación en el bentos. Las entradas y salidas modelizadas para este compartimento se muestran en la figura 25 de forma esquemática. La formulación de los flujos se detalla a continuación, y los valores utilizados para los parámetros de cada ecuación se han agrupado en la tabla 13.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

MacroalgaeAssim

Como en el caso del fitoplancton es un operador lógico que selecciona la tasa de asimilación menor (limitante) entre las máximas posibles en función de la irradiancia y los nutrientes (MacroalgaeLightAssim y MacroalgaeNutrienAssim).

MacroalgaeLightAssim

Este flujo está modelizado por una ecuación que da valores de carbono asimilado por fotosíntesis en función de la irradiancia disponible (Curva P/I). Entre las varias expresiones propuestas para ajustar los datos P/I, se eligió la de Webb *et al.* (1974), por las mismas razones que en el caso del fitoplancton:

$$MacroalgaeDryWeight \cdot MacroalgaePmax \cdot (1 - e^{-\frac{Macroalgaealpha \cdot MacroalgaeAvailableIrr}{MacroalgaePmax}})$$

MacroalgaeDryWeight es el peso seco de las macroalgas (g ps m^{-2}).

MacroalgaePmax es un parámetro que representa la producción por unidad de biomasa a intensidades saturantes (mg C g ps^{-1} h^{-1}).

Macroalgaealpha es un parámetro que representa la pendiente de la curva P/I

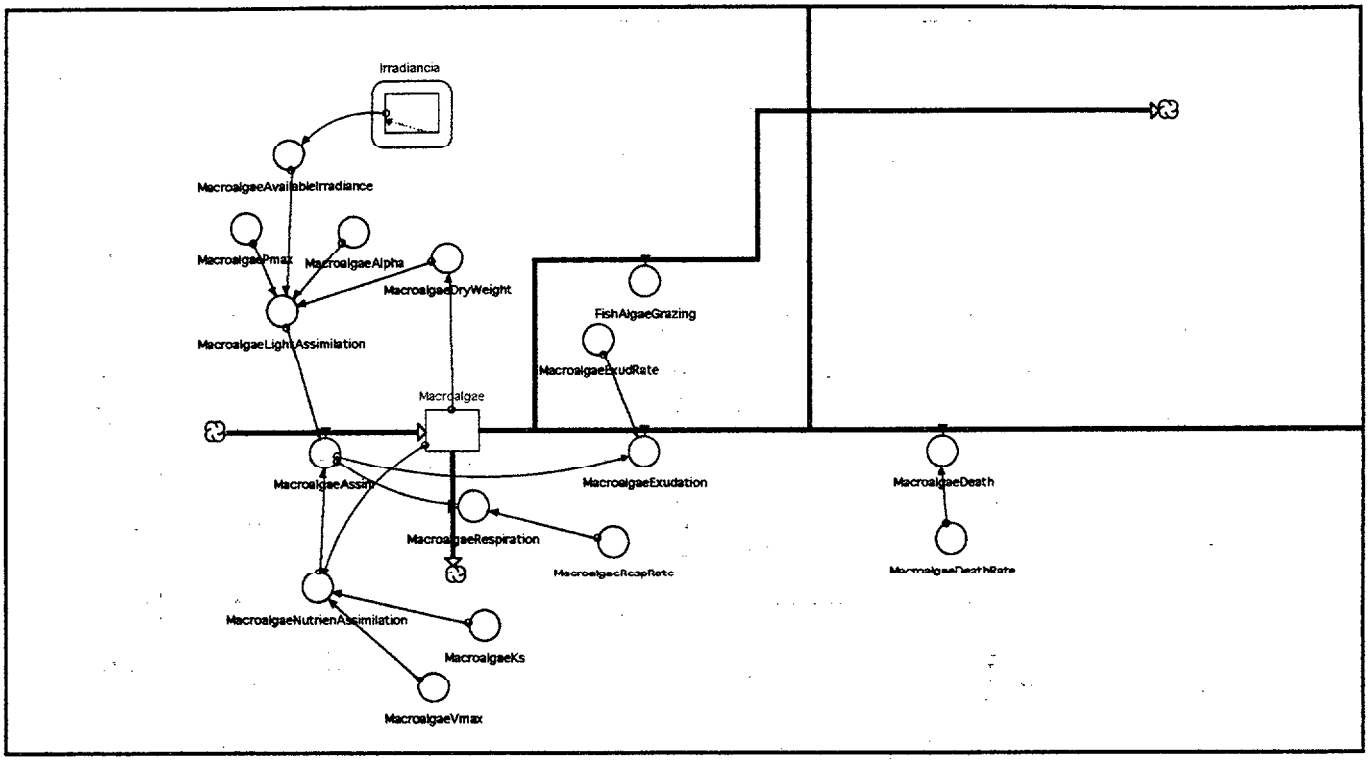


Figura 25.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de las macroalgas en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

cuando Y tiende a cero (mg C g ps^{-1} h^{-1} [µE m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$).

MacroalgaeNutrientAssimilation

Al igual que se ha hecho con el fitoplancton, se simula la asimilación limitada por la disponibilidad de nutrientes considerando al fosforo como nutriente limitante, y utilizando la expresión de Monod (1942).

$$Macroalgae \cdot MacroalgaeVmax \cdot \left(\frac{Phosphorus}{MacroalgaeKs + Phosphorus} \right)$$

Macroalgae es la biomasa de macroalgas (mg C).

MacroalgaeVmax es la velocidad máxima de asimilación de nutrientes de las macroalgas normalizada por unidad de biomasa (mg P h^{1} (mg C)$^{-1}$).

MacroalgaeKs es la constante de semisaturación de las macroalgas, la concentracion de nutrientes a la cual la velocidad de asimilación es la mitad de la máxima (mg P m^{-3}).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Phosphorus es la concentracion de fosforo inorgánico disuelto en el medio (mg P m^{-3}).

No se encontraron datos bibliográficos para MacroalgaeVmax (h^{-1}), por lo que se estimó un valor de 0.35 (Tabla 13), considerando que la velocidad máxima de asimilación de las macroalgas debe ser menor que la del fitoplancton.

MacroalgaeRespiration, MacroalgaeExudation y MacroalgaeDeath

Los flujos que simulan la respiración, exudación y muerte de las macroalgas se simulan como un porcentaje de la producción primaria. Los valores de los parámetros que controlan la respiración y la exudación se han obtenido de la bibliografía (Tabla 13), mientras que para la muerte se ha asumido un valor de 0.00024 al dia.

MacroalgaeDryWeight

Es un índice que convierte los datos de biomasa de las macroalgas en carbono a concentraciones de gramos de peso seco. Esta conversión es necesaria para calcular la asimilación por luz, ya que la curva P/I esta normalizada a peso seco. En la bibliografía se encuentran datos entre 30 y 50% (Bowie 1985), por ello se asume un valor intermedio del 40%.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

RUPPIA MARITIMA

Este compartimento simula la biomasa de *Ruppia maritima* en la Charca. Esta fanerógama presenta un ciclo de vida estacional, y por ello es necesario establecer en el modelo las ecuaciones de manera que controlen su germinación, crecimiento y muerte. Las entradas y salidas de carbono al compartimento se muestran de forma esquemática en la figura 26 . La formulación de los flujos se detalla a continuación, y los valores utilizados para los parámetros de cada ecuación se han agrupado en la tabla 14.

Germination

Esta es una función lógica que simula la germinación de las semillas de *Ruppia* el

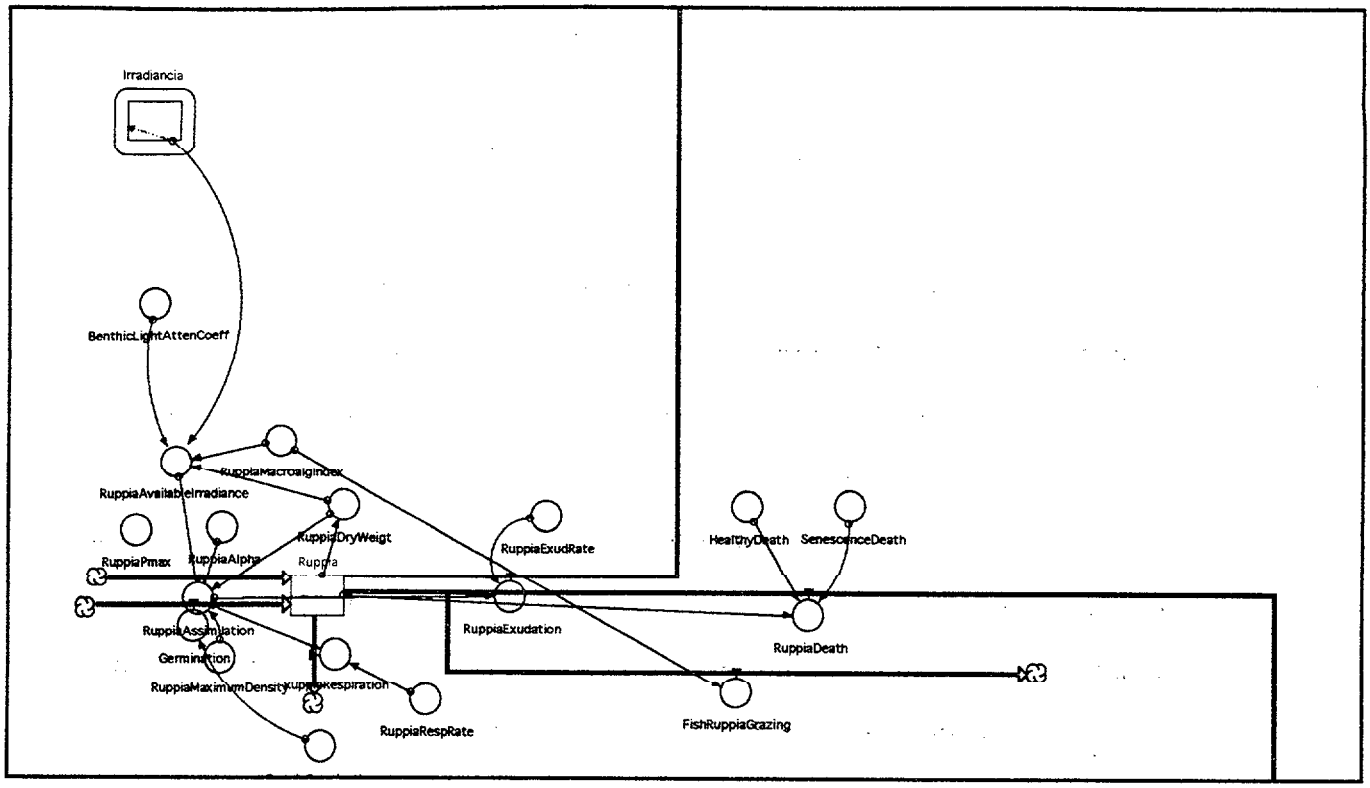


Figura 26.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de *Ruppia maritima* en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

dia juliano número 91 (1 de abril). Para ello introduce una cantidad inicial de carbono (3 g) en el compartimento, a partir de la cual comienza a aumentar la biomasa a través de la asimilación fotosintética (RuppiaAssimilation).

RuppiaAssimilation

En este caso no se trata de un operador lógico que elige el menor de dos términos, puesto que se considera que *Ruppia maritima* no esta nunca limitada por nutrientes al poder acceder a los del sedimento mediante las raíces. Así pues RuppiaAssimilation es una ecuación que da valores de carbono asimilado por fotosíntesis en función de la irradiancia (Curva P/I) usando la expresión propuesta por Webb *et al.* (1974).

$$(e^{-\frac{RuppiaDryWeight}{RuppiaMaximumDensity}}) \cdot RuppiaDryWeight \cdot RupiaPmax \cdot (1 - e^{-\frac{Ruppiaalpha \cdot RuppiaAvailableIrr}{RuppiaPmax}})$$

El primer termino simula la limitación el crecimiento de *Ruppia maritima* debida a la escasa profundidad de la Charca. La biomasa de la planta crece asintoticamente

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

hasta alcanzar un valor máximo preestablecido (RuppiaMaximumDensity).

RuppiaDryWeight es la biomasa expresada como peso seco (g ps m^{-2}).

RuppiaPmax es un parámetro que representa la producción por unidad de biomasa a intensidades saturantes (mg C g ps^{-1} h^{-1}).

Ruppiaalpha es un parámetro que representa la pendiente de la curva P/I cuando Y tiende a cero (mg C g ps^{-1} h^{-1} [µE m^{-2} s^{-1}]$^{-1}$).

RuppiaRespiration y RuppiaExudation

Estos flujos simulan las pérdidas de carbono debidas a la respiración y exudación, que se han simulado como funciones lineales de a asimilación al igual que para el resto de los productores primarios.

RuppiaDeath

Este flujo simula la muerte por causas no relacionadas con la predación. No se han encontrado índices que describan la muerte de *Ruppia*, pero su ciclo de vida esta muy bien descrito. Según Verhoeven (1979, 1980a, 1980b) las plantas comienzan a degradarse unos cinco meses después de la germinación. Por ello se formula la ecuación de muerte de Ruppia con dos términos: uno que simula la muerte en condiciones de la planta en el periodo de crecimiento (HealthyDeath, y otra que es la degradación al llegar el otoño (SenescenceDeath). Una función lógica aplica uno u otro en caso de que la fecha supere o no el dia juliano 240 (28 de agosto).

Los porcentajes de muerte en casa caso se han establecido de forma arbitraria dada la inexistencia de datos bibliográficos (Tabla 14).

RuppiaDryWeight

Es un índice que transforma los datos de biomasa de las macroalgas del modelo en unidades de gramos de peso seco. Esta transformación es necesaria para calcular la asimilación por luz, ya que la curva P/I esta normalizada a peso seco. Utilizando los datos obtenidos de contenido de carbono por gramo de peso seco para *Ruppia* por Twilley *et al.* (1986): RuppiaDryWeight = Macroalgae/326.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Flujo	Parámetro	n	Media	Sup [95%]	Inf [95%]	Moda	Máximo	Mínimo
RuppiaAssimilation	Ruppiaalpha $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	35	0.0989	0.1306	0.0672	0.015	0.335	0.0075
	RuppiaPmax $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	28	8.8	10.7	6.9	6.7	21.7	0.87
	RuppiaMaximumDensity $g\ ps\ m^{-2}$	8	908	1244	572		1784	400
RuppiaRespiration	RuppiaRespRate	3	0.456	0.552	0.312		0.552	0.312
RuppiaExudation	RuppiaExudRate		0.2					
RuppiaDeath	HealthyDeath h^{-1}		0.002					
	SenescenceDeath h^{-1}		0.008					
ZooGrazingPhy **ZoograzingMic**	ZoopVmax h^{-1}	8	0.078	0.112	0.043	0.075	0.143	0.0042
	ZoopKs $mg\ C\ m^{-3}$	6	447	611	344	6.7	1000	164
	ZoopThreeshold $mg\ C\ m^{-3}$	6	40	57	23	50	50	20
ZoopEgestion	ZooEgestRate		0.2					
ZooExcretion	ZooExcIndex		0.15					
ZooRespiration	ZooRespIndex	16	0.264	0.384	0.144		0.72	0.02
ZooDeathandSedimentation	ZooDeathandSedimIndex h^{-1}	10	0.00196	0.00368	0.00023	0.00042	0.00646	0.00002

Tabla 14.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de *Ruppia maritima* y el zooplancton. Los valores están expresados en porcentajes si no se indica lo contrario. En los casos en los que no se incluye información sobre la dispersión de la media se trata de valores estimados, el resto se ha obtenido de la bibliografía (RUPPPIA: Edwards 1978, Valiela 1984, Bowie *et al.* 1985, Baird y Ulanowicz 1989, Jorgensen *et al.* 1991 y Peckol y Rivers 1996 . ZOOPLANCTON: Bowie *et al.* 1985).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

RuppiaMacroalgaeIndex

Es un índice que refleja la proporción entre Ruppia y las Macroalgas, se usa para fraccionar la luz que reciben los dos grupos en función de su abundancia.

RuppiaMaximumDensity

Es la densidad máxima que se puede esperar que alcance *Ruppia maritima* expresada en gramos de peso seco por metro cuadrado. Puesto que no se han publicado estimaciones de la biomasa máxima que puede alcanzar, fue necesario estimar un valor (908 g ps m^{-2}) utilizando datos bibliográficos publicados para ecosistemas similares (Singleton 1951, Grontved 1958, Edwards 1978, Heitzman 1978, Verhoeven 1980a, Harlin y Thorne-Miller 1981, Harrison 1982, Swiderek 1982, Pulich 1985 y Flores-Verdugo *et al.* 1988).

ZOOPLANKTON

El zooplancton se incluye en los modelos acuáticos principalmente debido a sus efectos sobre los productores primarios y los nutrientes. Tanto los microheterótrofos como el zooplancton tienen un efecto en la dinámica de las microalgas a través el pastaje, y también en la dinámica de los nutrientes a través de la excreción. Este grupo puede modelizarse como un solo elemento que represente el zooplancton total o como varios grupos funcionales. Los grupos pueden representar diferentes clases tróficas (herbívoros, carnívoros, omnívoros, filtradores selectivos, filtradores no selectivos, etc.) o distintos grupos taxonómicos (cladoceros, copépodos, rotíferos, etc.). En el estudio previo se ha mostrado que se alternan estados con abundancia de copépodos y rotíferos. Esta característica parece justificar que el modelo tenga en cuenta por separado a ambos. Pero, puesto que entre los objetivos del modelo no se trata de dilucidar los procesos que dan lugar a esta alternancia, la consideración de rotíferos y copépodos por separado añadiría una complejidad estéril. Por esta razón el zooplancton se modeliza como un solo compartimento, y al hacer la revisión bibliográfica de los parámetros se ha puesto especial cuidado en caracterizar esta

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

heterogeneidad incluyendo datos de los dos grupos mayoritarios mencionados. En la figura 27 se representan las relaciones consideradas para el compartimento del zooplancton, y en la tabla 14 la revisión de los valores de los parámetros.

Como se ha mencionado, el zooplancton tienen una gran influencia en el ciclo de nutrientes del ecosistema a través del pastaje. En la modelizacion del pastaje hay dos tendencias principales: utilizar la ecuación propuesta para la cinética enzimática por Michaelis-Menten (1913), o la de Ivlev (1966). La ecuación de Michaelis-Menten es una función hiperbólica semejante a las utilizadas en los cálculos de crecimiento del fitoplancton, mientras que la formulación de Ivlev es una función exponencial. Ambas tienen dos parámetros (tres si se considera el umbral mínimo de concentración de presas en el cual se inhibe el pastaje), y toman valores mínimos a concentraciones bajas de alimento y un valor de 1 a concentraciones máximas. La diferencia esencial es que para concentraciones de alimento por debajo de la constante de semisaturación, los valores de la ecuación de Ivlev son ligeramente menores que los de Michaelis-Menten, y para concentraciones de alimento por encima de la constante de semisaturación la función de Ivlev da valores más altos y se aproxima más rápidamente a la saturación. Se han propuesto modificaciones posteriores sobre estas funciones, pero por lo general suponen incrementos en la complejidad que sólo se justifican en modelos con objetivos muy específicos (Bloomfield *et al.* 1973, Park *et al.* 1974, Di Toro y Matystik 1980).

Puesto que la ecuación de Michaelis-Menten viene siendo utilizada hace más tiempo hay una mayor cantidad de parámetros publicados en la bibliografía, y debido a ello se utilizará para modelizar todos los pastajes del modelo de la Charca.

En el modelo de la Charca el zooplancton pasta sobre dos tipos de presa diferentes, esto hace necesario calcular una demanda total de alimento y dividirla entre las dos presas en función de su abundancia. Esta aproximación no tiene en cuenta la preferencia por un determinado alimento de los predadores (predación selectiva), pero

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

esto sería compleja de modelizar y no aportara información útil para los objetivos del modelo. El mayor inconveniente de este tipo de formulación es que una de las presas puede extinguirse si la otra es muy abundante, a pesar de que la ecuación tenga un umbral mínimo de filtración. Por ello en cada uno de los flujos que simulan el pastaje del zooplancton se incluye una función lógica que los hace 0 cuando la concentración de la presa disminuye por debajo del umbral establecido.

ZooPastajePhy y ZooPastajeMic

Estos flujos se modelizan utilizando la ecuación de Michaelis-Menten para simular el pastaje sobre el fitoplancton

$$PhytoMicroIndex \cdot Zooplankton \cdot ZooVmax$$

$$\left(\frac{Microheterothrops + Phytoplankton - ZooThreeshold}{Microheterothrops + Phytoplankton + ZooKs - ZooThreeshold}\right)$$

y los microheterótrofos

$$(1 - PhytoMicroIndex) \cdot Zooplankton \cdot ZooVmax \cdot$$

$$\left(\frac{Microheterothrops + Phytoplankton - ZooThreeshold}{Microheterothrops + Phytoplankton + ZooKs - ZooThreeshold}\right)$$

PhytoMicroIndex es el índice de abundancia relativa de fitoplancton.

Zooplankton es la biomasa del zooplancton (mg C).

ZooVmax es la velocidad máxima de asimilación de carbono de la presa por unidad de biomasa del predador (h^{-1}).

Microheterothrops es la concentracion de carbono de los microheterotrofos (mg C m^{-3}).

Phytoplankton es la concentracion de carbono fitoplanctónico (mg C m^{-3}).

ZooThreeshold es la concentracion mínima a la que el zooplancton deja de consumir presas (mg C m^{-3}).

ZooKs es la constante de semisaturación, representa la concentracion de carbono de las presas a la cual el consumo es la mitad del máximo (mg C m^{-3}).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

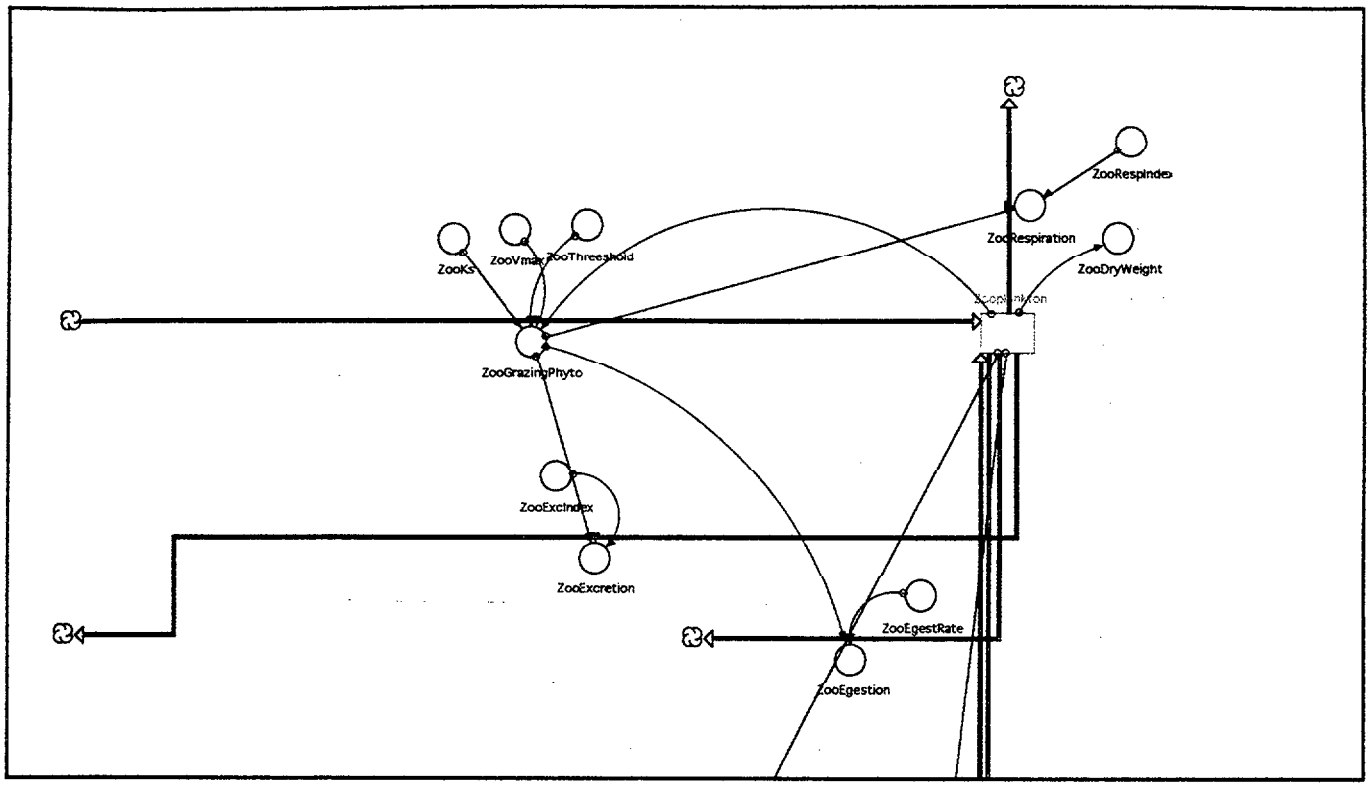


Figura 27.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del zooplancton en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

ZoopEgestion, ZoopExcretion, ZooRespiration y ZooDeath

La egestión y la excreción se simulan como relaciones lineales de la asimilación, admitiendo inicialmente unos valores arbitrarios (egestión 20% y excreción 15%). El metabolismo respiratorio del zooplancton se modeliza también como una proporción de la ingestión y la muerte como una proporción de la biomasa, pero en ambos casos se utilizan datos bibliográficos para obtener el valor de los parámetros (Tabla 14).

ZooDryWeight

La mayoría de los datos del zooplankton están expresados como peso seco, por eso hay que utilizar una conversión de carbono a peso seco para facilitar la comparación con los datos medidos. Esta relación es bastante estable en los análisis CHN de las muestras de Zooplankton pescadas, y además está dentro del rango que se describe en la bibliografía. Por todo ello se utiliza un valor de 35% de C en el peso seco.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

BACTERIAS

Este compartimento simula la biomasa de las bacterias pelágicas que asimilan materia orgánica disuelta y las que viven asociadas a la materia orgánica particulada. La inclusión de un compartimento de bacterias en el modelo tiene en cuenta la posibilidad de que parte de la materia orgánica disuelta proveniente de los productores primarios vuelva a la cadena trófica pelágica. El compartimento de las bacterias únicamente establece la conexión de la materia orgánica disuelta con la cadena trófica pelágica, su mera existencia no implica que esta conexión sea eficiente. Serán los parámetros que describen la actividad fisiológica y las relaciones tróficas de las bacterias los que determinarán si la materia orgánica asimilada volverá a la cadena trófica mayoritariamente (link), o se inmovilizará en este compartimento y acabará sedimentando (sink). En la figura 28 se muestran las relaciones consideradas para este compartimento, y en la tabla 15 las revisiones hechas para determinar los valores de los parámetros de cada uno de los flujos.

BactAssimDOM

La asimilación bacteriana se suele modelizar por medio de la ecuación de Michaelis-Menten (1913). Por lo general los parámetros que requiere la ecuación se miden utilizando métodos de marcaje radiactivo, lo cual hace complejo realizar estimaciones en el campo. Por otra parte los parámetros de asimilación que se encuentran en la literatura corresponden a sustancias utilizadas para los experimientos, que no tienen porqué ser mayoritarias en el medio que se está estudiando. Por todo ello se consideró más acertado hacer una estimación de parámetros basada en los cálculos de la asimilación de bacterias realizados en el capítulo III. Asumiendo que a la concentración de COD en el tercer estadio (97116 mg C m^{-3}) la asimilación de las bacterias era máxima, y que BactKs (mg C m^{-3}) podría tener un valor en torno a 50000 (Tabla 14).

$$Bacteria \cdot BactVmax \cdot \left(\frac{DOM}{BactKs + DOM}\right)$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

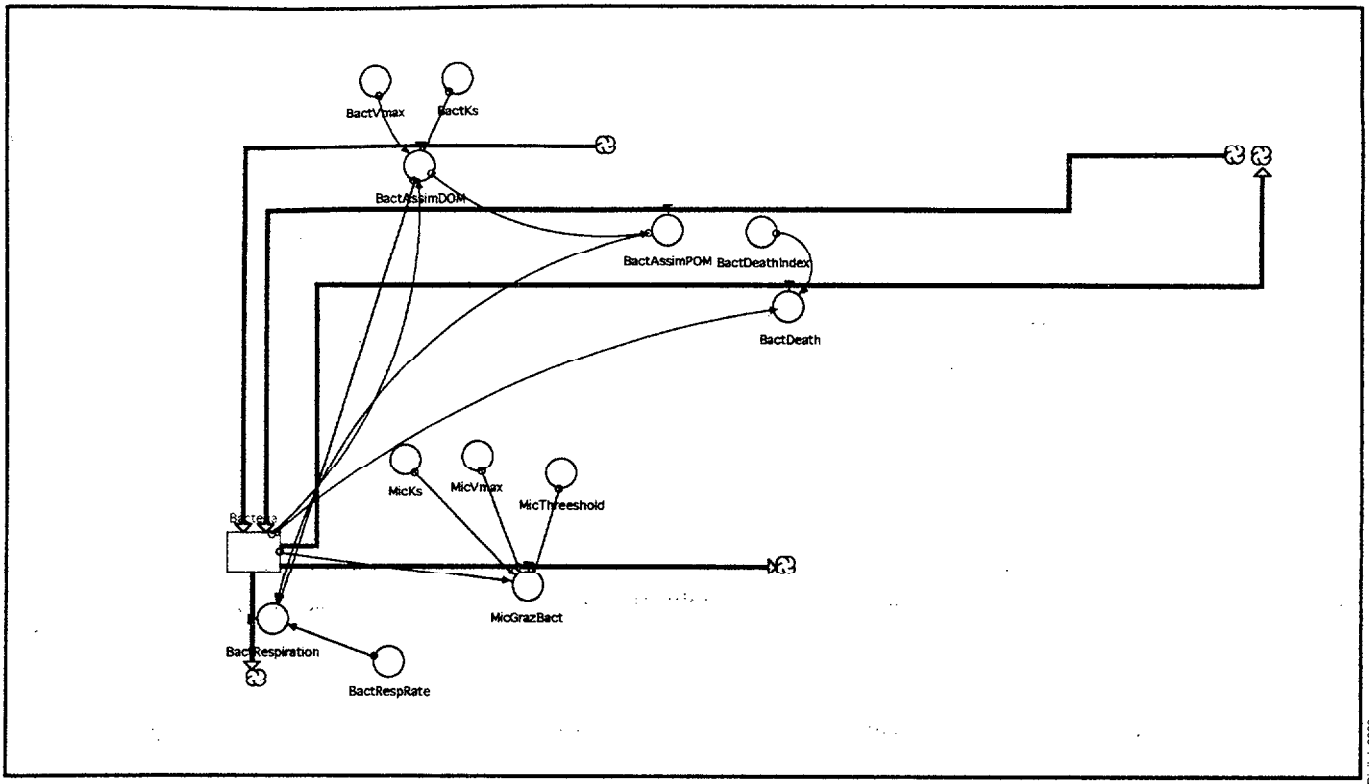


Figura 28.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de las bacterias en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

La tendencia lógica sería considerar que la asimilación bacteriana está limitada únicamente por la disponibilidad de carbono orgánico disuelto. Sin embargo diversos autores han publicado datos que muestran que las bacterias tienen una gran afinidad por el fosforo disuelto, incluso mayor que el fitoplancton (Jansson 1988). Esto hace que se establezca una relación competitiva entre el fitoplancton y las bacterias, y puede dar como resultado que las bacterias sean un sumidero de nutrientes en lugar de una fuente de los mismos (Bostrom *et al.* 1988, Jansson 1988, Vadstein *et al.* 1988, Menendez *et al.* 1993). Por ello la asimilación de carbono orgánico disuelto está limitada por una función lógica que comprueba si existe suficiente fosforo disuelto y si no lo hay limita la asimilación de COD a lo que permite máximo de fosforo disponible.

BactAssimPOM

Simula la asimilación de las bacterias que se fijan sobre la materia orgánica particulada, y que según Ulanowicz (1989) son un 20% de las bacterias de vida libre.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Dadas las especiales características del recurso que consumen, se admite de forma arbitraria que la asimilación sobre el COP es un 5% de la asimilación sobre el COD.

BactRespiration

La respiración bacteriana se modelizó como un porcentaje del carbono asimilado, y la proporción respirada se calculó utilizando datos Carpenter (1980) y Cole *et al.* (1982).

MICROHETEROTROFOS

El compartimento de los microheterótrofos representa el vínculo trófico entre las bacterias y el resto de la cadena pelágica. Las entradas de biomasa a este compartimento se producen por el pastaje sobre el fitoplancton y las bacterias. Y las salidas son debidas a la respiración, flujos al detrito, y el pastaje por parte del zooplancton. En la figura 29 se representan esquemáticamente estos flujos modelizados para los microheterótrofos, y en la tabla 15 se incluyen los valores estimados para los parámetros de cada uno de los flujos.

MicGrazPhy y MicGrazBact

Estos flujos modelizan el pastaje de los microheterotrofos, mediante la ecuación de Michaelis-Menten, sobre el fitoplancton

$$PhytoBactIndex \cdot Microheterothrops \cdot MicVmax \cdot \left(\frac{Bacteria + Phytoplankton - MicThreeshold}{Bacteria + Phytoplankton + MicKs - MicThreeshold} \right)$$

y sobre las bacterias.

$$(1 - PhytoBactIndex) \cdot Microheterothrops \cdot MicVmax \cdot \left(\frac{Bacteria + Phytoplankton - MicThreeshold}{Bacteria + Phytoplankton + MicKs - MicThreeshold} \right)$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Flujo	Parámetro	n	Media	Sup [95%]	Inf [95%]	Moda	Máximo	Mínimo
BactAssimDOM	BactVmax h^{-1}	3	28.5	47	10		40	17
	BactKs $mg\,C\ m^{-3}$		50000					
BactAssimPOM			0.05					
BactRespiration	BactRespRate	2	0.595	0.664	0.526		0.65	0.56
MicGrazPhy MicGrazBact	MicVmax h^{-1}	2	0.075	0.173	0		0.125	0.025
	MicKs $mg\,C\ m^{-3}$	2	375	522	228		450	300
	MicThreeshold $mg\,C\ m^{-3}$		10					
MicRespiration	MicRespRate	2	0.16	0.43	0		0.3	0.02
MicExcretion	MicExcIndex		0.15					
MicDeath	MicDeathIndex h^{-1}		0.0024					

Tabla 15.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de las bacterias y los microheterótrofos. Los valores están expresados en porcentajes si no se indica lo contrario. En los casos en los que no se incluye información sobre la dispersión de la media se trata de valores estimados, el resto se ha obtenido de la bibliografía (BACTERIAS: Carpenter 1980 y Cole *et al.* 1982. MICROHETEROTROFOS: Bowie *et al.* 1985).

PhytoBacterIndex es el índice de abundancia relativa de fitoplancton y bacterias.

Microheterothrops es la biomasa de los microheterotrofos (mg C).

MicVmax es la velocidad máxima de asimilación de carbono de la presa por unidad de carbono del predador (h^{-1}).

Bacteria es la concentracion de carbono bacteriano (mg C m^{-3}).

Phytoplankton es la concentracion de carbono fitoplanctónico (mg C m^{-3}).

MicThreeshold es la concentracion mínima a la que los microheterótrofos dejan de consumir presas (mg C m^{-3}).

MicKs es la constante de semisaturación, representa la concentracion de carbono de las presas a la cual la asimilación es la mitad de la máxima (mg C m^{-3}).

MicRespiration, MicExcretion y MicDeath

Son los flujos que modelizan los retornos de biomasa al carbono inorgánico, orgánico disuelto y particulado respectivamente. Como en el resto de los compartimentos la respiración y la excreción se formulan como tasas en función de la ingestión, mientras que la muerte se expresa en función de la biomasa (Tabla 15).

PECES

El compartimento de los peces engloba la biomasa de las especies de peces mayoritarias en la Charca: *Liza aurata, Dicentractus punctatus* y *Diplodus sargus* . Para dimensionar la biomasa y estructurar las relaciones tróficas de este compartimento se utilizaron los datos del informe sobre la comunidad ictiológica realizado por Moreno en 1996. Las relaciones tróficas consideradas se muestran en la figura 30 de forma esquemática.

En el modelo se ha considerado que los peces consumen mayoritariamente productores bentónicos y detrito del sedimento (donde se incluye a los organismos bentónicos), y que por el contrario tienen un impacto mínimo en el sistema pelágico. Dado que los flujos de carbono relacionados con los peces representan un pequeño

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

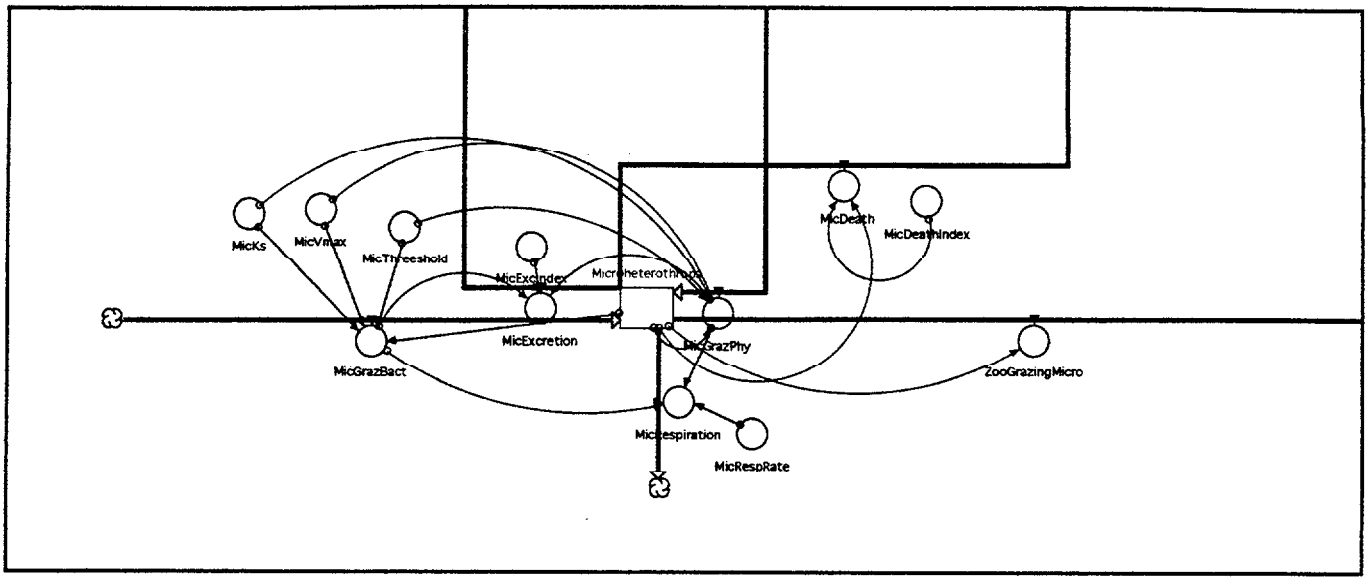


Figura 29.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de los microheterotrofos en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

porcentaje en el modelo, se utilizan ecuaciones de asimilación y metabolismo lineales. Probablemente podría obtenerse una simulación más verosímil con ecuaciones más complejas, pero la magnitud del error cometido con la simplificación no justifica un incremento de la complejidad.

Para simular el consumo sobre los diferentes recursos que explotan los peces se usaron datos de contenidos estomacales (Moreno 1996). Las dietas encontradas son diferentes para cada especie, así que se calculó una media de los tres peces que se encontraron mayoritariamente en la Charca. Dado que en este modelo se considera a los invertebrados incluidos en el compartimento del sedimento, para calcular las dietas se consideró su biomasa incluida en el carbono detrítico sedimentado. Con estas consideraciones se estimo que el 82% del consumo potencial de los peces en función de su biomasa se satisface con detrito y el 18% restante con productores bentónicos. Para tener en cuenta las situaciones donde no hay productores bentónicos, se asumió que los peces comían inicialmente en los productores primarios disponibles y si no alcanzaban el 18% lo compensaban aumentado el consumo de detrito.

FishAlgaePastaje, FishRuppiaPastaje y FishDetritiv

Estos flujos modelizan el pastaje de los peces sobre las macroalgas

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

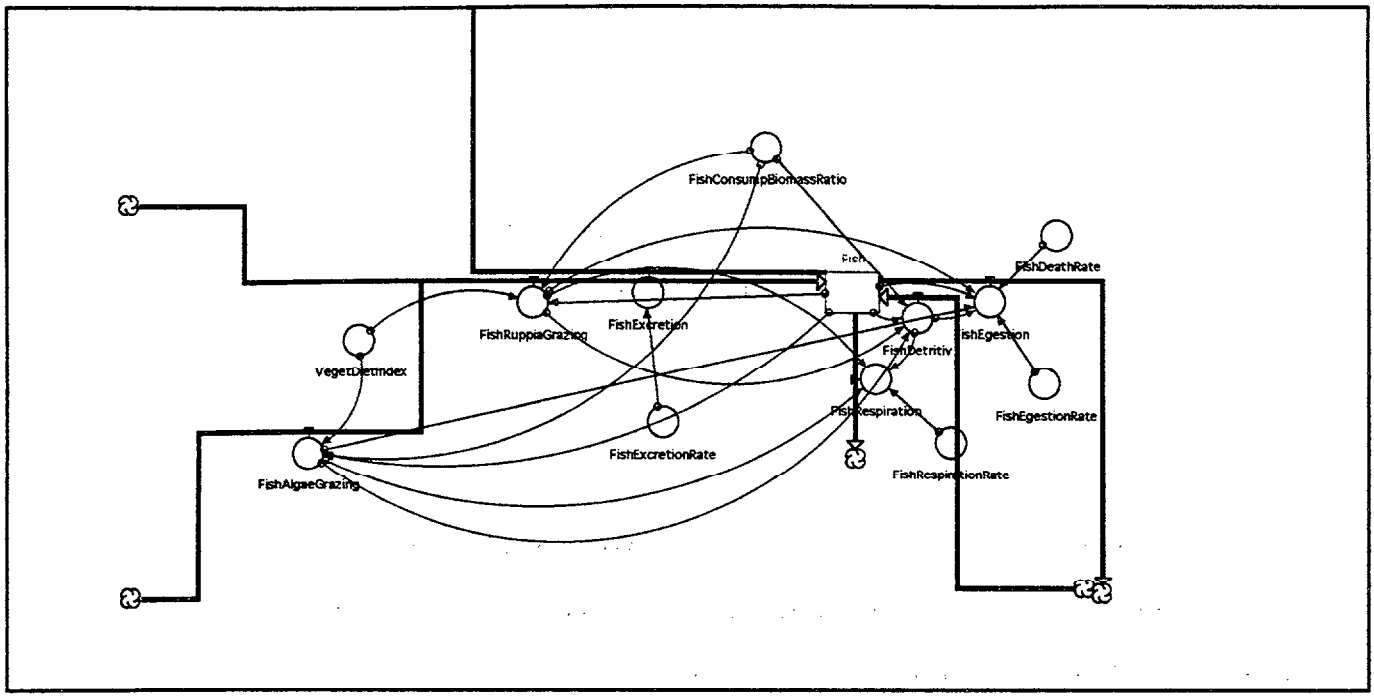


Figura 30.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento de los peces en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

$$FishConsumpBiomassRatio \cdot (1 - RuppiaMacroalgIndex) \cdot VegetDietIndex \cdot Fish$$

Ruppia maritima

$$FishConsumpBiomassRatio \cdot RuppiaMacroalgIndex \cdot VegetDietIndex \cdot Fish$$

y detrito

$$FishConsumpBiomassRatio \cdot Fish - (FishGRazingRuppia + FishGrazingAlgae)$$

RuppiaMacroRatio es la proporción de biomasa de Ruppia.

Fish es la biomasa de peces (mg C m^{-3}).

FishConsumpBiomassRatio es el consumo potencial de carbono por unidad de biomasa (h^{-1}).

VegetDietIndex es un parámetro que indica el porcentaje que representan los productores bentónicos en la dieta de los peces.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Flujo	Parámetro	n	Media	Sup [95%]	Inf [95%]	Moda	Máximo	Mínimo
FishAlgaeGrazing FishRuppiaGrazing FishDetritiv	VegetDietIndex		0.18					
	FishConcumpBiomassRatio h^{-1}		0.001					
FishRespiration	FishRespirationRate		0.32					
FishEgestion	FishEgestionRate	24	0.164	0.194	0.134	0.104	0.4	0.03
FishExcretion	FishExcretionRate	25	0.089	0.103	0.075	0.1	0.18	0.025
Aggregation	AggregationRate h^{-1}		0.00002					
POMSedimentation	POMSedimRate	15	0.071	0.011	0.003	0.002	0.025	0.0004
Lixiviation	LixiviationRate h^{-1}		0.00208					
AtmosphericFlux	WindThreeshold $m\ s^{-1}$		6					

Tabla 16.- Valores usados en los parámetros de los diferentes flujos de los compartimentos de los peces, el detrito y el submodelo de óxigeno disuelto. Los valores están expresados en porcentajes si no se indica lo contrario. En los casos en los que no se incluye información sobre la dispersión de la media se trata de valores estimados, el resto se ha obtenido de la bibliografía (PECES: Carpenter 1980 y Cole *et al.* 1982 . MOD y MOF: Bowie *et al.* 1985, y Peterson 1984. SUBMODELO DE OXIGENO DISUELTO: Boynton *et al.* 1978 y Kemp y Boynton 1980).

FishRespiration, FishEgestion y FishExcretion

Todos estos flujos simulan pérdidas de carbono y se modelizan como un porcentaje de la ingestión. En la bibliografía se encuentran índices calculados para especies concretas en situaciones experimentales diferentes mediante los cuales se han calculado valores para cada uno de los parámetros (Tabla 16).

FishConsumpBiomassRatio

Es un índice que se usa para calcular la demanda potencial de alimento para en función de la biomasa del organismo. Para calcularlo se hizo una media con datos de consumo/biomasa de la bibliografía para cada tipo de pez (detritívoro, carnívoro, herbívoro) ponderada según la biomasa presente en la Charca.

DOM y POM

En el detrito pelágico se consideran dos compartimentos. Por un lado la materia orgánica disuelta (MOD), formada por los exudados de los productores primarios y otras sustancias orgánicas provenientes de los heterótrofos. Por otro lado se considera la materia orgánica particulada (MOP), que procede principalmente de la egestión y muerte de los organismos. Como todos los procesos que aportan carbono al detrito ya se han considerado al describir cada uno de los compartimentos, solo queda por modelizar la relación entre ambas formas de detrito. En la figura 31 se representan todas las relaciones de los compartimentos detríticos con el resto de los compartimentos. Solamente se ha considerado un proceso que relaciona el detrito disuelto con el particulado, la agregación, que se ha asumido un 15% anual, según datos de Peterson (1984).

Sedimentation

A partir de datos bibliográficos de velocidades de hundimiento para el fitoplancton se calculó un porcentaje diario de hundimiento de MOP (Tabla 16). Para ello se ha asumido que las partículas de detrito están en el rango de tamaños del fitoplancton.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

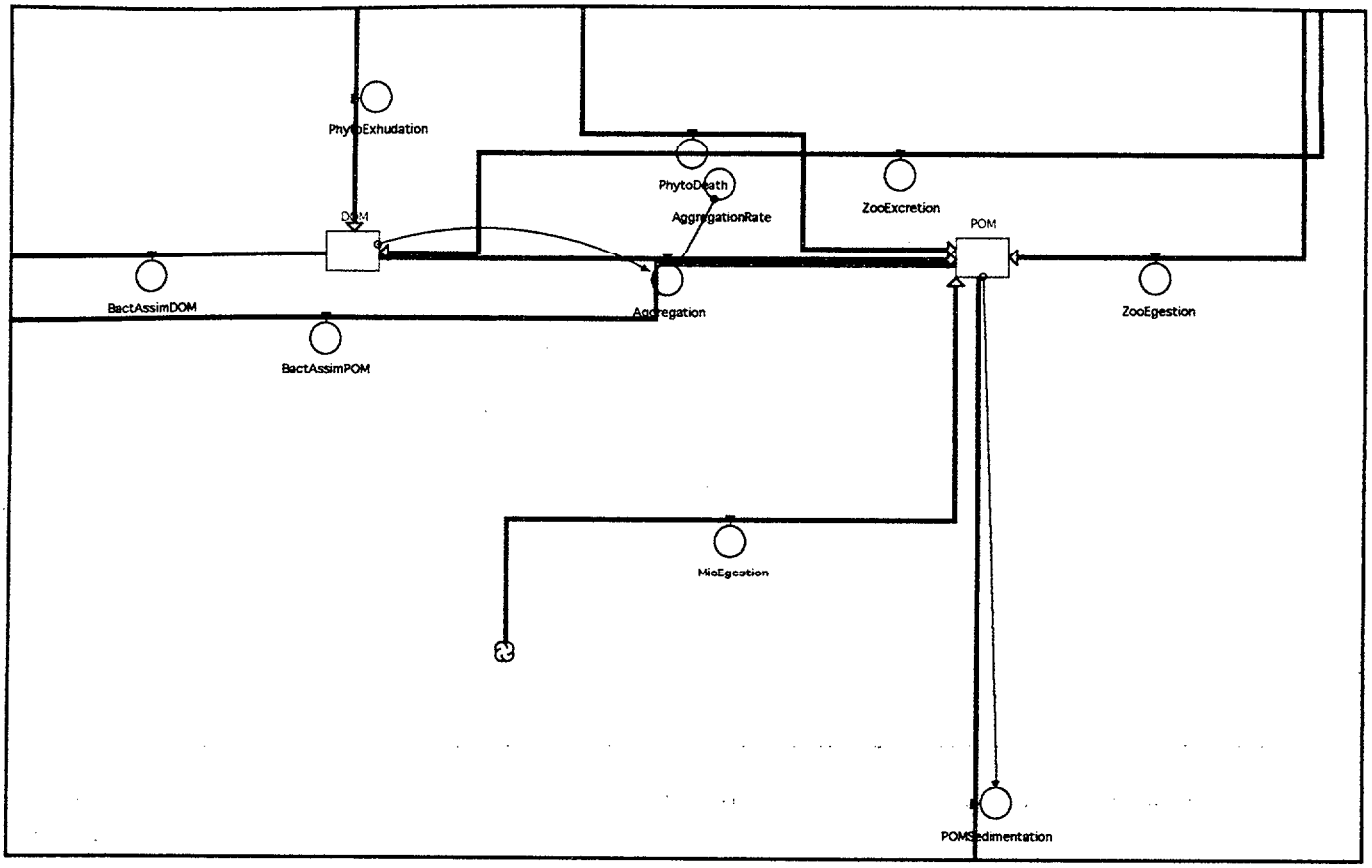


Figura 31.- Representación de las relaciones establecidas para los compartimentos de la materia organica disuelta y particulada en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

SEDIMENTO

En este compartimento se consideran indistintamente la materia orgánica detrítica sedimentada, la biomasa bacteriana asociada, y los invertebrados bentónicos. Esta simplificación está justificada puesto que el metabolismo de los organismos bentónicos (el proceso más importante para el objetivo del modelo) se suele modelizar como un consumo de oxígeno por el sedimento, evitando la complejidad de la simulación del ecosistema bentónico y la necesidad de datos asociada. En la figura 32 se representan las relaciones entre el sedimento y el resto de los compartimentos, así como las cajas que simulan los procesos de degradación del material sedimentado.

SedimentOxygenConsumption

El proceso principal que va a gobernar el consumo de oxigeno es la descomposición de la materia orgánica que va llegando al sedimento. Puesto que la

materia detritica que se sedimenta procede en su mayor parte de *Ruppia maritima*, se asumen los datos de consumo de oxígeno en la degradación de *R. maritima* para toda la materia sedimentada. Twilley *et al.* (1986) realizaron un experimento de degradación de *R maritima* en el cual observaron tres fases de consumo de oxígeno : 0.5 mg O_2 g ps^{-1} h^{-1} los primeros 5 días, 0.4 mg O_2 g ps^{-1} h^{-1} hasta el dia 25 y 0.2 mg O_2 g ps^{-1} h^{-1} hasta el dia 50.

Para simular este proceso de oxidación se incluyen en el modelo unos compartimentos (LixiviationPhase, FirstDegradatonPhase y SecondDegradationPhase) en los cuales la materia circula 5, 20 y 25 días respectivamente, consumiendo oxígeno a diferentes velocidades. El oxígeno consumido en este proceso se contabiliza en el submodelo de oxígeno disuelto y se resta del sedimento la cantidad de carbono consumida por la formación de CO_2.

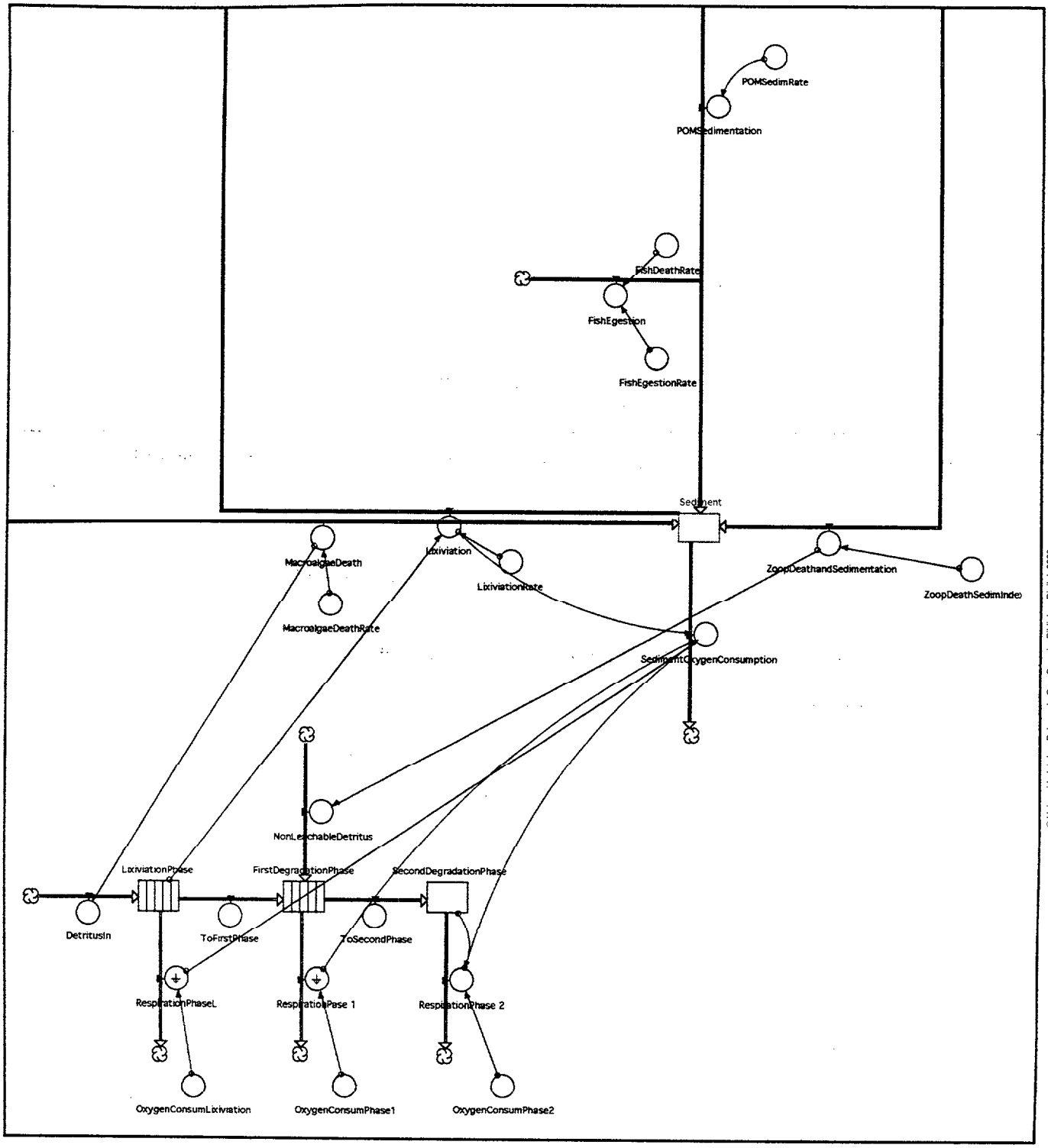
Lixiviation

La lixiviación es la primera fase de descomposición del detrito, en la cual se pierde gran cantidad de materia orgánica disuelta. Twilley *et al.* (1986) estudiaron la descomposición de varios tipos de productores primarios relacionados con ecosistemas acuáticos. En el caso de *Ruppia maritima* determinaron que entre un 10 y un 40% del fosforo inicial se pierde en forma de materia orgánica disuelta. Las pérdidas más importantes se producen en los 5 primeros días (aproximadamente un 25%). Este efecto se tiene en cuenta considerando un flujo de 0.00208 h^{-1} de la materia detrítica procedente de los productores primarios bentónicos durante los cinco primeros días.

SUBMODELO DE FOSFORO DISUELTO

En la fase de definición del problema se estableció que la materia en circulación a través del modelo principal se iba a expresar en unidades de carbono. Puesto que es necesario determinar la concentración de nutrientes disponibles en cada momento, se construyó un submodelo de fosforo disuelto que simula la circulación de nutrientes

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Figura 32.- Representación de las relaciones establecidas para el compartimento del sedimento en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

(figura 33). En este submodelo se tienen en cuenta los procesos de consumo y regeneración de nutrientes en el ecosistema, y se calcula en cada instante la concentración de fosforo disponible para los productores primarios.

Respiración de los Heterótrofos

Segun Bowie *et al.* (1985) la regeneración de fosforo por los heterotrofos se suele modelizar en función de su metabolismo, dividiendo la respiración por su relación Carbono:Fosforo. Considerando una relación para el subsistema pelágico de 106 (índice de Redfield), la entrada debida al metabolismo heterotrófico se calcula como la suma de la respiración de todos los organismos excepto Ruppia maritima, dividida106, más la respiración de *R. maritima* divida por un índice C:P de 64 (Twilley *et al.* 1986).

Lixiviation

Una entrada importante de fosforo al sistema se produce en los primeros estadios de la descomposición de los productores bentónicos (Menendez *et al.* 1993), estos procesos se modelizan mediante el flujo de lixiviación. Este flujo, dividido por la relación estequiométrica de *Ruppia maritima* da como resultado el fosforo que se libera en la lixiviación. Este fosforo está en forma orgánica, pero se asume que los compuestos son tan lábiles que pasa de forma instantánea a fosforo inorgánico.

SedimentRelease

Otro fenómeno de entrada de nutrientes disueltos, que en ecosistemas someros como este puede ser muy importante, es la liberación desde el sedimento. A lo largo del tiempo han ido apareciendo diferentes modelos para simular el flujo de nutrientes desde el sedimento (Theis y McCabe 1978, Nurnberg 1984, Tiren y Pettersson 1984, Boström *et al.* 1988). Los mas sencillos consideran un flujo constante, pero es de sobra conocido que el flujo de fosforo está influido, entre otros factores, por el potencial redox del sedimento (Einsele 1936 y 1938, Mortimer 1941 y 1942). Puesto que la

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

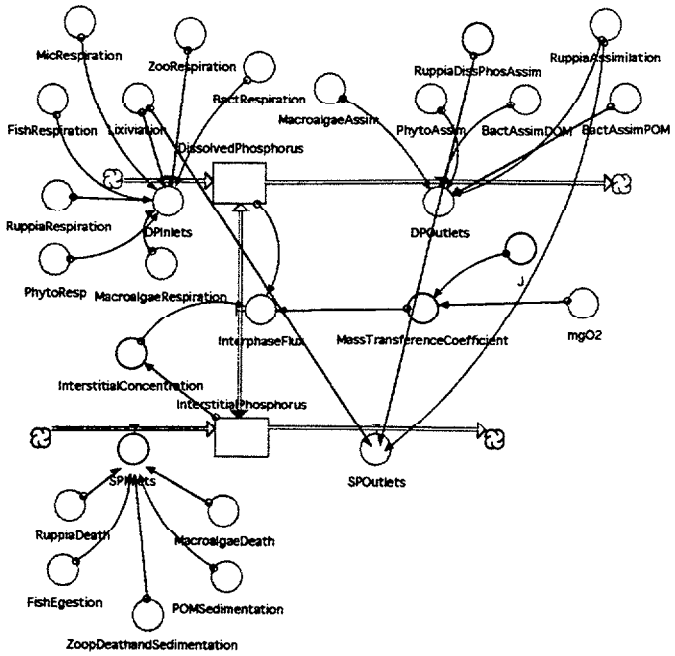


Figura 33.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo de fosforo disuelto en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

concentración de oxígeno disuelto sufre variaciones muy acusadas que influyen en el potencial redox del sedimento, es necesario tener en cuenta la influencia de la concentración de oxígeno disuelto en la transferencia de fosforo. Para ello se incluye un compartimento (InterstitialPhosphorus) que representa el fosforo inorgánico contenido en los primeros 10 cm de sedimento. Asumiendo que en él hay inicialmente suficiente fosforo como para que se establezca una biomasa de Ruppia de unos 100 g C m^{-2} obtendríamos una concentración de 10 g m^{-3}. Este compartimento del submodelo tiene una conexión bidireccional con el fosforo disuelto, una entrada (que simula la degradación del detrito) y una salida (que simula la asimilación de Ruppia).

El elemento más complejo del submodelo es el que calcula el flujo bidireccional entre el fosforo del sedimento y el fosforo disuelto.

$$F = K \cdot \frac{(C_0 - C_1)}{C_0}$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Donde C_0 es la concentracion de Fosforo en el Sedimento, C_1 es la concentracion de fosforo en el agua, y K es una coeficiente de transferencia de masas (mg P m^{-2} h^{-1}). El coeficiente de transferencia de masas no es constante, sino que varía influido fundamentalmente por las condiciones redox del sedimento. Utilizando datos de flujo mínimo (concentraciones de oxígeno elevadas) y máximo (condiciones anóxicas) para sistemas eutrofizados de la bibliografía (Enell y Lögfren 1988, Van Raaphorst *et al.* 1988), se propone una expresión exponencial para el valor de K:

$$K = J \cdot e^{-0.250x}$$

Donde Ox es la concentracion de oxigeno disuelto en mg l^{-1}, y J un parámetro que determina el máximo flujo de fosforo posible.

Además del flujo de fosforo con el sedimento, en el submodelo se agrupan todos los procesos que eliminan fosforo disuelto: la asimilación de las macroalgas y la del fitoplancton divididas por el Radio de Redfield y la asimilación bacteriana dividida por el índice C/P de las bacterias (Böstrom *et al.* 1988, Vadstein *et al.* 1988).

Se considera también un efecto de desaparición de fosforo proporcional a la biomasa de *Ruppia maritima*. Este efecto simula la asimilación de fosforo a través de las hojas, y la asimilación de los epífitos asociados. Para calcularlo se divide la asimilación de la *R. maritima* por el índice C/P y se multiplica por un parámetro arbitrario (0.5) de forma que el efecto neto de *R. marítima* sobre los nutrientes disueltos sea una ligera demanda.

En cuanto al compartimento de fosforo sedimentario, las entradas se reducen al fosforo contenido en el material detrítico que sedimenta, y las salidas a la lixiviación, la asimilación de *Ruppia maritima* a través de las raíces, y al flujo entre el sedimento y el agua ya considerado.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

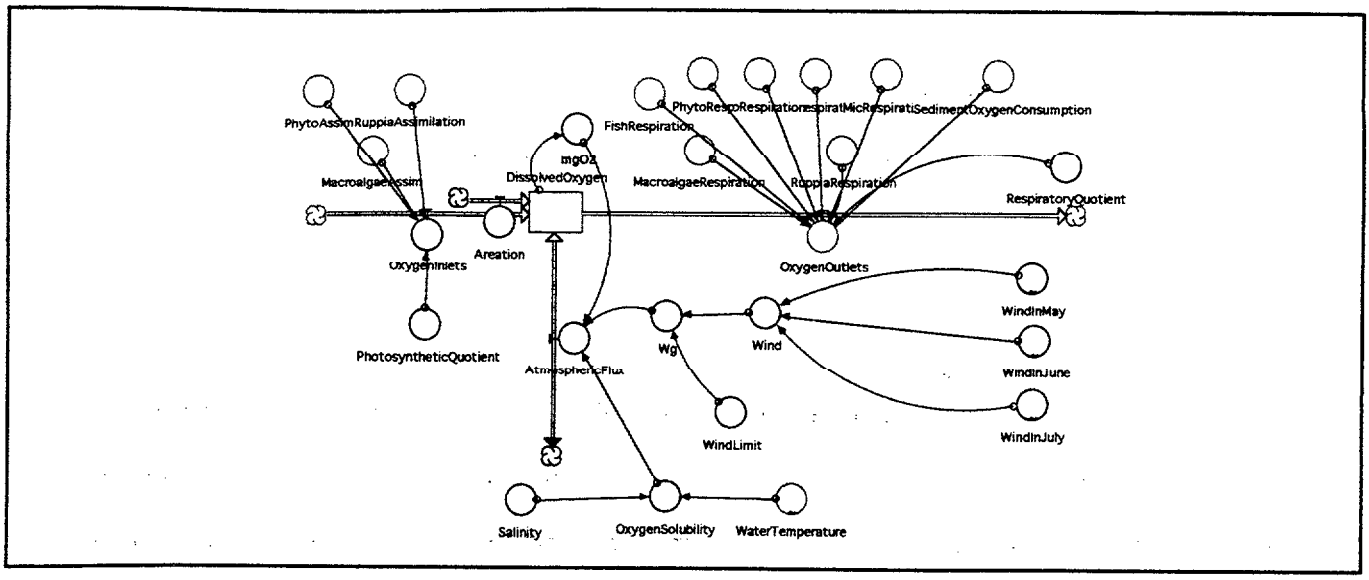


Figura 34.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo de oxígeno en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

SUBMODELO DE OXIGENO

El objetivo principal del modelo es simular la evolución temporal de la concentración de oxígeno en la Charca de Maspalomas. Por ello es necesario construir un submodelo que calcule la concentración de oxígeno, teniendo en cuenta los procesos que aportan y eliminan oxígeno del agua simulados en el modelo de carbono (Figura 34).

OxygenInlets

Agrupa a todos los procesos de entrada, excepto el transporte atmosférico, que se incluye en un flujo aparte debido a que puede ser bidireccional. Las entradas de oxigeno son simplemente las asimilaciones de los productores primarios multiplicadas por el cociente fotosintético, que se asume 1.2 como en el capítulo III.

OxygenOutlets

Es la suma de todos los procesos respiratorios de los organismos del sistema multiplicada por el cociente respiratorio, más el consumo de oxígeno del sedimento. El cociente respiratorio es variable, y oscila en torno a 1 dependiendo del sustrato que

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

se está respirando. En el modelo se ha asumido 1 como valor medio del cociente respiratorio de todos los compartimentos.

Para simular el consumo de oxígeno del sedimento se ha utilizado datos de la demanda de oxígeno producida por cada gramo de peso seco de detrito de Ruppia marítima (Twilley *et al.* 1986).

AtmosphericFlux

Este flujo simula el transporte de oxígeno entre el agua y la atmósfera. El transporte de gases a través de la interfase agua-aire es un proceso difusivo en función del gradiente de concentraciones. La complejidad de este flujo reside en que el oxígeno puede transferirse en uno u otro sentido dependiendo del signo del gradiente de concentraciones. El flujo de oxigeno a través de la interfase del agua F (g m^{-2} h^{-1}) puede representarse por (Jähne *et al.* 1979; Torgensen et al, 1982):

$$F = W_g \frac{(C^* - C_1)}{C^*}$$

donde Wg es el coeficiente de transferencia del gas (g m^{-2} h^{-1}) al 100% de déficit de saturación.

C_1 es la concentracion de DO en la superficie del agua (g m^{-3})

C* es la concentracion en la saturación a la temperatura de la superficie y salinidad del agua (g m^{-3})

La velocidad de transferencia Wg es una función de la velocidad del viento en la superficie del agua y se han propuesto varias formulaciones para relacionar ambas variables en estuarios (Churchill et al. 1962, Owens et al. 1964 y Boynton et al. 1978). Estimaciones del valor del parámetro calculadas mediante diversas técnicas caracterizan un rango entre 0.4 y 10.7 (Boynton et al. 1978 y Kemp y Boynton 1980), por lo que se utiliza en el modelo una expresión sigmoidal que varía dentro de ese

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

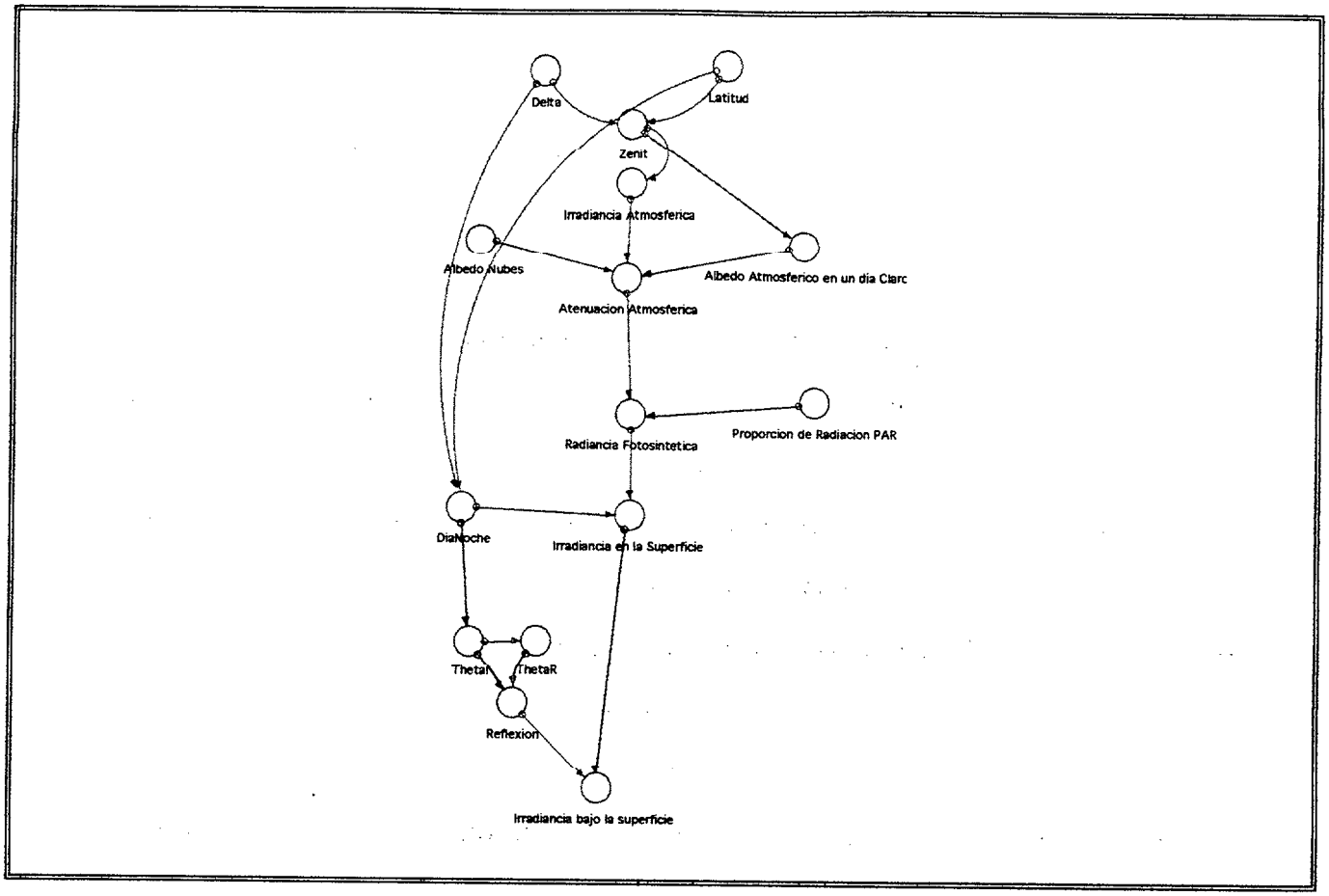


Figura 35.- Representación de las relaciones establecidas para el submodelo irradiancia en el interfaz de STELLA II 3.0.7.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

rango en función de la velocidad del viento:

$$W_g = \left(10 - \frac{10}{1 + e^{(0.9\omega - WindThreeshold)}}\right)$$

Donde ω es la velocidad del viento a 10 m de altura y WindThreeshold un parámetro (m s^{-1}) que determina el umbral de velocidades en el que el viento tiene mayor influencia sobre W_g.

La solubilidad del oxigeno en el agua (C*) se calculó mediante un polinomio en función de la salinidad y la temperatura (Catalán 1969). Y la velocidad del viento a 10 m de altura se midió en la estación meteorológica de UNELCO en el Faro de

Maspalomas. Los registros de viento de la estación meteorológica tienen una frecuencia de muestreo de media hora (17520 datos al año), aunque con cierta frecuencia aparecen intervalos sin datos, y además no abarcan el periodo completo de estudio. Estas características hacían complejo el uso directo del registro de viento en el modelo, y también el análisis espectral de la serie, por lo que se optó por calcular un "dia promedio" para cada mes del año. Para ello se promediaron las velocidades del viento registradas a una determinada hora del día para cada mes, obteniendo un "dia promedio". Al ejecutar la función de forzamiento de la velocidad del viento toma los datos del "dia promedio" del mes en curso.

SUBMODELO DE IRRADIANCIA

Para poder calcular la producción fotosintética mediante una curva P/I es necesario calcular la irradiancia disponible para los productores primarios en cada momento. Por eso se construyó un submodelo que simula la variación estacional de la irradiancia, la variación diurna y los procesos físicos (reflexión, refracción y atenuación) que sufre la luz hasta llegar al lugar donde se encuentran los productores primarios (Figura 35). Para ello se parte de la irradiancia en la parte externa de la atmósfera terrestre:

$$I_e^m = I_{sc}\,(sen\ \delta \cdot sen\ \phi + \cos\ \delta \cdot \cos\ \phi)$$

donde I_{sc} es la constante solar (1353 Wm^{-2}, Iqbal 1983) δ es la declinación solar y ϕ es la latitud (en radianes). Para calcular δ se usa la expresión de Spencer (1971) expresada en radianes:

$$\delta = 0.39637 - 22.9133 \cos\ \psi + 4.02543\ sen\ \psi - 0.3872 \cos 2\psi + 0.052\ sen\ 2\psi$$

donde ψ es la fecha expresada en radianes ((día juliano/365)*(2π/360)).

Una vez se ha calculado la irradiancia en parte exterior de la atmósfera para un

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

día y una latitud determinadas, hay que tener en cuenta los efectos de la atenuación debidos al albedo de las nubes, albedo atmosférico y la absorción debida al vapor de agua. Paltridge y Platt (1976) proponen un modelo de atenuación:

$$I_T^m = I_e^m\{1 - \Sigma_i A_{ci} F_i [1 - m_a - A_a (1 - F)]\}$$

donde A_{ci} es el albedo producido por las nubes en el nivel i, m_a es la absorción debida al vapor de agua (0.18) y A_a es el albedo en un dia claro. El albedo atmosférico en un dia claro puede calcularse suponiendo una atmósfera de Raileigh (Paltridge y Platt, 1976)

$$A_a = \frac{0.28}{(1 + 6.43 \cdot (sen\ \delta\ sen\ \phi + \cos\ \delta \cos\ \phi))}$$

Dado que la Charca de Maspalomas no suele presentar días nublados a lo largo del año, se ha asumido que el albedo de las nubes es cero, con lo cual se elimina ese término de la ecuación.

Los cálculos se han realizado con la energía integrada de todo el espectro luminoso, y hay que determinar solamente la energía que puede ser utilizada en la fotosíntesis. Para ello se aplica un factor de conversión (0.45) propuesto por Baker y Frovin (1987):

Hasta este punto el submodelo calcula la irradiancia fotosintéticamente disponible en la superfície del agua, pero para determinar la irradiancia útil que llega a los productores primarios en el agua, es necesario tener en cuenta los procesos de reflexión y refracción. La reflexión es función del ángulo de la luz incidente, y se puede obtener la fracción de luz reflejada de la ley de Fresnel.

$$F_r = \frac{I_r}{I_i} = \frac{1}{2} \frac{sen^2(\phi_i - \phi_r)}{sen^2(\phi_i + \phi_r)} + \frac{\tan^2(\phi_i - \phi_r)}{\tan^2(\phi_i + \phi_r)}$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

La fracción que entra en el agua Fw es:

$$F_w = 1 - F_r$$

También es necesario tener en cuenta la desviación de la trayectoria del rayo por la refracción para calcular la atenuación en el agua, aunque no tiene demasiada influencia en un lugar tan somero como la Charca de Maspalomas.

$$\frac{sen\ \phi_r}{sen\ \phi_i} = 1.33$$

El submodelo de irradiancia produce el valor de la irradiancia bajo la superfície del agua y el ángulo de refracción, que se utilizan para calcular la irradiancia atenuada por el agua que llega a cada profundidad. Mediante estos datos se calcula la atenuación debida al agua, la clorofila y el detrito, que determina la luz disponible para el fitoplancton (PhyAvailableIrr), *Ruppia maritima* (RuppiaAvailableIrradiance) y las macroalgas (MacroalgaeAvailableIrradiance). En todos los casos se usa una expresión exponencial para la atenuación de la luz en el agua (Kirk 1983), con la que se calcula la luz a las diferentes profundidades a las que se encuentran:

$$I_z = I_0\, e^{-K\, z \cos(\phi_r)}$$

donde I_z es la irradiancia atenuada a la profundidad z, I_0 la irradiancia bajo la superfície, K es un coeficiente de atenuación, z la profundidad y ϕ_r el ángulo de refracción. El coeficiente de atenuación K puede expresarse como un polinomio compuesto por términos de atenuación debidos al agua, clorofila, detrito, materia orgánica disuelta, etc (Kirk 1983). En este modelo se tendrán en cuenta exclusivamente los efectos del agua, la clorofila y el detrito:

$$K = Kw + Kc + Kd$$

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

donde Kw es la atenuación debida al agua, Kc la atenuación debida a la clorofila y Kd la atenuación debida al carbono orgánico detrítico. En la bibliografía (Kirk 1983) se encuentran valores bastante precisos para Kw y también expresiones para calcular Kc en función de la concentración de clorofila. Pero es más difícil encontrar expresiones para calcular Kd en función del detrito, por ello se propone esta una expresión en función de la MOP al cuadrado por un factor kd que se calibrará posteriormente.

$$K = 0.04 + 0.014\ Chla + kd\ Detr^2$$

Construcción del Modelo

Con todos los compartimentos, flujos y submodelos descritos se construye la estructura del modelo mediante el programa STELLA II 3.0.7. En cada una de las válvulas que controlan las conexiones entre compartimentos se introducen las ecuaciones que modelizan los flujos. A su alrededor se colocan los parámetros de las ecuaciones y se conectan mediante flechas a los procesos en los que son usados (Figura 36). La estructura construida es la representación gráfica de un sistema de ecuaciones diferenciales (Anexo II). Este sistema es la expresión matemática de una hipótesis sobre la influencia de los procesos que controlan la evolución de la concentración de oxígeno disuelto en la Charca.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

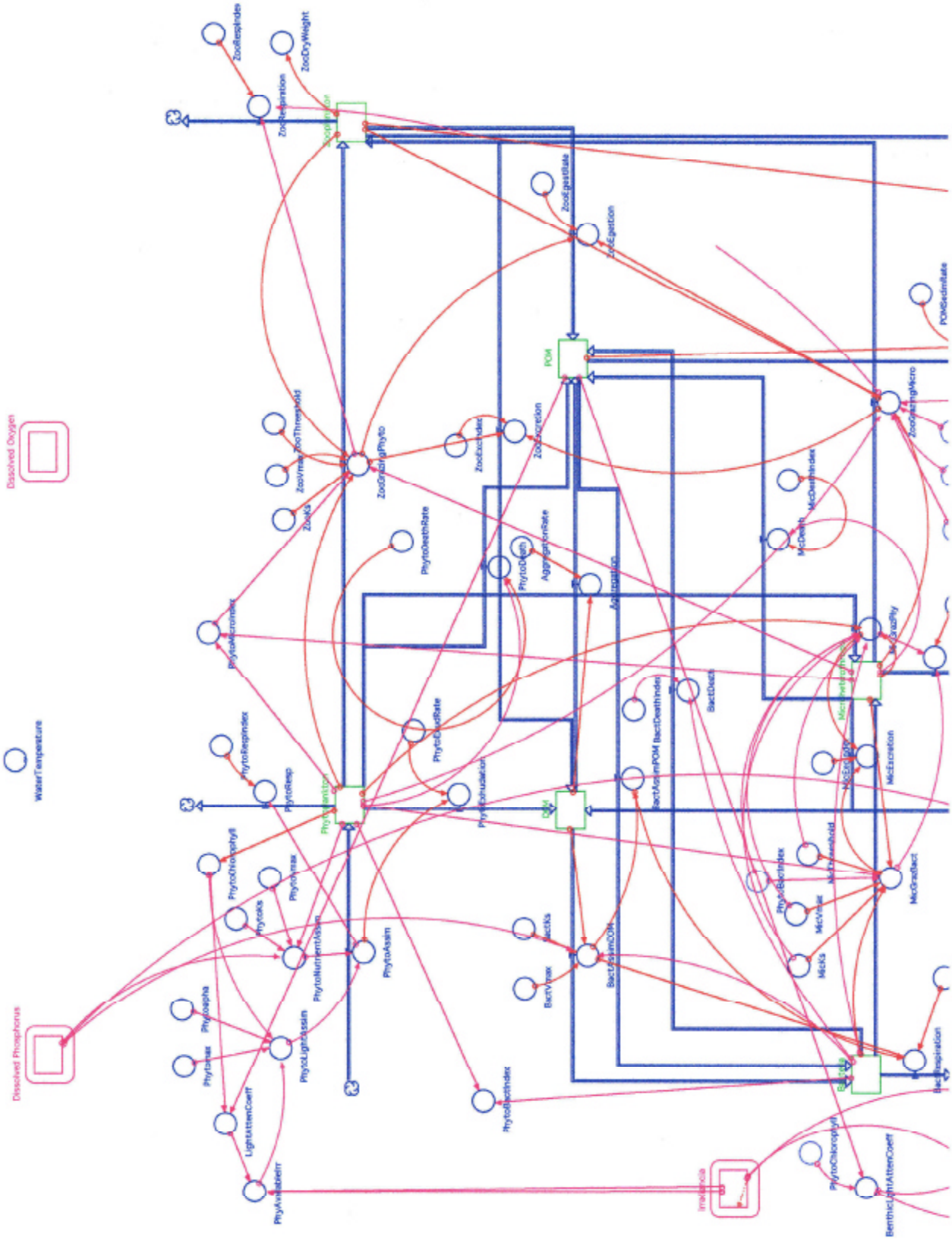
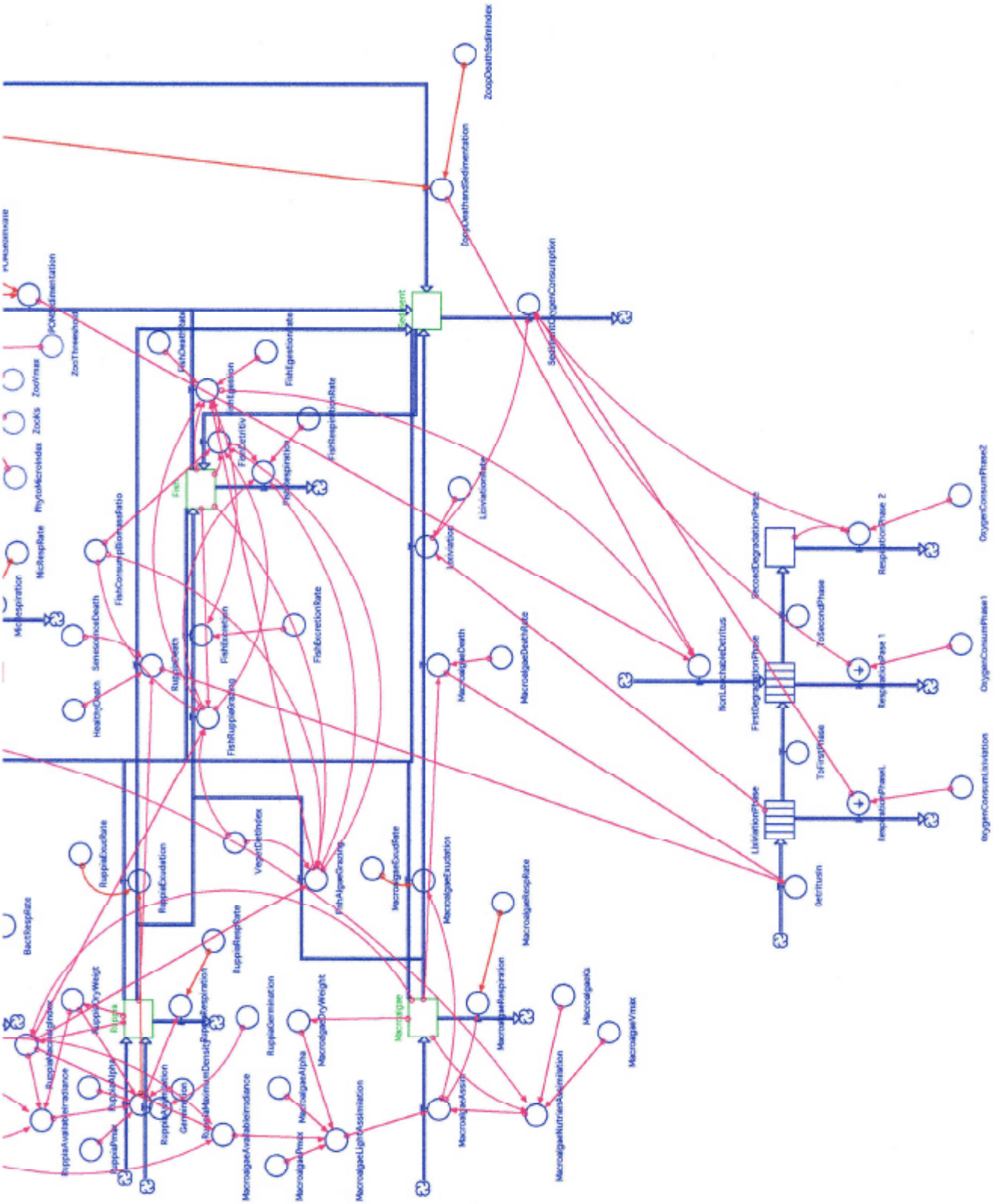


Figura 36.- Representación del modelo completo en el interfaz de STELLA II 3.0.7.



© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Verificación

Una vez finalizada la construcción del sistema de ecuaciones se puede llevar a cabo la verificación. El objetivo de este paso es determinar la verosimilitud de la estructura propuesta, y en él deben comenzarse a responder dos preguntas:

1.- ¿ES EL MODELO ESTABLE A LARGO PLAZO?

Para determinar la estabilidad del modelo se ejecuta por un periodo largo de tiempo, manteniendo constantes las funciones de forzamiento, y se observa si los valores de las variables de estado se mantienen aproximadamente a los mismos niveles. Durante la primera fase de la ejecución las variables de estado dependen de sus valores iniciales. Por ello deben utilizarse como valores iniciales los que alcanzan las variables de estado tras una ejecución a largo plazo. Este procedimiento presume que el ecosistema real es estable a largo plazo, lo cual no tiene por qué ser cierto.

El modelo resultante de la formulación se ejecutó utilizando para solucionar el sistema de ecuaciones el método de Euler. Se probaron diferentes incrementos temporales y finalmente se seleccionó 0.5 puesto que combinaba una buena precisión con una alta velocidad de ejecución. El modelo fue ejecutado varias veces simulando periodos de un año, utilizando como valores iniciales los valores finales de la ejecución anterior. Como se observa en las figuras 37 y 38 las diferentes variables de estado convergen tras algunas oscilaciones, o simplemente se mantienen estables. Estos resultados prueban la estabilidad del modelo a largo plazo. Para realizar este análisis se eliminaron los efectos de *Ruppia maritima* y los peces puesto que la evolución de ambos compartimentos está tan estrechamente limitada que se les puede considerar como una especie de variables de forzamiento.

2.- ¿ACTÚA EL MODELO COMO SERÍA DE ESPERAR?

Esta cuestión asume que se conocen a priori algunas de las reacciones o tendencias del ecosistema que se está modelizando. En esta fase se recomienda experimentar con el modelo para, a través de un gran número de ejercicios, conocer

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

su funcionamiento y su reacción ante las perturbaciones.

Si la conformidad entre el modelo y las observaciones es satisfactoria, puede aceptarse el modelo como una descripción útil del ecosistema real, al menos dentro del marco de sus observaciones.

Para observar las reacciones del modelo se simularon dos perturbaciones y los resultados se representan en el anexo III. En la primera se simuló una repentina entrada de nutrientes disueltos, y se obtuvo un pico de clorofila seguido de otro en la biomasa del zooplancton. Se apreció también un ligero incremento en la concentración de oxígeno disuelto asociado al crecimiento del fitoplancton. En segundo lugar se simuló un aumento repentino de la concentración de carbono orgánico disuelto, que dio lugar a un ligero incremento en la biomasa bacteriana, que se vio reflejado en una pequeña disminución de la concentración de oxígeno disuelto.

Todas las pruebas realizadas dieron los resultados que cabía esperar, y por ello puede admitirse que la estructura del modelo se corresponde de manera aceptable con el ecosistema real.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

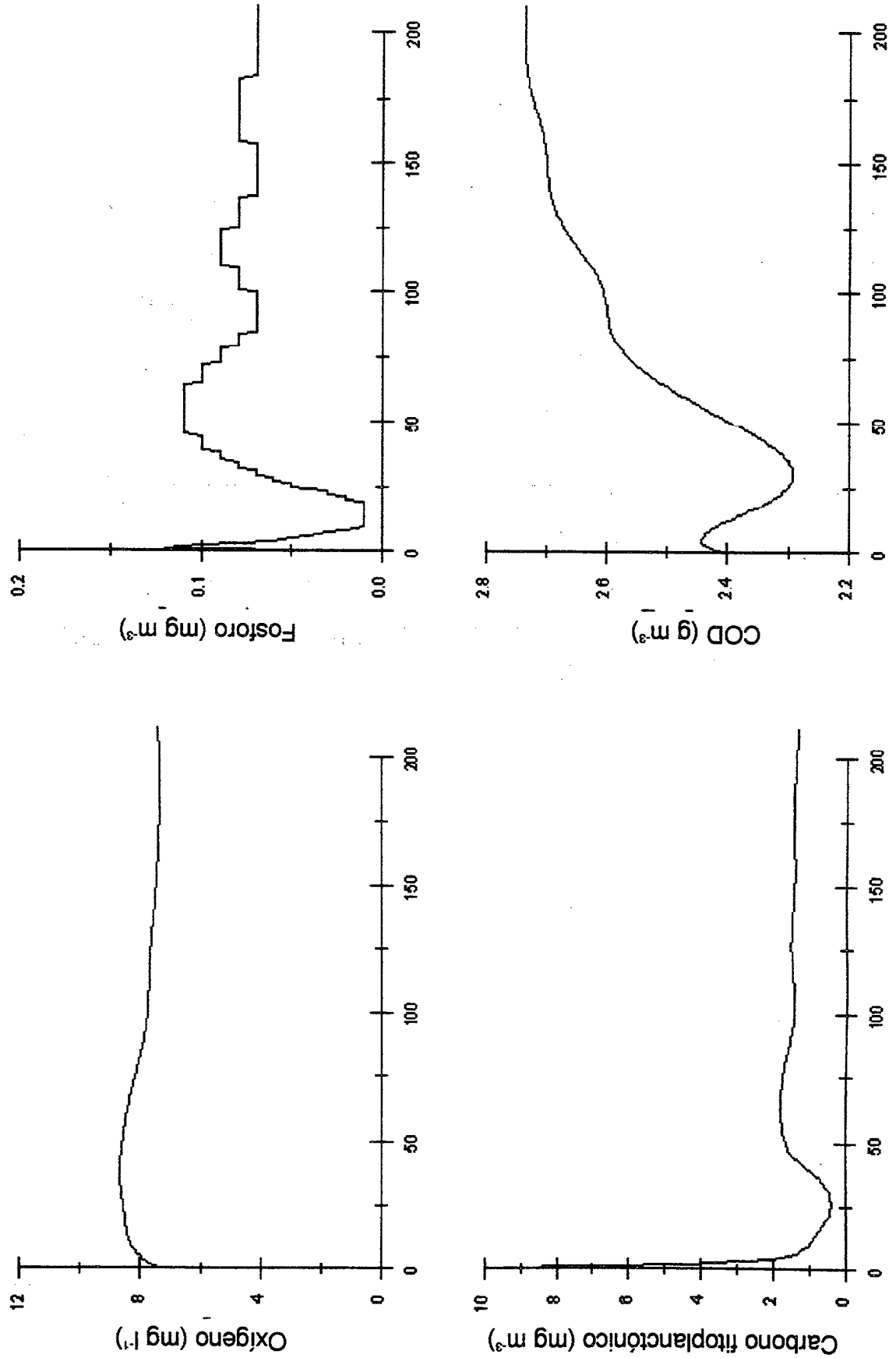


Figura 37.- Representación de la evolución durante 200 días del oxígeno, fosforo y carbono orgánico disueltos así como el carbono en el compartimento del fitoplancton tras una perturbación.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

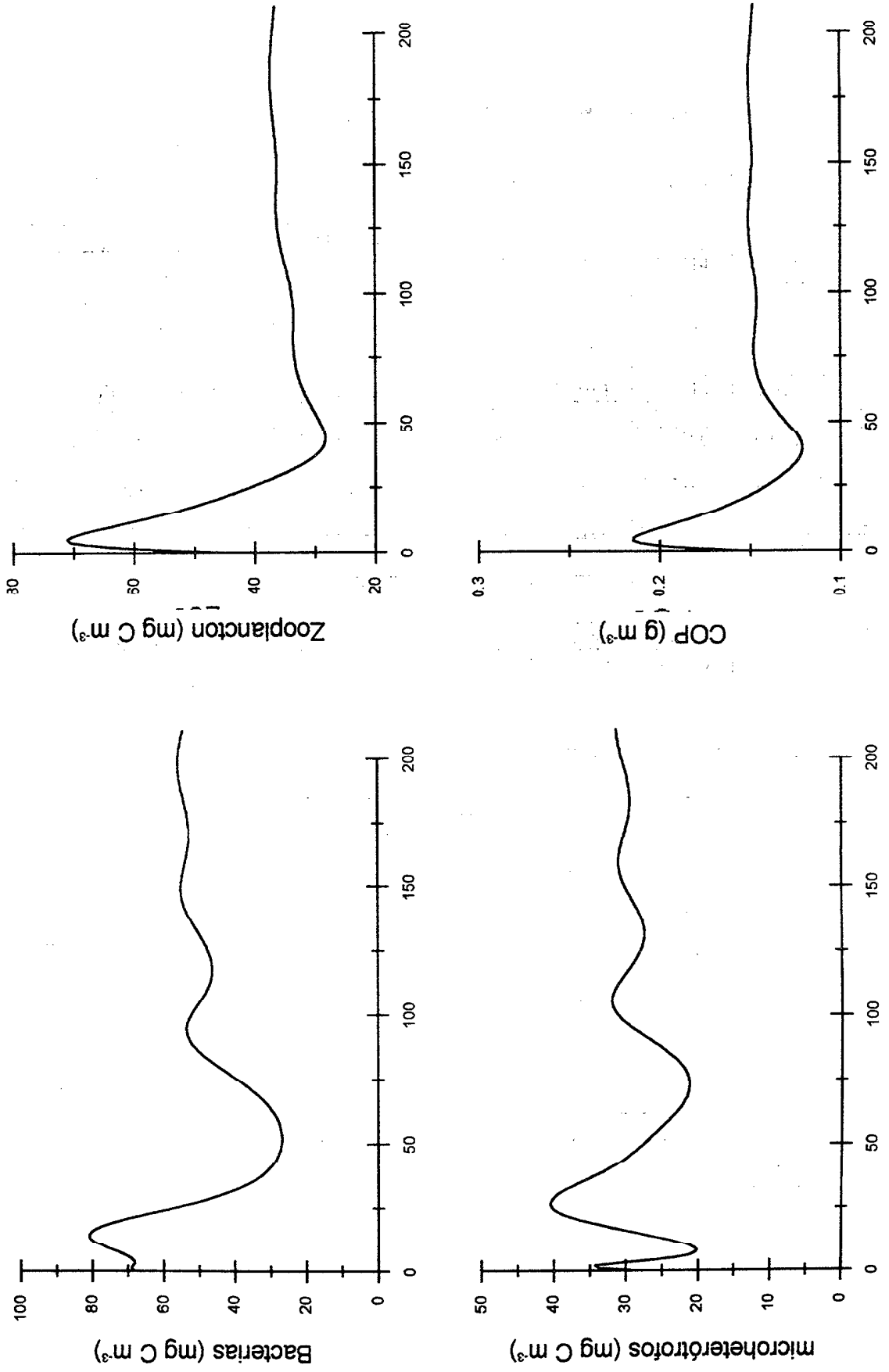


Figura 38.- Representación de la evolución durante 200 días del carbono en el compartimento de las bacterias, microheterótrofos, zooplancton y carbono orgánico particulado tras una perturbación.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Análisis de Sensibilidad

Con este análisis se pretende identificar los componentes más sensibles del modelo, obteniendo una medida de la sensibilidad de las variables de estado de mayor interés a las variaciones en cada parámetro, función de forzamiento o submodelo.

En la práctica el análisis de sensibilidad se lleva a cabo modificando los parámetros, las funciones de forzamiento o los submodelos, y observando la correspondiente respuesta de las variables seleccionadas. Para valorar la sensibilidad es necesario formular un criterio que cuantifique la variación de la variable de estado considerada. Jörgensen (1988) definió la sensibilidad, S, de un parámetro, P, como:

$$S = \frac{\frac{dx}{x}}{\frac{dP}{P}}$$

donde x es la variable de estado considerada.

La mangitud de los cambios en el parámetro que se analiza se calcula en función de la precisión con la que se conoce el valor del parámetro. Por ejemplo, si se estima el error sobre el 50%, habrá que elegir un cambio en los parámetros del ± 25% y ± 50%. Frecuentemente es necesario calcular la sensibilidad a dos o más niveles de cambio en los parámetros, puesto que la relación entre ellos y las variables de estado raramente es lineal.

Utilizando la expresión propuesta para la sensibilidad por Jörgensen (1988) se obtienen datos de sensibilidad normalizados por porcentaje de variación del parámetro considerado. Sin embargo, este índice no incluye información sobre la precisión con la que se conoce el valor del parámetro. Por ejemplo , supongamos que

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

se ha determinado con un 95% de confianza que el valor de un parámetro A está en el rango 9 - 11, y otro B está en el rango 1 - 19. Si al variar el parámetro un +10% (se usaría el valor 11 en ambos casos) se obtuviera un efecto idéntico en la variable de estado considerada, ambos parámetros tendrían la misma sensibilidad. Sin embargo, mientras que el valor de A+10% está en el límite de su intervalo de confianza, el de B+10% está muy lejos del mismo. Aunque el modelo es igualmente sensible a ambos parámetros, en la práctica el parámetro B va a ejercer una mayor influencia sobre el modelo debido al menor conocimiento de su valor. Desde el punto de vista de la calibración del modelo el parámetro B tiene mayor importancia puesto que es necesario probar valores que abarquen el intervalo de confianza de cada parámetro. Es por ello que en el cálculo de la sensibilidad para el modelo propuesto para la Charca de Maspalomas se ha variado cada parámetro dentro su intervalo de error (± 25% y ± 50%) y no se ha normalizado por el porcentaje de variación del parámetro, con lo que los valores obtenidos muestran la influencia práctica del parámetro en el modelo.

La variable de estado seleccionada para hacer el análisis de sensibilidad en el modelo de la Charca de Maspalomas fue el oxígeno disuelto, ya que es el objetivo principal del modelo y por tanto la variable en la que es más importante determinar la sensibilidad. Se fijaron todas las funciones de forzamiento y se simuló un periodo de 200 horas, obteniendo datos horarios de la concentración de oxígeno disuelto. Posteriormente se ejecutó el modelo para cada uno de los valores de los parámetros y se calculó la media de las diferencias de oxígeno disuelto cada hora en todo el periodo.

Los resultados del análisis de sensibilidad para los parámetros considerados se resumen en la tabla 17, señalando con tres asteriscos los parámetros más sensibles, con dos asteriscos los intermedios y con un asterisco los menos sensibles.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Parámetro	Intérvalo	-50%	-25%	25%	50%	S
Phytoalpha $mg\ C\ mg\ Chla^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	0.0552 - 0.0401	0.0004	0.0002	0.0002	0.0003	*
Phytomax $mg\ C\ mg\ Chla^{-1}\ h^{-1}$	4.9 - 7.1	0.0013	0.0006	0.0005	0.0009	*
PhytoVmax $mg\ P\ h^{-1}\ (mg\ C)^{-1}$	0 - 1.4	0.0299	0.0075	0.0047	0.0047	**
PhytoKs $mg\ P\ m^{-3}$	19.2 - 39.3	0.0047	0.0031	0.0013	0.0027	*
PhytoExudRate	0.01 - 0.65	0.0065	0.0059	0.0067	0.0135	**
PhytoRespIndex	0.07 - 0.24	0.0013	0.0008	0.0021	0.0044	*
PhytoDeathRate h^{-1}	0.0007 - 0.0041	0.0017	0.0011	0.0015	0.0030	*
Macroalgaealpha $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	0.0672 - 0.1306	0.0006	0.0002	0.0002	0.0003	*
MacroalgaePmax $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	6.9 - 10.7	0.0010	0.0004	0.0002	0.0003	*
MacroalgaeVmax $mg\ P\ h^{-1}\ (mg\ C)^{-1}$	0 - 0.7	0.0303	0.0000	0.0000	0.0000	**
MacroalgaeKs $mg\ P\ m^{-3}$	5.13 - 47.56	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	*
MacroalgaeRespRate	0.04 - 0.42	0.0031	0.0017	0.0021	0.0046	*
MacroalgaeExudRate	0.01 - 0.62	0.0050	0.0031	0.0041	0.0093	*
MacroalgaeDeathRate h^{-1}	0 - 0.00048	0.0040	0.0019	0.0032	0.0063	*
ZoopVmax h^{-1}	0.043 - 0.112	0.0566	0.0240	0.0161	0.0274	**
ZoopKs $mg\ C\ m^{-3}$	344 - 611	0.0234	0.0116	0.0113	0.0217	**
ZoopThreeshold $mg\ C\ m^{-3}$	23 - 57	0.0413	0.0206	0.0210	0.0407	**
ZooEgestRate	0.1 - 0.3	0.0023	0.0012	0.0012	0.0025	*
ZooExcIndex	0.005 - 0.25	0.0017	0.0009	0.0009	0.0018	*
ZooRespIndex	0.144 - 0.384	0.0029	0.0016	0.0019	0.0040	*
ZooDeathandSedimIndex h^{-1}	0.00023 - 0.00368	0.0048	0.0026	0.0029	0.0060	*
BactVmax h^{-1}	10 - 47	0.5248	0.3396	0.4348	0.9076	***
BactKs $mg\ C\ m^{-3}$	10000 - 90000	1.7885	0.3727	0.1386	0.2035	***
BactRespRate	0.526 - 0.664	0.0420	0.0217	0.0234	0.0452	**

Tabla 17.- Tabla resumen del análisis de sensibilidad realizado en el modelo de la Charca de Maspalomas. Para cada parámetro se expresa el intervalo en el que se encuentra su valor con un 95% de confianza, y la media de la variación de la concentración de oxígeno disuelto (mg l^{-1}) cuando el parámetro toma el valor de -50%, -25%, +25% y +50% del intervalo de confianza

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Parámetro	Intérvalo	-50%	-25%	25%	50%	S
Ruppiaalpha $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}\ (\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	0.0672 - 0.1396	1.5833	0.6607	0.4993	0.8906	***
RuppiaPmax $mg\ C\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	6.9 - 10.7	9.9540	4.8055	4.8664	9.8157	***
RuppiaRespRate	0.312 - 0.552	6.6098	3.7066	4.3916	8.8037	***
RuppiaExudRate	0.1 - 0.3	3.0726	1.5337	2.2214	4.5457	***
HealthyDeath	0.001 - 0.003	4.0498	1.9621	2.2214	4.5457	***
FishConsumpBiomassRatio h^{-1}	0.0001 - 0.01	0.0430	0.0236	0.0290	0.0649	**
FishRespirationRate	0.1 - 0.4	0.0029	0.0014	0.0014	0.0028	*
FishEgestionRate	0.134 - 0.194	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	*
FishExcretionRate	0.075 - 0.103	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	*
MicVmax h^{-1}	0 - 0.173	0.1853	0.1240	0.1227	0.1884	***
MicKs $mg\ C\ m^{-3}$	228 - 522	0.1014	0.0433	0.0263	0.00442	***
MicThreeshold $mg\ C\ m^{-3}$	0 - 20	0.0105	0.0053	0.0049	0.0094	**
MicRespRate	0 - 0.43	0.0373	0.0183	0.0141	0.0261	**
MicExcIndex	0.05 - 0.25	0.0197	0.0099	0.0080	0.0146	**
MicDeathIndex h^{-1}	0 - 0.0048	0.0192	0.0095	0.0077	0.0139	**
AggregationRate h^{-1}	0 - 0.0002	0.0040	0.0020	0.0020	0.0039	*
POMSedimRate	0.003 - 0.011	0.0052	0.0023	0.0019	0.0034	*
Lixiviation h^{-1}	0 0.002	0.5800	0.2975	0.3011	0.4537	***
OxygenConsumpLixiviation $mg\ O_2\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	0.4 - 0.6	0.4839	0.2419	0.2419	0.4839	***
OxygenConsumpPhase1 $mg\ O_2\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	0.3 - 0.5	0.0795	0.0399	0.0404	0.0814	**
OxygenConsumpPhase2 $mg\ O_2\ g\ ps^{-1}\ h^{-1}$	0.1 - 0.2	0.1816	0.0903	0.0894	0.1779	***
WindThreeshold $m\ s^{-1}$	4 - 7	22.5396	13.3976	13.5833	23.5525	***
J $mg\ P\ m^{-2}\ s^{-1}$	0.0001 - 0.0011	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Los parámetros que presentan una mayor sensibilidad se pueden englobar en cuatro grupos. Por un lado todos los parámetros de *Ruppia maritima*, cuya alta sensibilidad puede deberse a que la elevada biomasa de la fanerogama hace que pequeñas variaciones en sus parámetros influyan de forma apreciable en la concentración de oxígeno disuelto.

En segundo lugar son especialmente sensibles los parámetros que controlan la asimilación bacteriana, así como los que controlan la asimilación de los microheterótrofos, y la tasa de lixiviación. Todos ellos están relacionados con la abundancia de carbono orgánico disuelto y, por lo tanto, con su velocidad de oxidación.

En tercer lugar se pueden agrupar los parámetros que controlan las tasas de respiración del detrito sedimentado. Su relación con la concentración de oxígeno disuelto es evidente, cuanto mayores sean los índices mayor será el consumo de oxígeno durante la degradación del detrito sedimentado.

El cuarto grupo lo forma el parámetro que controla el efecto del viento en la transferencia de oxígeno entre el agua y la atmósfera. Este es probablemente el que ejerce una influencia más directa sobre la concentración de oxígeno disuelto, ya que modula la tasa de transferencia atmosférica de oxígeno.

El análisis de los parámetros más sensibles pone de relevancia la importancia de la biomasa de Ruppia maritima, el carbono orgánico disuelto, la materia orgánica sedimentada y el viento en la evolución del oxígeno disuelto. Estos resultados son los esperados, y no aportan nada nuevo a los conocimientos previos sobre el funcionamiento del sistema. Esto quiere decir que el funcionamiento de la estructura hipotética propuesta es coherente con el funcionamiento del ecosistema real, luego apoyan los resultados de la verificación del modelo.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Calibración

El propósito de la calibración es mejorar la estimación de los parámetros del modelo. La calibración es necesaria incluso cuando se conocen todos los parámetros como intervalos de la literatura, o se han obtenido por métodos de estimación.

Desde el punto de vista práctico la calibración consiste en probar diferentes valores para cada parámetro y comparar los resultados de las variables de estado del modelo con los valores medidos en el campo. Mediante este proceso se elige el grupo de parámetros que da la mejor correlación entre la salida del modelo y los valores medidos.

La calibración es un paso necesario en la construcción del modelo, y se justifica por las características de los modelos ecológicos y sus parámetros:

1.- La mayoría de los parámetros en ecología y ciencias ambientales no son conocidos como valores exactos. Por el contrario todos los valores de parámetros citados en la bibliografía (Jörgensen 1991) tienen cierta incertidumbre.

2.- Todos los modelos en ecología y ciencias ambientales son simplificaciones de la naturaleza. En los modelos se han tenido en cuenta los componentes y procesos más importantes, pero no se tiene en cuenta cada detalle. El proceso de calibración determina los parámetros que el modelo necesita para simular los datos reales de la mejor forma posible, y en él se pueden obtener valores para los parámetros diferentes de los reales, debido a que en el valor del parámetro se compensan los detalles omitidos.

3.- La mayoría de los modelos en ciencias ambientales y ecología son modelos de agregación, lo cual implica que un parámetro representa en realidad el valor medio de cada uno de los parámetros de las diferentes especies agregadas. Como cada

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

especie tiene su propio valor de parámetro, con la calibración se determina el valor "agregado" con el que se obtienen las mejores predicciones.

Desde un punto de vista estrictamente formal, para realizar la calibración de forma correcta deben probarse todas las combinaciones posibles de los valores de los parámetros. El modelo propuesto para la Charca de Maspalomas tiene 46 parámetros, si se probaran 10 valores diferentes para cada uno de ellos sería necesario ejecutar el modelo 10^{46} veces. Dado que la simulación de un año necesita alrededor de 15 minutos, el tiempo necesario para la calibración sería de 0.25 10^{45} horas, o lo que es lo mismo 2.85 10^{40} años. Evidentemente esta es una tarea imposible. Debido a esto, en modelos de un elevado número de parámetros la calibración se lleva a cabo variando uno o dos cada vez, y observando la respuesta de las variables de estado más cruciales. Aunque esta forma de calibración esta planteada como una aproximación sistemática, no deja de ser un simple procedimiento de ensayo y error, pero en la mayoría de los casos se revela como la única forma práctica de calibrar un modelo.

Para determinar el grupo de parámetros que produce mejores resultados es necesario formular un criterio objetivo de calibración. Una posible función, basada en la ecuación para calcular la desviación estándar:

$$Y = \sqrt{\left(\frac{\Sigma \frac{(x_c - x_m)^2}{x_{m,a}}}{n} \right)}$$

donde x_c es el valor calculado de una variable de estado, x_m es el valor medido correspondiente, $x_{m,a}$ es la media del valor medido de una variable de estado y n es el número de valores medido o calculados. El objetivo de la calibración es encontrar un grupo de parámetros que minimice el valor de Y.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Para simplificar el proceso de calibración se calibró el submodelo de irradiancia de forma independiente, mediante los datos de irradiancia disponibles de los ciclos de 24 horas realizados el 17/4/96 y el 19/6/96. En ambos casos se disponía tanto de la irradiancia en la superfície del agua, como de la irradiancia a 10 cm de profundidad. En primer lugar se comprobó que los datos simulados de irradiancia en la superfície del agua se ajustaban bien con los medidos, para comprobar que las simplificaciones que se realizaron en el submodelo eran razonables (Figuras 39a y 40a). En segundo lugar se simuló la irradiancia a 10 cm de profundidad, y mediante los datos medidos se buscó el valor de la atenuación debida al detrito que minimizara el valor de Y (Figuras 39b y 40b). Se eligió este parámetro puesto que el resto de parámetros del modelo de irradiancia (atenuación debida al agua y a la clorofila) tienen unos valores muy contrastados en la bibliografía.

Una vez calibrado el submodelo de irradiancia, se llevó a cabo un intento de calibración del modelo principal mediante el método de ensayo y error, utilizando los 14 parámetros que se habían revelado especialmente críticos en el análisis de sensibilidad. El intento fue infructuoso, ya que al seleccionar valores de un parámetro que minimizaban el valor de Y, las características del modelo cambiaban de forma compleja, y se limitaba la posibilidad de minimizar el valor de Y nuevamente.

Jorgensen (1988) advirtió que la imposibilidad de una calibración adecuada puede ser debida, no sólo a que se haya formulado una hipótesis incorrecta, sino también a una calidad insuficiente en los datos de las variables de estado. Sin duda en este caso los datos disponibles de velocidad del viento juegan un papel fundamental en la imposibilidad de calibrar el modelo. La velocidad del viento es un factor crítico en el modelo, puesto que presenta intensas variaciones en periodos breves de tiempo y estas pueden influir de forma muy acusada en la concentración de oxígeno disuelto en el agua. Es, por tanto, imprescindible conocer con precisión la evolución del viento en las últimas horas para hacer una predicción correcta del

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

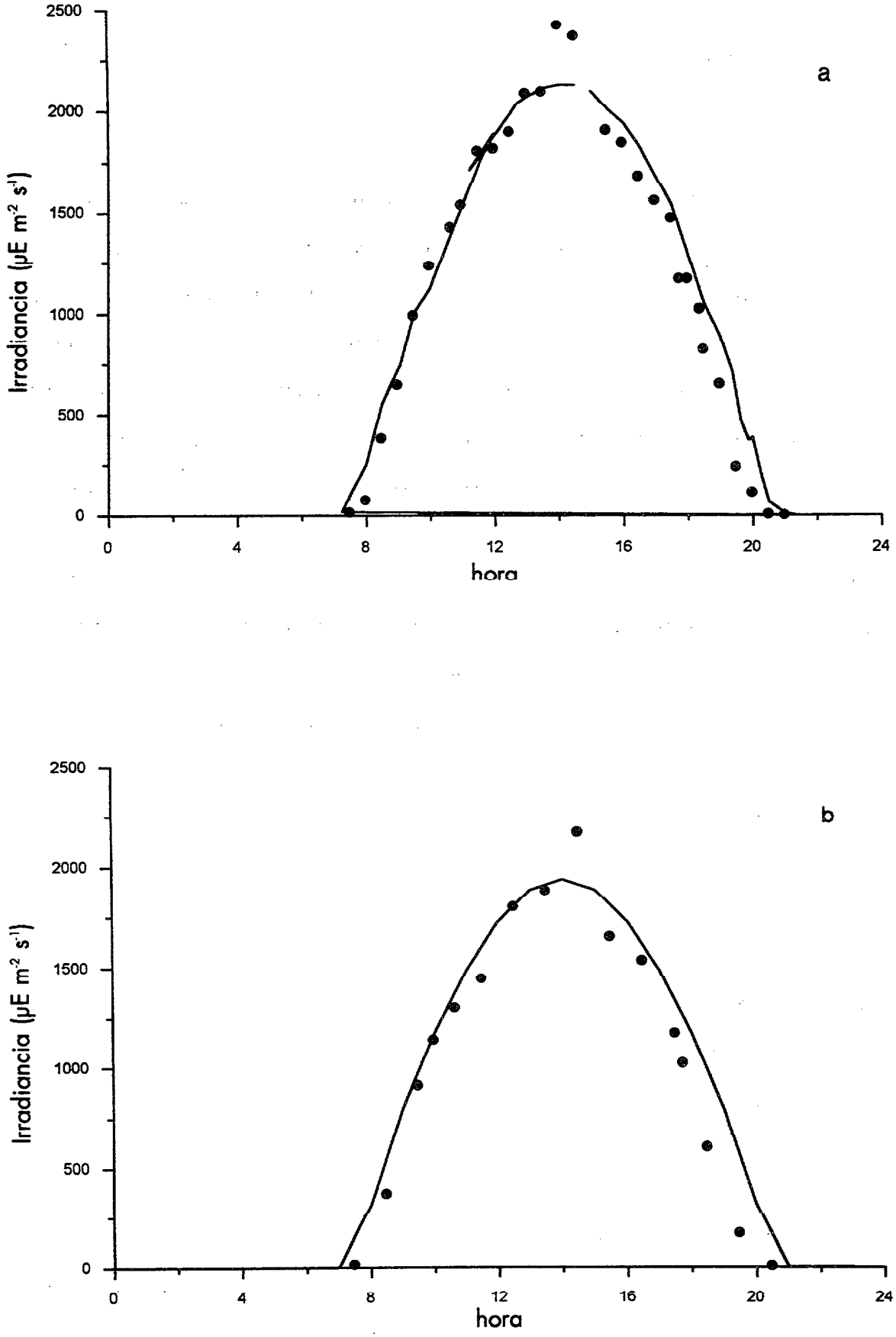


Figura 39- Representación de la irradiancia medida (puntos) y la prevista por el modelo (linea continua) en la superfície del agua (a) y a 10 cm de profundidad (b) para el 17/4/96.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

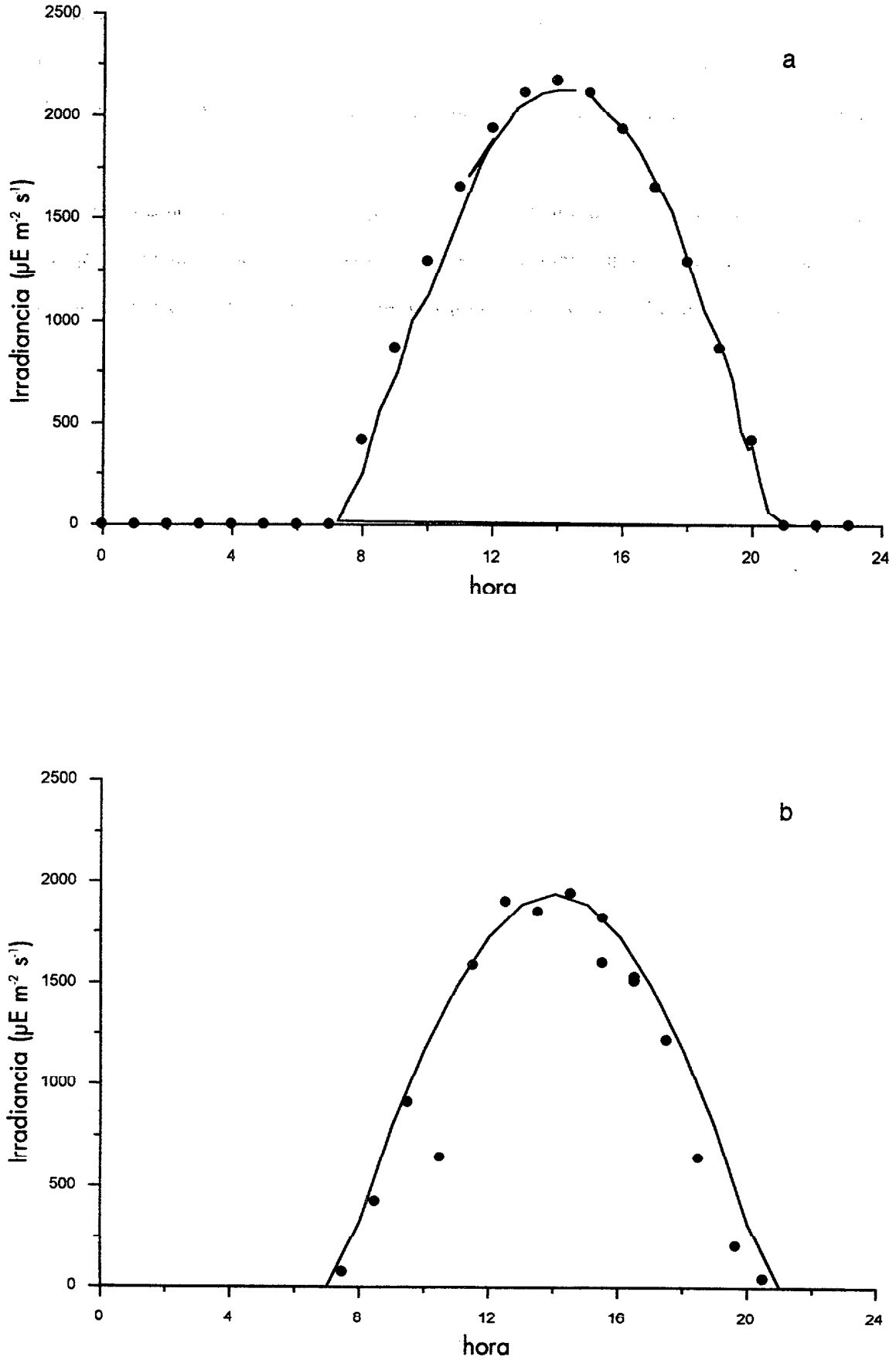


Figura 40- Representación de la irradiancia medida (puntos) y la prevista por el modelo (linea continua) en la superfície del agua (a) y a 10 cm de profundidad (b) para el 19/6/96.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

oxígeno disuelto. Desafortunadamente los datos de viento registrados en la estación meteorológica de UNELCO en el Faro de Maspalomas sólo abarcan el segundo semestre del año de estudio utilizado para la calibración. Además es frecuente encontrar en este registro tramos sin datos, lo cual los hace poco útiles de forma directa e impide hacer un análisis de Fourier para crear una función que simule la serie temporal de la velocidad del viento. Convendría también considerar si el viento registrado en la estación meteorológica es representativo del que hay en la superficie de la Charca, teniendo en cuenta las sombras eólicas que producen los diferentes obstáculos que existen a su alrededor, y dada la gran sensibilidad del oxígeno en disolución a pequeñas variaciones en la velocidad del viento. Consideradas las posibles alternativas, la solución adoptada fue simular el viento diario mediante el cálculo de un "dia promedio" mensual. Esta simulación del viento puede ser útil desde el punto de vista de la variación anual de la concentración de oxígeno, pero carece de la precisión necesaria para simular la variación diaria, que es el aspecto que más influye en la calibración.

Por todo ello, la única alternativa para mejorar las predicciones del modelo es realizar una calibración cualitativa. Tomando como referencia los aspectos generales de la evolución del oxígeno disuelto, fitoplancton y carbono orgánico disuelto, y con los conocimientos sobre el funcionamiento del modelo adquiridos en el análisis de sensibilidad, se trató de encontrar una aproximación cualitativa. Variando de forma arbitraria los parámetros que se habían revelado más sensibles se obtuvieron una serie de valores que hacían que las series temporales de las variables de estado siguieran de una forma razonable las tendencias de los datos medidos. La predicción obtenida al ejecutar el modelo para las tres variables de estado seleccionadas se representa en la figura 41.

Como es lógico la calibración se basó en la variable de estado más importante, la concentración de oxígeno disuelto. Puesto que los datos disponibles de oxígeno disuelto correspondían a medidas realizadas entre las 9:00 y las 11:00 se realizó una

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

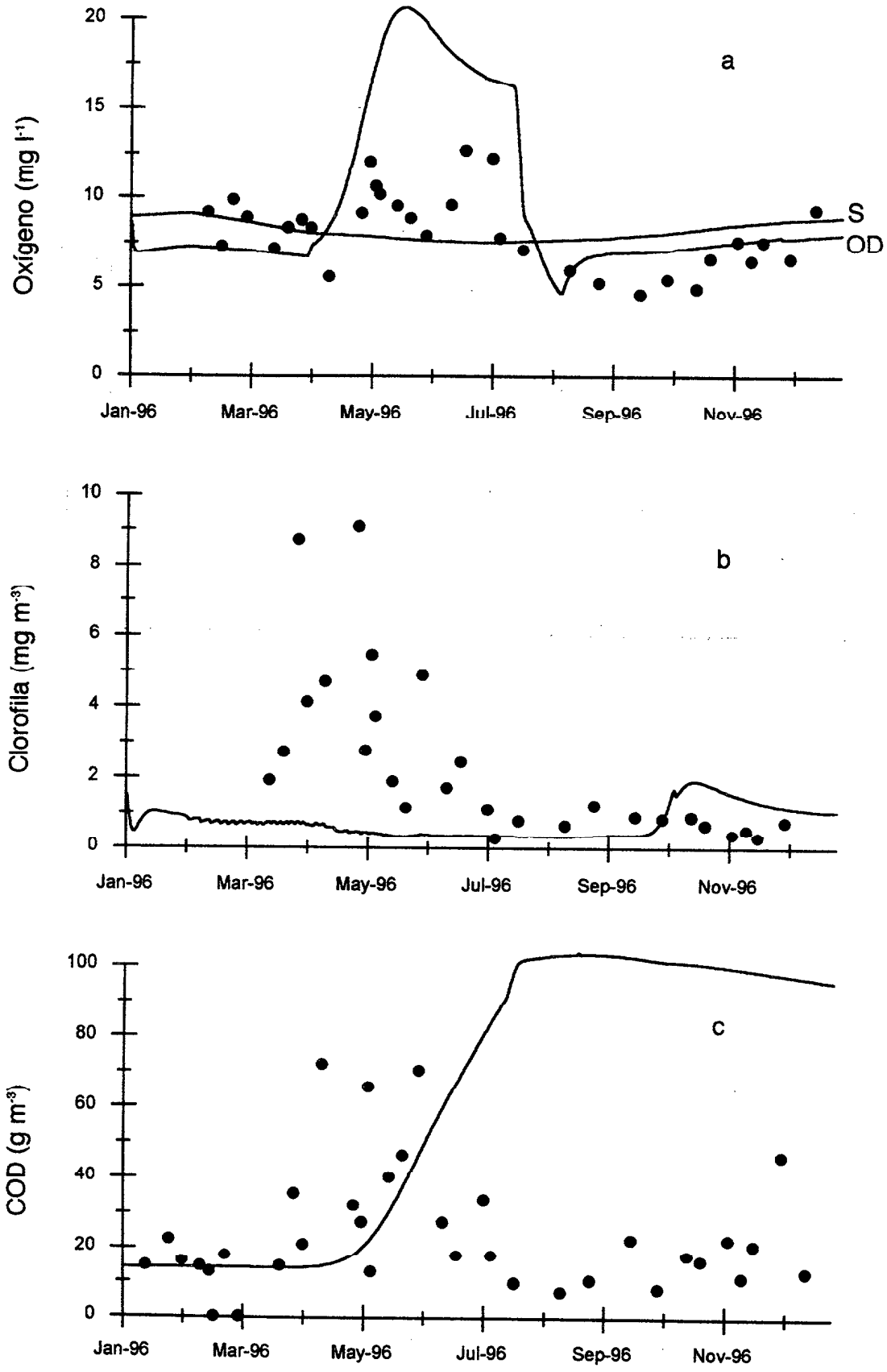


Figura 41- Representación de la simulación de la concentración de (1) oxígeno disuelto (OD) y solubilidad (S), (2) clorofila fitoplanctónica y (3) carbono orgánico disuelto a las 10 de la mañana (líneas continuas), junto con los valores medidos en los muestreos (puntos).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

predicción de la concentración de oxígeno disuelto a las 10:00 durante el año 1996. En la figura 41a se representan la serie de datos simulados, junto con la solubilidad del oxígeno en el agua y los puntos que representan los datos medidos. A pesar de que las predicciones no son muy precisas, el modelo sigue de una manera bastante fiel el comportamiento de la concentración de oxígeno disuelto a lo largo del año. Así cuando a principio de año los datos medidos se encuentran por debajo de la solubilidad, o con alguna ligera sobresaturación, las predicciones se mantienen por debajo de la solubilidad. Coincidiendo con la fase de dominio de *Ruppia maritima* tanto las predicciones como los datos medidos se encuentran por encima de la solubilidad. Y finalmente tras la desaparición de *R. maritima* los datos medidos y los simulados bajan por debajo de la saturación.

Se ha representado también la evolución de la clorofila fitoplanctónica (figura 41b) por ser un parámetro muy bien muestreado a lo largo del estudio. La predicción realizada se mantiene a un nivel relativamente constante durante todo el año, descendiendo ligeramente en la época de dominio de Ruppia maritima y aumentando al final del año. Los datos reales presentan una tendencia diferente en la primera mitad del año, mientras que se comportan de forma similar al modelo en la segunda mitad. Probablemente esta desviación tan grande del modelo se deba a los fenómenos de entrada de nutrientes desde el acuífero, que no han sido considerados en el modelo.

Por último, se compara la predicción de la evolución del carbono orgánico disuelto con los datos medidos (figura 41c). En el caso de esta variable de estado los resultados son peores, si bien se aprecia una epoca estable principios de año, y un aumento de la concentración del COD en la época de crecimiento de *Ruppia maritima*. En la simulación la concentración de COD se queda en niveles muy altos, mientras que en los datos medidos se reduce tras la desaparición de *R. maritima*. Es posible que este efecto responda a que en la modelización se han considerado exclusivamente el efecto de las bacterias pelágicas de vida libre, eludiendo el consumo de carbono

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

orgánico disuelto por las bacterias asociadas a partículas de detrito. Este efecto puede ser muy importante en el consumo de la materia orgánica disuelta tras la senescencia de *Ruppia maritima*, provocando las diferencias encontradas en la simulación.

Sea como fuere, y dado que el objetivo principal era calibrar la evolución del oxígeno disuelto, se puede admitir que el modelo simula de forma aceptable las tendencias de la concentración del oxígeno disuelto a lo largo del año.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Validación

La construcción del modelo debe culminarse con una validación de sus predicciones. En este paso se contrastan las predicciones del modelo con datos independientes para comprobar en que medida predice el modelo los datos reales. Sin embargo, debe ser enfatizado que la validación solo confirma el comportamiento del modelo bajo un rango de condiciones representadas por los datos disponibles. Por ello es preferible validar el modelo con unos datos tomados en una época en la cual las condiciones son diferentes a las obtenidas en el periodo de toma de datos para la calibración. Siguiendo esta premisa se utilizaron para validar las predicciones del modelo de la Charca datos de oxígeno disuelto de la anoxia acaecida entre Mayo y Junio de 1997.

Al igual la calibración el proceso de validación se va a realizar desde un punto de vista cualitativo. Es decir se trata de comprobar si en la predicción del modelo se produce una anoxia al igual que sucede con los datos reales. En la figura 42a se representa la predicción de la concentración de oxígeno disuelto de mayo a julio de 1997. En la gráfica se aprecia como la concentración de oxígeno disuelto cae bruscamente a mediados de junio, aunque en todo el periodo se puede observar una gran variabilidad diaria. En la figura 42b se representa la concentración de oxígeno que predice el modelo a las 10:00, junto con los datos medidos. La gráfica muestra como el modelo predice una anoxia, aunque se produce de forma más brusca que en los datos medidos. Tanto la disminución de la concentración de oxígeno, como la gran variabilidad diaria simuladas por el modelo, concuerdan con los datos disponibles. Esto muestra que el modelo, aunque no ofrece datos precisos, tiene tendencias muy similares a las de el ecosistema real.

Para determinar en que medida influye el viento en la predicción de la anoxia, se ejecutó de nuevo el modelo acotando la intensidad del viento. De forma que la

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

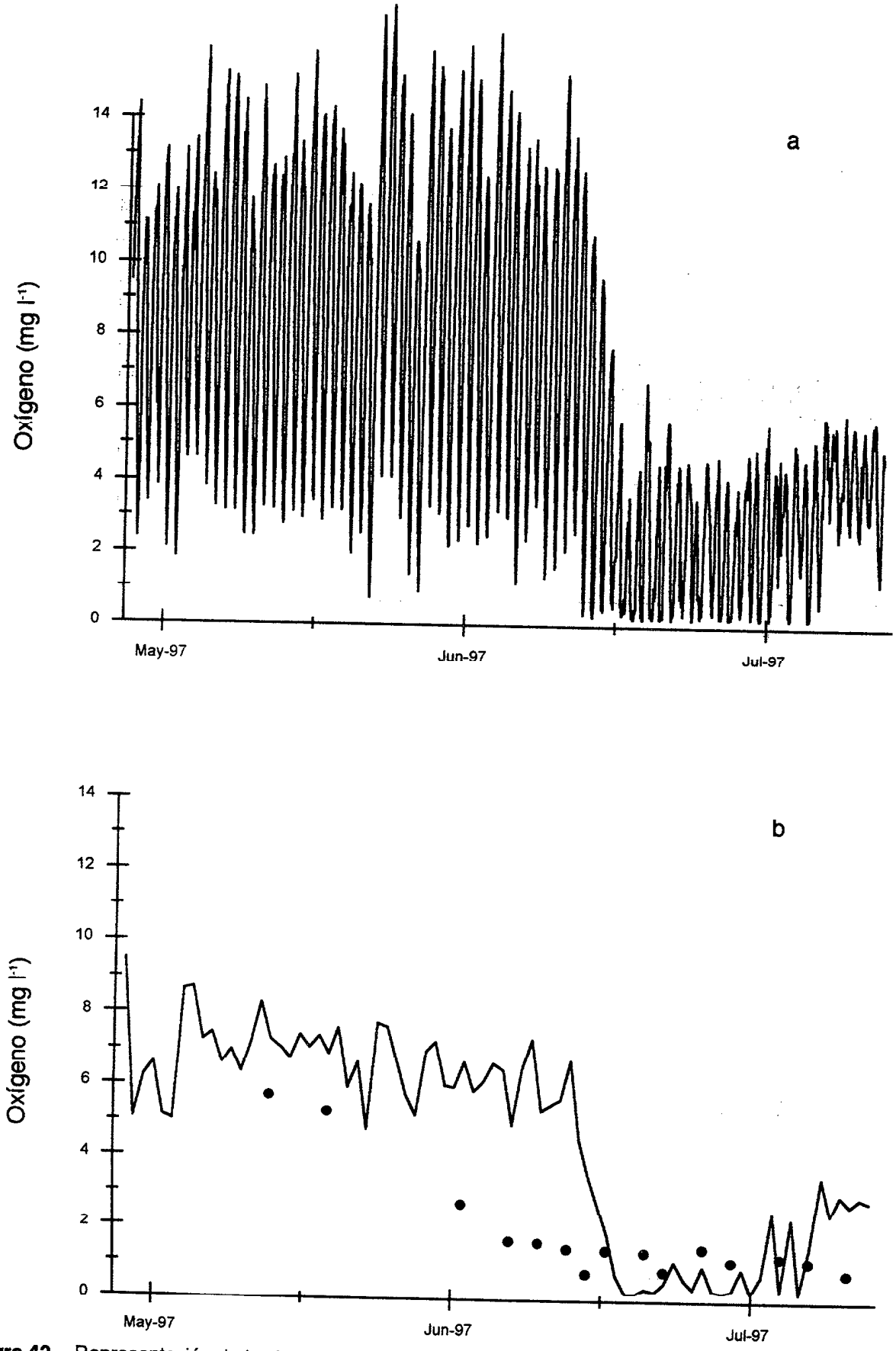


Figura 42.- Representación de la simulación de la concentración de (a) oxígeno disuelto (línea continua), (b) la concentración de oxígeno a las 10 de la mañana (línea continua) y las concentraciones medidas (puntos).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

velocidad del viento nunca disminuye por debajo de 1.5 m s^{-1} en el transcurso de la simulación. Al representar la evolución de la concentración de oxígeno con estas condiciones (figura 43) se aprecia que no se alcanzan concentraciones de oxígeno tan bajas como en la situación anterior. El oxígeno disuelto solo alcanza valores por debajo de 3 mg l^{-1} durante algunas horas en los tres meses que dura la simulación, mientras que la concentración de oxígeno disuelto a las 10 de la mañana se mantiene por encima de 5 mg l^{-1}. Estos resultados ponen de manifiesto que la velocidad del viento es el factor determinante en la aparición de anoxias en el modelo.

Posteriormente, y para ilustrar la posible aplicación a la gestión del modelo propuesto, se simularon dos intervenciones en el ecosistema. En primer lugar se simula como afectaría a la evolución de la concentración de oxígeno entre mayo y julio de 1997 la cosecha de un 75% de la biomasa de *Ruppia maritima* una semana antes del comienzo de la senescencia (figura 44). La simulación de la retirada de parte de la biomasa de Ruppia maritima antes de la anoxia reduce la demanda de oxígeno, y por ello también reduce la incidencia de la anoxia. De todas formas no se puede garantizar que no se desencadene una anoxia, ya que en último término dependería de la evolución de la velocidad del viento. Probablemente el efecto más importante de esta medida es la retirada de nutrientes del ecosistema, lo que ayudaría a controlar el problema de eutrofización.

En segundo lugar se simula el efecto de la aireación artificial del agua de la Charca. En las figuras 45a y 45b se puede apreciar que la oxigenación del agua es mucho más efectiva en cuanto a prevenir la anoxia se refiere, eliminando por completo la variabilidad diaria de la concentración de oxígeno disuelto. En este caso, si bien se puede garantizar que no se desencadenará una anoxia (aportando el oxígeno necesario), la medida no tiene ningún efecto sobre la carga de nutrientes del ecosistema.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

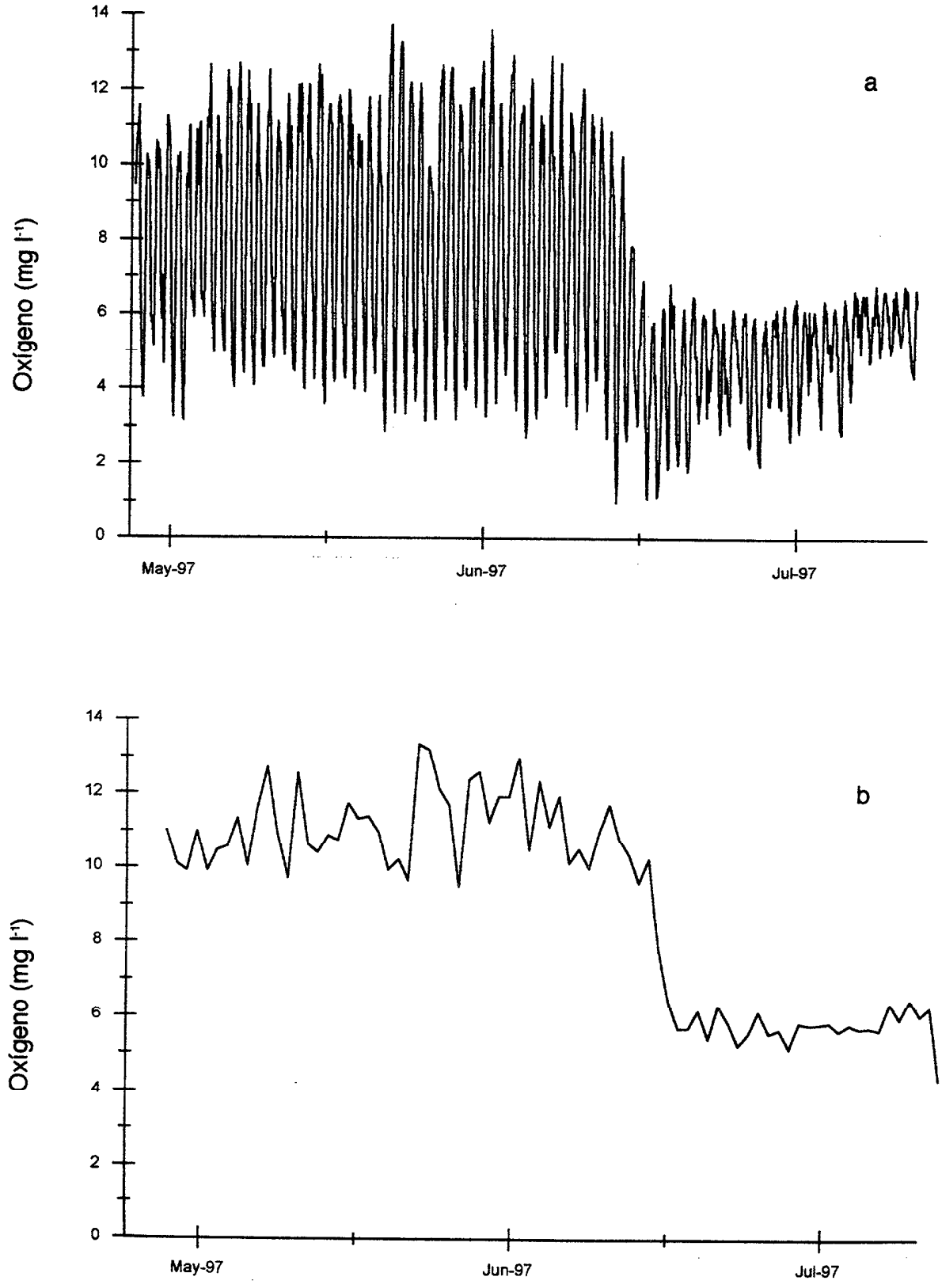


Figura 43.- Simulación del efecto de acotar la velocidad mínima del viento (1.5 m s^{-1}) en la concentración de (a) oxígeno disuelto, y en (b) la concentración de oxígeno a las 10 de la mañana.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Conclusiones

La conclusión fundamental de la elaboración del modelo dinámico es que la velocidad del viento es un factor determinante en las anoxias, y por lo tanto crítico a la hora de simular la concentración de oxígeno disuelto a corto plazo. Si se pretende construir un modelo para simular la evolución del oxígeno disuelto en la Charca, o la recalibración del que se ha propuesto en este capítulo, será imprescindible caracterizar perfectamente la variación del viento. Para ello será necesario realizar un muestreo en el que se establezcan de manera simultánea y precisa, la velocidad del viento y la concentración de oxígeno disuelto. Además, y dada la rápida variación de estos dos factores, la frecuencia de muestreo deberá ser relativamente alta (preferiblemente inferior a media hora).

La hipótesis sobre el funcionamiento del ecosistema que se ha formulado, simula con bastante precisión las tendencias generales del modelo. Por ello se puede admitir que los fenómenos que controlan la concentración de oxígeno a largo plazo están bien representados. El fenómeno de anoxia simulado se asemeja bastante al medido en el verano de 1997, mostrando que en ese caso la anoxia se produjo por la coincidencia entre una alta demanda de oxígeno incrementada por la muerte de *Ruppia maritima*, y periodos de viento poco intenso.

La prueba realizada acotando la velocidad mínima del viento demuestra que la influencia del viento es decisiva. Manteniendo un viento mínimo de 1.5 m s^{-1} se evita que la concentración de oxígeno disuelto caiga por debajo de 3 mg l^{-1}. La razón de este fenómeno puede estar en la escasa profundidad de la Charca, que permite una oxigenación muy rápida a intensidades de viento relativamente bajas.

Los resultados del modelo apoyan la hipótesis de la existencia de una elevada demanda de oxígeno producida por una alta concentración de detrito en el sedimento,

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

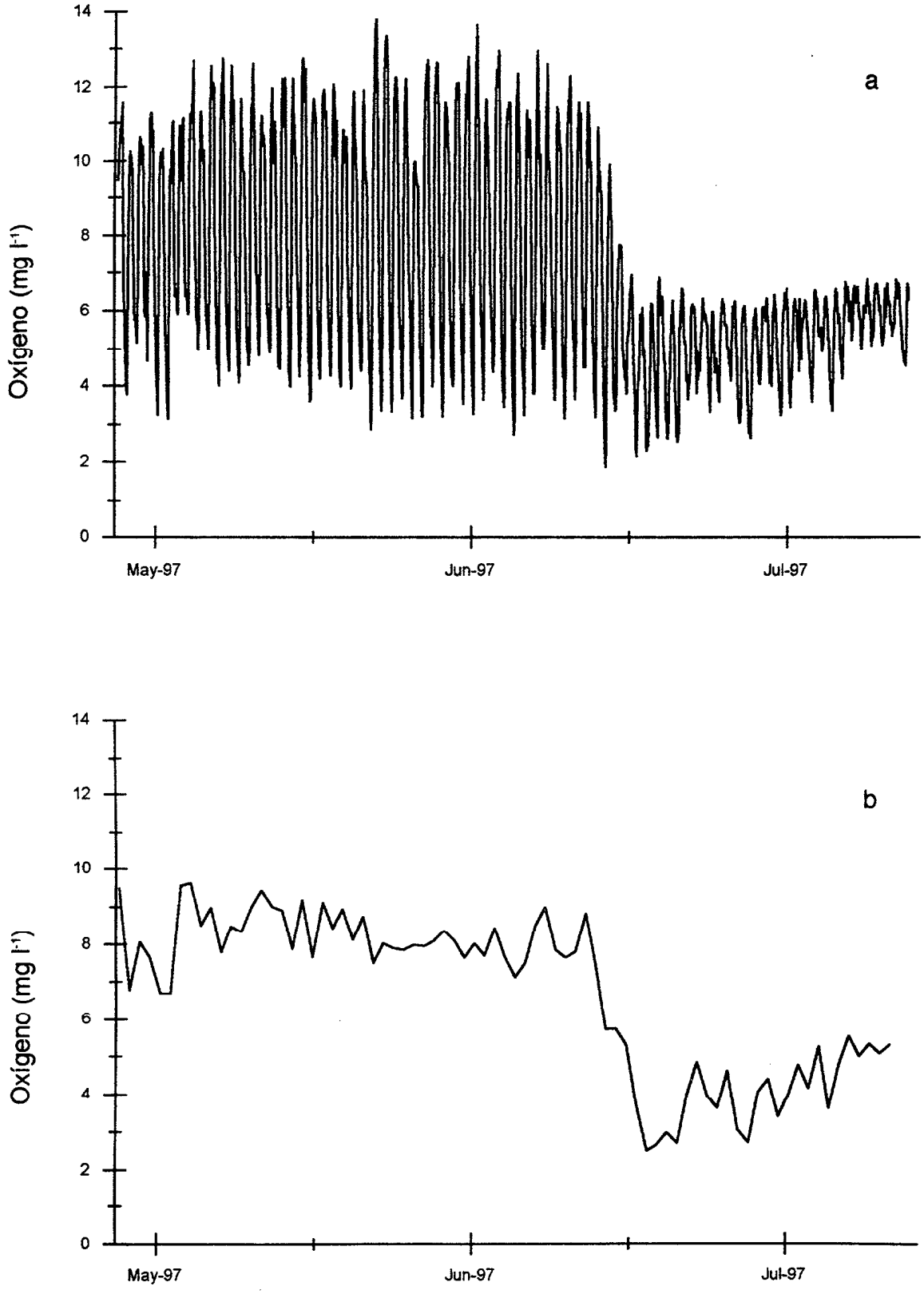


Figura 44.- Simulación del efecto de la cosecha de fanerógamas en la concentración de (a) oxígeno disuelto, y en (b) la concentración de oxígeno a las 10 de la mañana.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

y proponen un mecanismo con el cual explicar la aparición de las anoxias. Según estos resultados, las anoxias serían producidas por una demanda de oxígeno elevada en el sedimento, y se desencadenarían por una disminución de la reoxigenación.

Este mecanismo pudo ser también el causante de las anoxias sucedidas en Mayo de 1986, Abril de 1991 y Mayo de 1995, aunque en esos casos no hubiera un aumento en la demanda de oxígeno del sedimento producido por la senescencia de *Ruppia maritima*. Es posible que en esos casos se experimentara un incremento en la demanda de oxígeno por el sedimento, al incrementarse el metabolismo de los heterótrofos bentónicos con la elevación primaveral de la temperatura. También pudo suceder que un descenso severo en los aportes atmosféricos causara las anoxias, sin que se produjera ningún incremento en la demanda de oxígeno.

La evolución del carbono orgánico disuelto (COD) en el modelo no sigue fielmente los datos registrados, pero simula bien la primera mitad del año, donde se acumula gran cantidad de materia orgánica. La aparición de esta materia orgánica es debida a la exudación de *Ruppia maritima*. La acumulación se debe a que las bacterias están limitadas por los nutrientes, y no pueden asimilar carbono al ritmo que es exudado. Esto, unido a la enorme biomasa de *R. maritima* da lugar a una acumulación excepcional de COD (en torno a 100 g m^{-3}). El modelo no se ajusta tanto a la hora de simular la desaparición de este COD tras la muerte de *R. maritima*. Mientras que los datos observados señalan que la concentración de COD disminuye, en el modelo se mantiene constante. Supuestamente los nutrientes liberados en la fase de senescencia y degradación de *R. maritima* son suficientes para permitir que las bacterias asimilen todo el carbono acumulado, y además el que se libera en la lixiviación. Sin embargo esto no ocurre en el modelo, probablemente debido a defectos en las hipótesis utilizadas para formular la asimilación bacteriana, o la remineralización de nutrientes.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

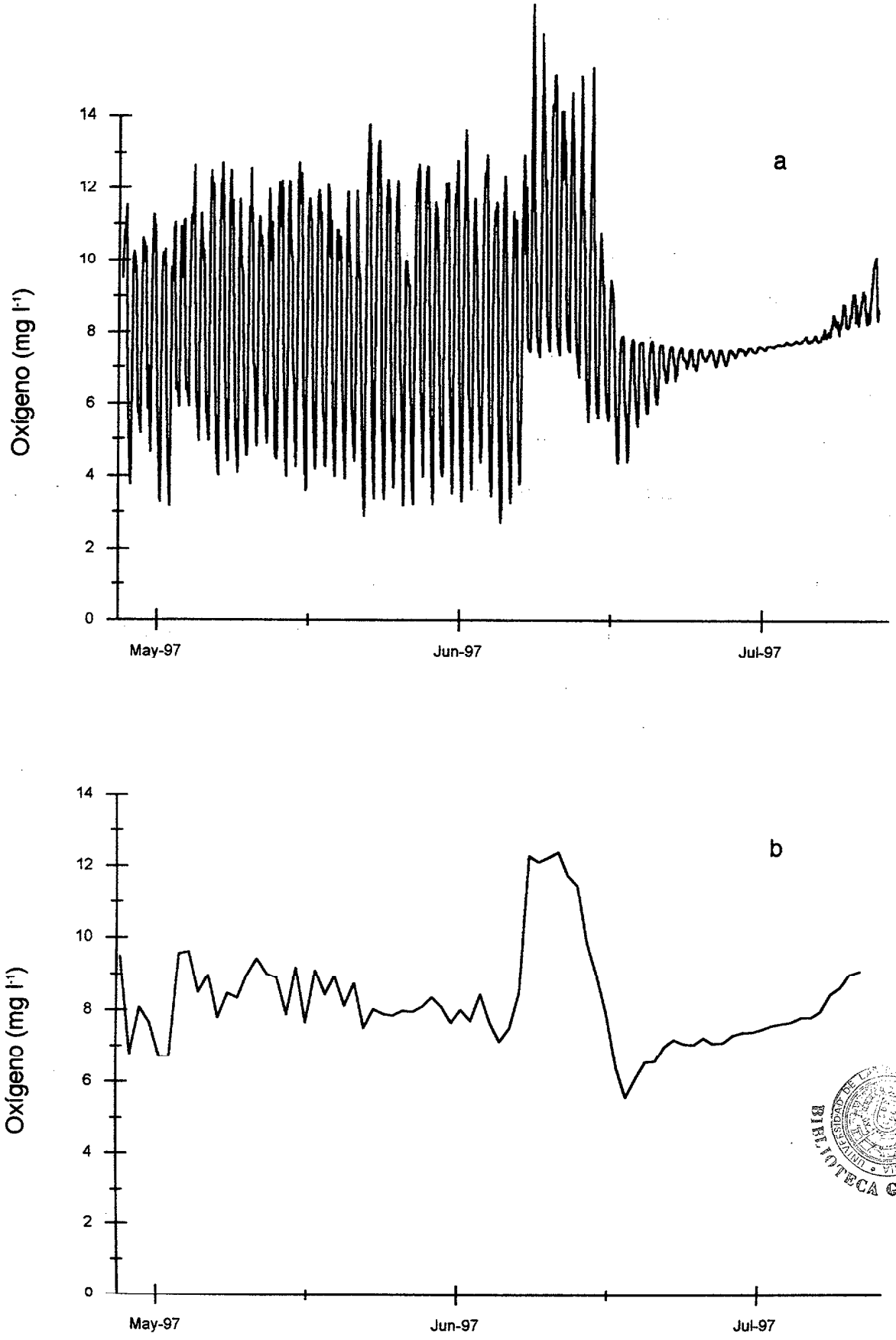


Figura 45.- Simulación del efecto de un aireador en la concentración de (a) oxígeno disuelto, y en (b) la concentración de oxígeno a las 10 de la mañana.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

BIBLIOTECA GENERAL

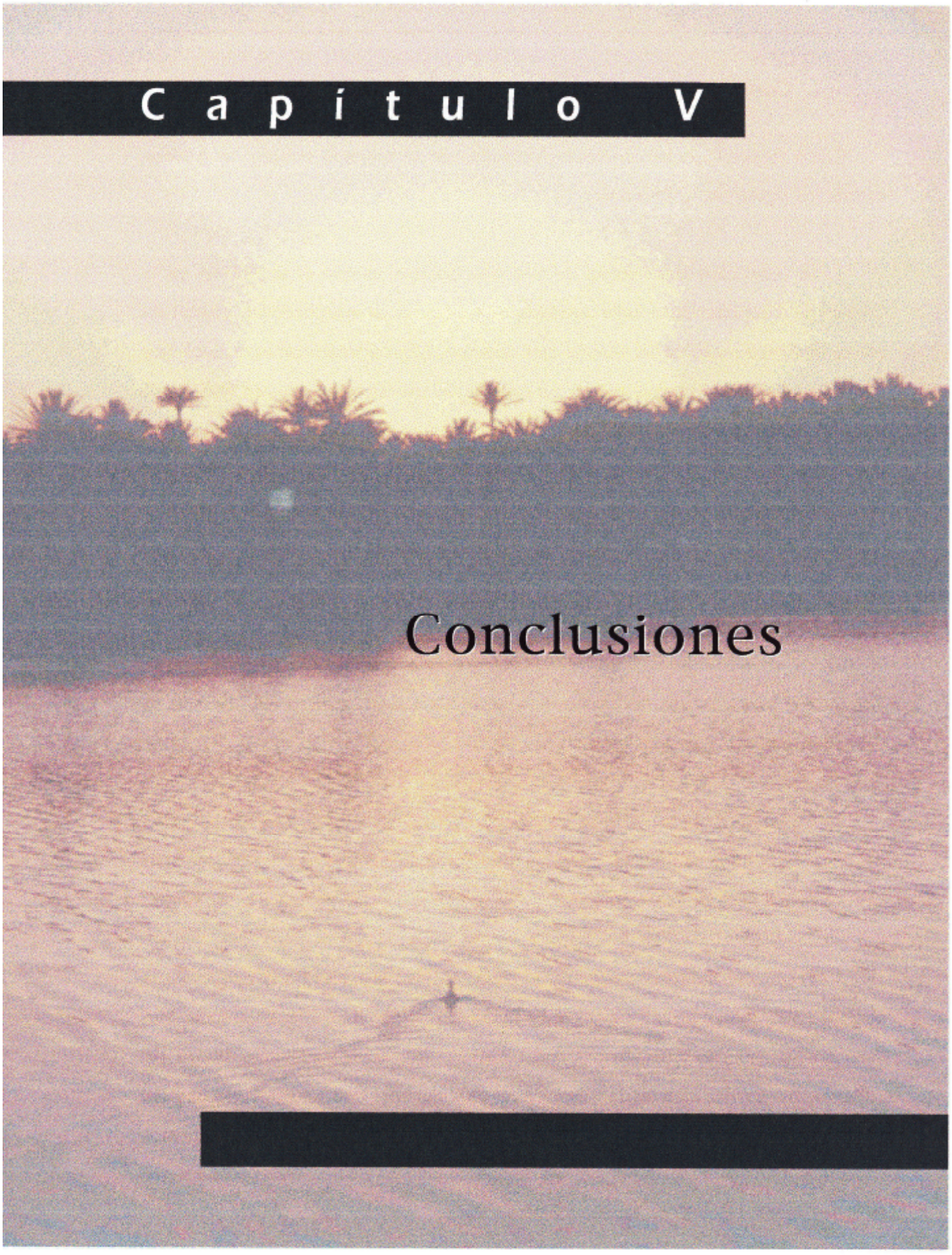
Otra desviación apreciable de las predicciones del modelo respecto de los datos medidos es el descenso del oxígeno en la anoxia, que es mucho más brusco en el modelo que en la realidad. Esto indica que, o bien el proceso de senescencia no está correctamente modelizado, la respiración del sedimento se ha infraestimado, o ambas cosas. Además hace falta acumular una gran biomasa de *Ruppia maritima* en el modelo para que se produzca la anoxia. Estas desviaciones en la predicción del modelo ponen de relevancia la importancia de medir con precisión la demanda de oxígeno bentónica, así como el ciclo de la biomasa de *R. marítima* y la demanda de oxígeno que produce con su muerte.

Dada la apreciable desviación de las predicciones del modelo propuesto, las simulaciones de las medidas de gestión que se han realizado deben ser consideradas cualitativamente. Aunque es de esperar que las tendencias mostradas por el modelo en cada una de las simulaciones sean ciertas, no se han estudiado los efectos colaterales que pueden producir las medidas de gestión (por ejemplo liberación de materia orgánica disuelta en la cosecha de macroalgas, o resuspensión de sedimento en caso de la reaireación). La información que puede extraerse de estos experimentos es que la retirada de biomasa de *Ruppia maritima* no garantiza que no vaya a aparecer una anoxia, mientras que la aireación artificial de la Charca sí lo hace. Por otra parte, la retirada de biomasa puede acelerar la reducción de la carga de nutrientes del ecosistema, mientras que la aireación no tiene ningún efecto en ella. En cualquier caso estas predicciones se circunscriben al oxígeno disuelto, y cualquier medida de gestión debería fundamentarse en estudios que contemplaran todo tipo de efectos colaterales.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Capítulo V

Conclusiones

©Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2013

Conclusiones

Como respuesta a las hipótesis planteadas en el presente trabajo, se pueden extraer las siguientes conclusiones:

1.- La conclusión fundamental de esta tesis doctoral es que el ecosistema de la Charca de Maspalomas se halla sometido a un proceso de eutrofización, prueba de ello es dinámica oscilante del sistema, que alterna configuraciones con estructuras muy diferentes. Además, la comparación del análisis del modelo anual de red trófica con otros estuarios eutróficos pone de manifiesto que la estructura de los flujos del ecosistema ha sido afectada por el proceso de eutrofización. De igual forma, la estructura de la circulación de la materia evidencia que el ecosistema está sometido a tensión, y revela una estructura inmadura y desorganizada.

2.- Se ha demostrado que los aportes de agua dulce representan el mecanismo de entrada de nutrientes que ha contaminado la Charca de Maspalomas, llevándola hasta el estado eutrófico actual. Por ello es muy probable que el acuífero que alimenta la Charca esté también contaminado.

3.- Por causa de la excesiva concentración de nutrientes, los ciclos de producción del ecosistema están sobredimensionados, de forma que siempre hay concentraciones anormalmente altas de biomasa o detrito, ya sea en el sistema pelágico o bentónico.

4.- El proceso de eutrofización es en último término la causa de la aparición de anoxias en la Charca de Maspalomas. La excesiva cantidad de detrito en el sedimento lleva pareja una demanda de oxígeno bentónica que en ocasiones no puede ser compensada por los aportes fotosintéticos y atmosféricos. Este hecho, junto con las observaciones de intensos florecimientos fitoplanctónicos sin la aparición de anoxias asociadas, permite rechazar la hipótesis de que las anoxias podían estar causadas por la acumulación excesiva de biomasa fitoplanctónica.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

5.- Si bien la elevada demanda de oxígeno bentónica es la causa de las anoxias, estas se desencadenan debido a una defectuosa reoxigenación del agua provocada por vientos de poca intensidad. Durante las anoxias, la variación circadiaria de la intensidad del viento hace que la concentración de oxígeno disuelto oscile entre la anoxia y la saturación. Este comportamiento hace que en los seguimientos de la concentración de oxígeno disuelto en la Charca deban muestrearse ciclos de 24 horas.

Debido a su gran variabilidad y a la enorme capacidad de reoxigenación, el viento es el factor crítico en la determinación de la concentración de oxígeno disuelto. Por lo tanto, la futura formulación de modelos de predicción de la evolución del oxígeno disuelto, deberá estar fundamentada en una gran cantidad de datos simultáneos de velocidad del viento y concentración de oxígeno disuelto. Dada la alta precisión con la que se debe conocer la velocidad del viento, y la presencia de obstáculos alrededor de la Charca, el viento debería medirse in situ.

6.- El proceso de eutrofización al que está sometido el ecosistema ha dado lugar a oscilaciones bruscas entre estructuras de dominio bentónico (caracterizadas por acumulaciones de fanerógamas) y pelágico (caracterizadas por florecimientos fitoplanctónicos). El estudio de la transición entre estas dos configuraciones ha revelado, no sólo la senescencia de la estructura bentónica, sino también la emergencia de una nueva estructura pelágica como resultado de la crisis acaecida en el bentos. Estos ciclos en los cuales la crisis de un subsistema permite el crecimiento invasivo del otro, alcanzan unas oscilaciones extremas debido a las características eutróficas del ecosistema.

7.- Es por tanto rechazable la opinión de algunos estudios por la que se calificaba de eutrofización exclusivamente a los fenómenos de florecimiento fitoplanctónico. El sobrecrecimiento de la biomasa fitoplanctónica no es un fenómeno de eutrofización en sí, sino una manifestación de un sistema eutrofizado.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

8.- La enorme variabilidad del ecosistema de la Charca de Maspalomas requiere que el seguimiento de su estado trófico se haga con un índice que integre la información de todas las estructuras que se suceden a lo largo del año. El modelo anual de red trófica propuesto cumple este objetivo, y los índices calculados mediante los datos de 1996 pueden servir como comparación a estudios posteriores sobre el estado del ecosistema. Estos índices pueden ser de gran utilidad a la hora de valorar la efectividad de futuras estrategias de gestión encaminadas a eliminar la eutrofización de la Charca de Maspalomas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Propuestas de gestión

Las conclusiones enunciadas pueden servir para discutir algunas de las estrategias de gestión que han sido planteadas desde diversos ámbitos para mejorar las condiciones tróficas del sistema: apertura de la Charca al mar, recogida de algas muertas, mantenimiento del nivel de agua con aguas residuales depuradas, dragado de las capas de sedimento superficiales, etc.

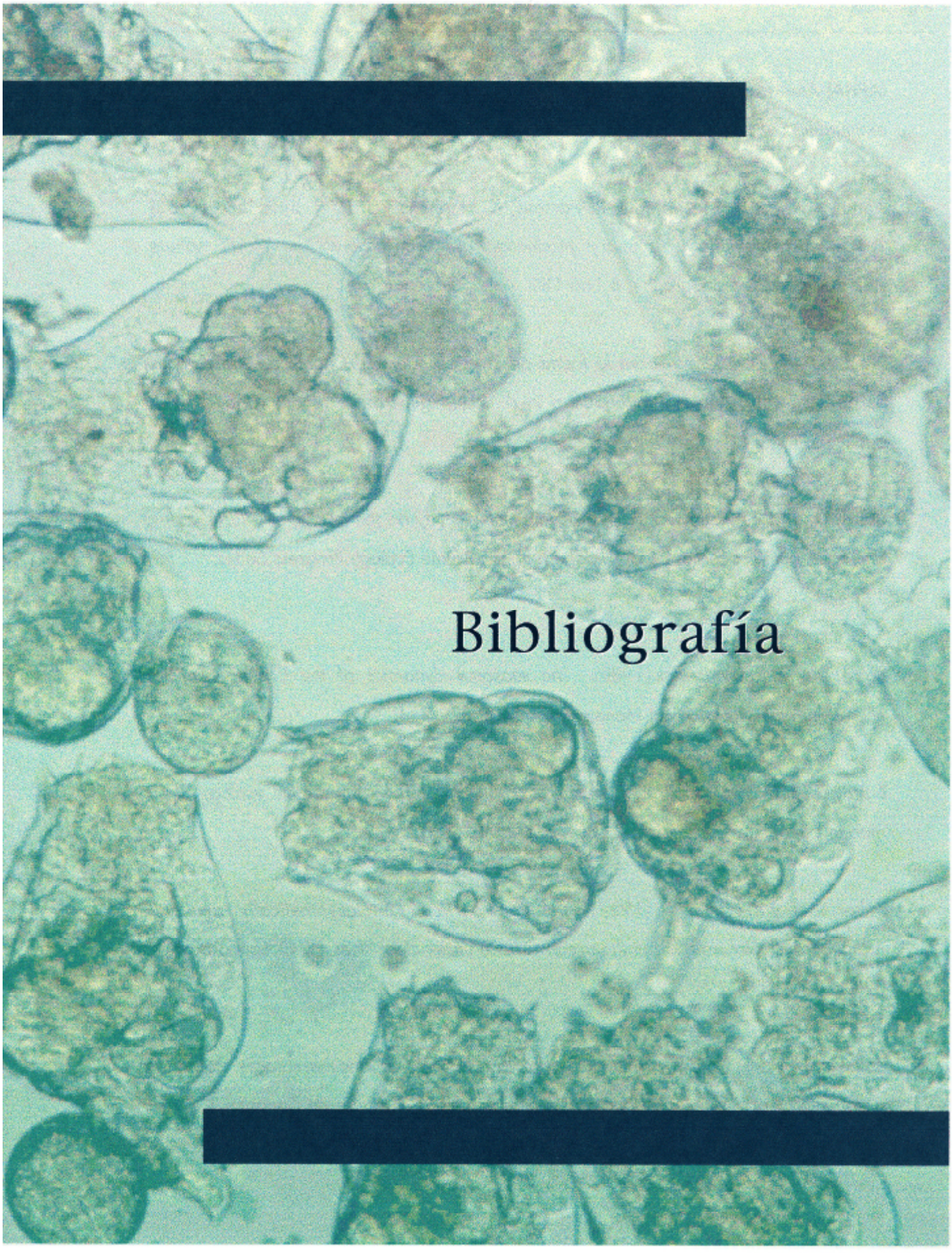
En primer lugar es necesario esclarecer cuales son las fuentes de nutrientes que están contaminando el agua del acuífero del cual se nutre la charca. Una vez identificadas será necesario erradicarlas, reduciendo al mínimo posible la entrada de nutrientes a través del agua dulce. Es evidente que la solución no es eliminar las entradas de agua dulce, ya que son consustanciales al ecosistema "estuarino" que se pretende restaurar. Tampoco es recomendable el mantenimiento del nivel de agua con aguas residuales depuradas, a no ser que se hayan eliminado previamente los nutrientes que contienen.

De forma complementaria es necesaria la eliminación del exceso de nutrientes acumulado en el ecosistema para acelerar el retorno a las condiciones menos eutróficas. La eliminación de nutrientes del ecosistema puede llevarse a cabo con diversas medidas de gestión (eliminación de biomasa de fanerógamas, dragado de las capas de sedimento superficiales, pesca, etc.), cuya viabilidad, efectividad y efectos colaterales deben ser objeto de cuidadosos estudios.

Por último hay que hacer hincapié en la necesidad de hacer un seguimiento de la concentración de oxígeno disuelto, muestreando ciclos de 24 horas para determinar la variabilidad circadiaria de la concentración de oxígeno. Un control exhaustivo y simultáneo del nivel de oxígeno disuelto y la velocidad del viento, especialmente en las épocas más críticas, puede ayudar a predecir las crisis anóxicas.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Bibliografía

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2023

(APHA) American Public Health Association (1985). *Standard methods for the examination of water and wastewater.*1268 pp. Washington (D.C.).

Antia, N. J., C. D. McAllister, T. R. Parsons, K. Stephens y J. D. H. Strickland (1963). *Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere.* Limnology and Oceanography, 8:166-183.

Báez, M. (1992). *Informe sobre la fauna de invertebrados del Charco de Maspalomas* (Gran Canaria). Informe entregado a la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

Baird, D. y R. E. Ulanowicz (1993). *Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries.* Marine Ecology Progress Series, 99: 221-237

Baird, D. y R. E. Ulanowicz (1989). *The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem matrix.* Ecological Monographs, 54(4):329-364.

Baird, D., J. M. McGlade y R. E. Ulanowicz (1991). *The comparative ecology of six marine ecosystems*. Phil. Trans. R. Soc. London. B., 333:15-29.

Baker, K .S. y R. Frovin (1987). *Relation between photosynthetically available radiation and total isolation at the ocean surface under clear skies.* Oceanography 32(6):1370-1377.

Ballesteros, S. (1994). *Influencia de las estructuras mesoescalares sobre la distribución y abundancia de bacterias y cianobacterias en aguas de Canarias.* T e s i s Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 114 pp.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Bannerman, D. A. (1914). *An account of the zoo-geographical divisions of the Canary Islands, illustrated by lantern-slides.* Bull. Br. Orn. Club, 3(196):115-118.

Bannerman, D. A. (1922). *The Canary Islands. Their history, natural history and scenery.* Gurney and Jackson (eds.). Londres y Edimburgo. 355 pp.

Bannerman, D. A. (1963) *Birds of the Atlantic islands. Volume one: A History of the Birds of the Canary Islands and of the Salvages.* Oliver & Boyd. Edinburg. 326 pp.

Barker-Webb, M. P. y S. Berthelot (1839). *Historie Naturelle des Iles Canaries. Tome 2º. 1ª Partie. Geographie Statistique Geologie.* Béthune. Paris. 413 pp.

Barnes, H. (1959). *Oceanography and marine biology.* George Allen & Unwin Ltd. Northampton. 218pp.

Basterretxea, G. y K. van Lenning (1995a). *Estudio planctónico de la Charca de Maspalomas.Informe preliminar.* Informe entregado a la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

Basterretxea, G. y K. van Lenning (1995b). *Estudio planctónico de la Charca de Maspalomas.Informe II. Informe entregado a la dirección general de Medio Ambiente.* No publicado.

Benitez Padilla, S. (1963) *Una breve excursión científica por Gran Canaria.* Museo Canario. Las Palmas. 49 pp.

Berthelot, S. (1980). *Primera estancia en Tenerife (1820 - 1830).* Aula de Cultura del Exmo. Cabildo Insular de Tenerife. Sta. Cruz de Tenerife. 200 pp.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

BIBLIOTECA GENERAL

Betancort, M. J. (1992). *Estado de la flora y vegetación acuática de la Charca de Maspalomas.* Informe entregado la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

Betancort, M. J. (1993). *Informe de vegetación de las actividades realizadas en la Charca de Maspalomas.* Informe entregado la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

Blackman, F. F. (1905). *Optima and limiting factors.* Ann. Bot.,19:281-295.

Bloomfield, J. A., R. A. Park, D. Scavia, y C. S. Zahorcak (1973). *Aquatic modeling in the Eastern deciduous forest biome. U.S. International Biological Program.* In: Modelling the Eutrophication Process. E.J. Middlebrook, D.H. Falkenborg, and T.E. Maloney (eds.). Utah State University, Logan. 139-158 pp.

Boström, B., Andersen J. M., Fleischer, S. y M. Jansson (1988). *Exchange of phosphorus across the sediment-water interface.* Hydrobiologia, 170:229-244.

Bowie, G. L., W. B. Mills, D. B. Porcella, C. L. Campbell, J. R. Pagenkopf, G. L. Rupp, K. M. Johnson, P. W. H. Chan, S. A. Gherini y C. E. Chamberlin (1985). *Rates, Constants, and Kinetics formulations in surface water quality modeling.* Environmental Research Laboratory Office of Research and Development. U. S. Environmental Protection Agency. Athens (Georgia). 455 pp.

Boynton, W. R., W. M. Kemp, C. G. Osborne y K. R. Kaumeyer (1978). *Metabolic characteristics of the water column, benthos and integral community in the vicinity of Calver Cliffs, Chesapeake Bay.* Contributed Report No. 2-72-02 (77), Maryland Power Plant Siting Program, Annapolis, Maryland.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Bryan, J. R., J. P. Riley y P. J. LeB. Williams (1976). *A Winkler procedure for making precise measurements of oxygen concentration for productivity and related studies.* J. exp. mar. Biol. Ecol., 21:191-197.

Capblancq, J. (1990). *Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligothrophic and eutrophic environments: an overview.* Hydrobiologia, 207:1-14.

Carpenter, S. R. (1980). *Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay.* Ecology, 61:1145-1155.

Castro, J. J. (1995), 18 de mayo. *Mortandad en Maspalomas. El ciclo de la vida.* Canarias 7. p. 36.

Catalán Lafuente, J. G.(1969). *Química del agua. Bellisco.* Madrid. 423 pp.

Cioffi, F., A. Di Eugenio y F. Galerano (1994). *Simulation model for forecasting anoxic crisis in lagoons.* In: Computer techniques in environmental studies 5. Volume 1. Computational Mechanics, INC. Billerica, MA 01821 (USA).107-120.

Cioffi, F., A. Di-Eugenio y F. Gallerano (1995). *A new representation of anoxic crises in hypereutrophic lagoons.* Appl. Math. Model., 19 (11):685-695.

Cole, J. J., G. E. Likens y D. L. Strayer (1982). *Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria.* Limnology and Oceanography, 27(6):1080-1090.

Congdon, R. A. y A. J. McComb (1979). *Productivity of Ruppia: seasonal changes and dependence on light in an Australian estuary.* Aquat. Bot., 6:121-132.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Crisp, D. J. (1971). *Energy flow measurements.* In: N. A. Holure and A. D. McIntyne (eds.). Methods for the study of marine benthos. International Biological Programme Handbook Number 16. Blackwell Scientific. Oxford, England. 197-279.

Chil y Naranjo, G. (1876). *Estudios históricos, climatológicos y patológicos de las Islas Canarias.*Tomo I. Isidro Miranda. Madrid. 624 pp.

Christensen, V. y D. Pauly (1992). *A guide to the ECOPATH II program* (Version 2.1) ICLARM Software. International center for living aquatic resources management. Manila, Philippines. 72 pp.

Churchill, M. A., H. L. Elmore, y R. A. Buckingham (1962). *The prediction of stream reareation rates.* Transactions of the American Society of Civil Engineering, Journal of the Sanitation Engineering Division, 88:1-46.

D'Avanzo, C. y J. N. Kremer (1994). *Diel Oxygen Dynamics and Anoxic Events in an Eutrophic Estuary of Waquoit Bay, Massachusetts.* Estuaries, 17 (18):131-139.

Di Toro, D. M. y W. F. Matystik, Jr. (1980). *Mathematical models of water quality in large lakes. Part I: Lake Huron and Saginaw Bay model development, Verification and Simulations.* U.S. Environmental Protection Agency, Ecological Research Series. EPA-600/3-80-056.

Dugdale, R. C. (1967). *Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance.* Limnology And Oceanography, 12:685-695.

Edwards, R. R. C. (1978). *Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico.* Estuarine Coastal Mar. Sci., 6:75-92.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Edwards, R. W. y H. L. J. Rolley (1965). *Oxygen consumption of river muds.* J. Ecol., 53:1-19.

Einsele, W. (1936). *Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See.* Arch. Hydrobiol, 29:664-686.

Einsele, W. (1938). *Über chemische und kolloidchemiste Vorgänge in Eisen-Phosphat-Systemen unter limnochemischen un limnogeologischen Gesichtspunkten.* Arch. Hydrobiol, 33:361-387.

El pleno pide la construcción "inmediata" de la depuradora de El Tablero. (1986), 19 de abril. Canarias 7. p. 22.

Enell, M. y Löfgren, S. (1988). *Phosphorus in interstitial water: methods and dynamics.* Hydrobiologia, 170:103-132.

Evans, A.S., K.L. Webb y P.A. Penhale (1986). *Photosynthetic temperature acclimatation in two coexsisting seagrasses Zostera marina L. and Ruppia maritima L.* Aquat. Bot., 24:185-197.

Fast, A. W., K. E. Carpenter, V. J. Estilo y H. J. González (1988). *Effects of water depth and artifical mixing on dynamics of Philippine brackishwater shrimp ponds.* Aquacult. Eng., 7:349-361.

Fenchel, T. (1982). *Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth.* Marine Ecology Progress Series, 8:225-231.

Field, J. G., C. L. Moloney y C. G. Attwood (1989). *Network analysis of simulated succession after an upwelling event.* In: (F.W. Wulff, J.G. Fleld and K.H. Mann, eds.)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Network Analysis in Marine Ecology: Methods and Applications. Springer Verlag. Berlin 132-158.

Finn, J. T. (1976). *Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows.* Journal of Theoretical Biology, 56:363-380.

Flores-Verdugo, F. J., J. W. Day, Jr., L. Mee y R. Briseño-Dueñas (1988). *Phytoplankton production and seasonal biomass variation of seagrass, Ruppia maritima L. in a tropical lagoon with an ephemeral inlet.* Estuaries, 11:51-56.

Francia, C. (1995), 13 de mayo. *Las aguas depuradas cubrirán la demanda agrícola del sureste.* Canarias 7. p. 33.

Gibbons, D. W. (1989). *Seasonal reproductive success of the moorhen Gallinula chloropus: The importance of male weight.* Ibis, 131(1):57-68.

Golley, F. B. (1974). *Structural and functional properties as they influence ecosystem stability.* In: A.J. Cave, Ed., Proceedings of the First International Congress of Ecology. Centre for agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands. 97-102.

González, N. (1977). *Estudio de la vegetación litoral de la zona de Maspalomas. Botánica macaronésica,* 4:23-30.

Goulder, R. (1969). *Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplankton in a pond.* Okios, 20:300-309.

Grobbelaar, J. U., F. Schanz, Z. Dubinsky, M. M. Tilzer, T. Burger-Wiersma, M. Rijkeboer, J. Lemoalle y P .G. Falkowski (1992). *Photosynthetic characteristics of five high light and*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

low light exposed microalgae as measured with 14C-uptake adn oxygen electrode techniques. Mar. Microb. Food. Webs, 6(1):3-19.

Grontved, J. (1958). *Underwater macrovegetation in shallow coastal waters.* J. Cons. Int. Explor. Mer., 24:23-42.

Gulliver, J. S. y C. S. Heinz (1984). *Stream productivity analysis with DORM-I. Development of computational model.* Water Research, 18 (12):1569-1576.

Haas, L.W. (1982). *Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic microorganisms.* Am. Inst. Oceanogr. Paris, 58(S) :261-266.

Hannon, B. (1973). *The structure of ecosystems.* Journal of Theoretical Biology, 41(3):535-546.

Harding, L. W. Jr., B. B. Prezelin, B. M. Sweeney y J. L. Cox (1982). *Diel oscillations of the photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton.* Mar. Biol., 67(2):167-178.

Harding, L. W. Jr., B. W. Meeson y T. R. Fisher Jr. (1985). *Photosynthesis patterns in Chesapeake Bay Phytoplankton: Short and long-term responses of P-I curve parameters to light.* Mar. Ecol. Prog. Ser., 26(1-2):99-111.

Hargrave, B. T. (1973). *Coupling carbon flow through some pelagic and benthic communities.* Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 30:1317-1326.

Harlin M. M. y B. Thorne-Miller (1981). *Nutrient enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon.* Mar. Biol., 65:221-229.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Harrison, P. G. (1982). *Seasonal and year-to-year variations in mixed intertidal populations of Zostera japonica Ashers. & Graeb. and Ruppia maritima.* Aquat. Bot., 14:357-371.

Hay limos orgánicos fétidos en el fondo de La Charca (1986), 16 de abril. Canarias 7. p. 25.

Heitzman, B. (1978). *Management of salt marsh impoundments for waterfowl in North Carolina.*N. C. Wildl. Resour. Comm.35pp.

Hirata, H. y R. Ulanowicz (1984). *Information theoretical analysis of ecological networks.* Int. J. Systems. Sci., 5:261.

Hobbie, J. E. y P. J. leB. Williams (eds.). (1984). *Heterotrophic activity in the sea.* Plenum Press. New York.

Holm-Hansen O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes y J. D. H. Strickland (1965). *Fluorometric determination of chlorophyll.* J. Cons. Int. Explor. Mer., 30:3-15.

Hudec, P. P. y P. Sonnenfeld (1974). *Hot brines on Los Roques, Venezuela.* Science, 185:440-442

Hutchinson, G. E. (1959). *A treatise on Limnology,* Vol I, Part 2. Wiley. New York. pp. 602.

Iqbal, M. (1983). *Introduction to solar radiation.* Academic Press. Toronto. 390 pp.

Iriarte, A., G. Daneri, V. M. T. García, D. A. Purdie y D. W. Crawford (1991). *Planckton comunity respiration and its relationship to clorophyll a concentration in marine coastal waters.* Oceanologica Acta, 14(4):379-388.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Ivlev, V. S. (1966).*Experimental ecology of the feeding of fishes.* Er. D. Scott (ed.). Yale University Press. 302 pp.

Jaffe, R., R. Espino, F. Benitez y P. R. Gardinali (1995). *Pollution chronology of Lake Valencia, Venezuela.* Bull. Environ. Contam. Toxicol., 54(6):930-936.

Jähne, B., K. O. Münnich y U. Siegenthaler (1979). *Measurements of gas exchange and momentum transfer in a circular wind-water tunnel.* Tellus, 31:321-329.

James, W. F., R. H. Kennedy y R. F. Gaugush (1990). *Effects of large-scale metalimnetic migration events on phosphorus dynamics in a north-temperate reservoir.* Canadian Journal of Fisheries And Aquatic Science, 47(1):156-162.

Jansson, M. (1988). *Phosphate uptake and utilization by bacteria and algae.* Hydrobiologia, 170:177-189.

Jefatura de Costas ya tiene el informe sobre la Charca de Maspalomas (1986)18 de abril. Canarias 7. p. 24.

Jones, J. G., S. Gardener y B. M. Simon (1983). *Bacterial reduction of ferric iron in a stratified eutrophic lake.* Journal of General Microbiology, 129:131-139.

Jørgensen, S.E. (1988). *Fundamentals of ecological modelling.* Elservier. Amsterdam. 391 pp.

Jørgensen, S. E., Nielsen S. N. y Jørgensen L. A. (1991). *Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology.* Elsevier. Amsterdam. 1263 pp.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Kay, J., L. A. Graham y R. E. Ulanowicz (1989). *A detailed guide to network analysis. In: Network Analysis in Marine Ecology.* Springer-Verlag, Berlin. 15-61.

Kelly, M. y M. Naguib (1984). *Eutrophication in coastal marine areas and lagoons: a case study of "Lac de Tunis".* Unesco Reports in Marine Science 29. UNESCO. Paris. 53 pp.

Kemp, W. M. y W. R. Boynton (1980). *Influence of biological and physical processes on dissolved oxygen dynamics in an estuarine system: Implications for measurement of community metabolism.* Estuarine and Coastal Marine Science, 11:407-431.

Kirk, J. T. O. (1983). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* Cambridge University Press. Cambridge. 401 pp.

Kunkel, G. (1981). *Arboles y arbustos de las Islas Canarias. Guía de campo.* Edirca, S.A. Las Palmas de Gran Canaria. 131 pp.

Landry, M. R. y R. P. Hassett (1982). *Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton.* Marine Biology, 67:283-288.

Langdon, C. (1988). *On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. A general review.* Journal of Plankton Research, 10:1291-1312.

Lenihan, H. y C. S. Peterson (1995). *Mass mortality of oysters, Crassostrea virginica, in a wind-driven estuary: Prolonged hypoxia and the restoration of a declining fishery.* Twenty Third Benthic Ecology Meeting. Grassle, J.P., A. Kelsey, E. Oates, P.V. Snelgrove, (eds.).

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Leontief, W. (1951). *The Structure of the American Economy, 1919 - 1939.* Oxford University Press. New York.

Leontief, W. W. (1936). *Quantitative input and output relations in the economic system of the United States.* Rev. Econ. Stat., 18:105-125.

Levine, S. (1980). *Several measures of trophic structure applicable to complex food webs.* Journal of Theoretical Biology, 83:195-207.

Lindell, M. J., W. Graneli y L. J. Tranvik (1995). *Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter.* Limnology and oceanography, 40(1):195-199.

Lindeman, R.L. (1942). *The trophic-dynamic aspect of ecology.* Ecology, 23:399-418.

Lovegrove, T. (1966). *The determination of dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained.* In: Some contemporary studies in Marine Sciencies. Harold Barnes (ed). George Allen and Uncwin Ltd. London. 429-467.

Llinás, O., A. Ojeda y L. O'Shanahan (1986). *Breve informe sobre la Charca de Maspalomas: Datos del 28 de abril de 1986.* Informe entregado la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

MacArthur, R. H. (1955). *Fluctuations of animal populations and a measure of community stability.* Ecology, 36:533-536.

Madenjian, C. P., G. L. Rogers y A. W. Fast (1987). *Predicting night time dissolved oxygen loss in prawn ponds of Hawaii: Part 2. A new method.* Acuacultural Engineering, 6(3):209-225.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Madenjian, C. P., G. L. Rogers, y A. W. Fast (1988). *Predicting nighttime dissolved oxygen loss in aquaculture ponds.* Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45(10):1842-1854.

Mann, K. H., J. G. Field y F. Wulff (1989). *Network analysis in marine ecology: an assessment.* In: Wolff F., J.G. Field and K.H. Mann (Eds). Network analysis in marine ecology: methods and applications. Coastal and estuarine studies 32. Springer Verlag. Heidelberg. 259-282.

Margalef, R. (1982) *Ecología.* Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 952 pp.

Margalef, R. (1983). *Limnología.* Omega. Barcelona. 1009 pp.

Mee, L. D. (1988). *A definition of 'critical eutrophication' in the marine environment.* Rev. Biol. Trop., 36(1):159-161.

Menéndez, M., Comín, F. A. (1990). *Consumption of macrophytes by invertebrates in Tancada lagoon (NE Spain).* Sci. Mar., 54(2):139-144.

Menendez, M., E. Fores y F. A. Comin (1993). *Decomposition of Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande in the sediment of a coastal lagoon.* Sci. Mar., 57(1):15-21.

Menendez, M. y J. Peñuelas (1993). *Seasonal photosynthetic and respiratory responses of Ruppia cirrhosa (Pentagna) Grande to changes in light and temperature.* Arch. Hydrobiol., 129(2):221-230.

Merino, M., A. Gonzales, E. Reyes, M. Gallegos, S. Czitrom, R. A. Wollenweider, R. Marchetti y R. Viviani (Eds) (1992). *Eutrophication in the lagoons of Cancun, Mexico* Marine Coastal Eutrophication. Sci. total Environ. nº Suppl. 861-870.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Michaelis, L. y M. L. Menten (1913). *Der Kinetic der Invertoinwirkung.* Biochem. Z., 49:333-369.

Monod, J. (1942). *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes.* Hermann et Cie. Paris. 211 pp.

Moreno, A. C. (1992). *Informe preliminar sobre el estado actual de la avifauna de la Charca de Maspalomas. Propuestas de conservación.* Informe del Centro de Tecnología Pesquera. Exmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. No publicado.

Moreno, M. T. (1996). *Estructura trófica de la comunidad de peces de la Charca de Maspalomas (Gran Canaria, Islas Canarias), un ecosistema de aguas salobres regenerado.* No publicado.

Moreno T., V. Hernandez y J. J. Castro (1993). *Informe preliminar sobre la comunidad ictiológica de la Charca de Maspalomas (Gran Canaria).* Informe entregado al Patronato del Paraje Natural de las Dunas de Maspalomas. No publicado.

Mortimer, C. H. (1941). *The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes I.* J. Ecol., 29:280-329.

Mortimer, C. H. (1942). *The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes II.* J. Ecol., 30:147-201.

Moshkina, L. V. (1961). *Photosynthesis by dinoflagellate of the Black Sea.* Plant Physology, 8:129-132.

Muus, B. J. (1967). *The fauna of Danish estuaries and lagoons.* Medd. Dan. Fisk. Havunders, 5:1-316.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Nurnberg, G. K. (1984). *The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia.* Limnology and Oceanography, 29(1):111-124.

Odum, E. P. (1969). *The strategy of ecosistem development.* Science, 164:262-270.

Odum, H. T. (1956). *Primary production in flowing waters.* Limnol. Oceanogr., 2:85-97.

Odum, H. T. y C. M. Hoskin (1958). *Comparative studies on the metabolism of marine waters.* Publications of the Institute of Marine Sciences. Univ. Texas, 5:16-45.

Odum, H. T. y E. P. Odum (1955). *Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll.* Ecol. Monogr., 25:291-320.

Ojeda, A. (1990). *Estudio comparativo del fitoplankton en dos charcas costeras de la provincia de Las Palmas.* In: Homenaje al Prof. Dr. Telesforo Bravo. Tomo I. Universidad de La laguna. 559-575.

Ojeda, A. (1993). *Charca de Maspalomas. Informe del Centro de Tecnología Pesquera. Exmo. Cabildo Insular de Gran Canaria.* No publicado.

Ojeda, A. y L. O'Shanahan (1991). *Informe sobre la mortandad de peces acaecida en la Charca de Maspalomas el día 5 de abril de 1991.* Informe del Centro de Tecnología Pesquera. Exmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. No publicado.

Owens, M., R. W. Edwards y J. W. Gibbs (1964). *Some reareation studies in streams. International.* Journal of air and water pollution, 8:469-486.

Paltridge, G. W. y C. M. R. Platt (1976). *Radiative processes in meteorology and climatology.* Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. 318 pp.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Papst, M. H., J. A. Mathias y J. Barica (1980). *Relationship between thermal stability and summer oxygen depletion in a praire pothole lake.* Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37(9):1433-1438.

Park, R. A., R. V. O'Neill, J. A. Bloomfield, H. H. Shugart, Jr., R. S. Booth, R. A. Goldstein, J. B. Mankin, J. F. Koonce, D. Scavia, M. S. Adams, L. S. Clesceri, E. M. Colon, E. H. Dettmann, J. A. Hoopes, D. D. Huff, S. Katz, J. F. Kitchell, R. C. Kohberger, E. J. LaRow, D. C. McNaught, J. L. Peterson, J. E. Titus, P. R. Weiler, J. W. Wilkinson, y C. S. Zahorcak (1974). *A generalized model for simulating lake ecosystems.* Simulation, 23(2):33-50.

Parsons, T. R., M. Takahashi y B. Hargrave (1984). *Biological Oceanographic Processes.* Pergamon Press. Oxford. 330 pp.

Patten, B. C., R. W. Bosserman, J. T. Finn y W. G. Cale (1976). *Propagation of cause in ecosystems.* In: B. C. Patten (ed.) Systems Analysis and Simulation in Ecology. vol. 4 Academic Press. New York. 457-459.

Peckol, P. y J. S. Rivers (1996). *Contribution by macroalgal mats to primary production of a shallow embayment under high and low nitrogen-loading rates.* Estuar. Coast. Shelf Sci., 43(3):311-325.

Pentecost, A. (1984). *The growth of Chara globularis and its relationship to calcium carbonate deposition in Malham Tarn.* Field Stud., 6(1):53-58.

Peters, R. H. (1986). *The role of prediction in limnology.* Limnology and Oceanography, 31:1143-1159.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Peterson, B. J. (1984). *Synthesis of carbon stocks and flows in the open ocean mixed layer.* In: Heterotrophic activity in the sea. Hobbie, J. E. and P. J. leB. Williams (eds.). Plenum Press. New York. 547-555 pp.

Por, F. D. (1969). *Limnology of the heliothermal Solar lake on the coast of the Sinai (Gulf of Elat).* Verh. intern. Verein. Limnol., 17:1031-1034.

Porter, K. G. y V. S. Feig (1980). *The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora.* Limnol. Oceanogr., 25(5):943-948.

Pulich, W. M. (1985). *Seasonal growth dynamics of Ruppia maritima L. s.l. and Halodule wrightii Aschers.* In shouthern Texas and evaluation of sediment fertility status. Aquatic Botany, 23(1):53-56.

Quesada, J. A. (1986), 27 de abril. *Las orillas de la Charca están plagadas de peces muertos.* Canarias 7. p. 21.

Rogers, G. L., C. P. Madenjian y A. W. Fast (1991). *Estimation of oxygen transfer rates for mechanical aerators in brackishwater aquaculture ponds.* Journal of applied aquaculture, 1(2):63-77.

Rojo, C. y M. R. Miracle (1989). *Phytoplankton fluctuations during an annual cycle in the Coastal Lagoon fo Cullera (Spain).* Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie IGHYAZ. 74(2):179-194.

Rutledge, R. W., B. L. Basorre y R. J. Mulholland (1976). *Ecological stability: an information theory viewpoint.* J. Theor. Biol., 57:355-371.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Sakshaug, E., D. A. Kiefer y K. Andersen (1989). *A steady state description of growth and ligth absorption in the marine planktonic diaton Skeletonema costatum.* Limnology and Oceanography, 34:198-205.

Sargent, M. C. y T. S. Austin (1949). *Organic productivity of an atoll.* Trans. Am. Geophys. Un., 30:245-249.

Schertzer, W. M. y A. M. Sawchuk (1990). *Thermal structure of the lower Great Lakes in a warm year: Implications for the occurrence of hypolimnon anoxia.* Effects of climate change on fish, 199(2):195-209.

Singleton, J. R. (1951). *Production and utilization of waterfowl food plants on the east Texas Gulf Coast.* J. Wildl. Manage, 15:46-45.

Soler, E. (1997). *Seguimiento de las poblaciones de macrófitos del Charco de Maspalomas.* Informe entregado a la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

Søndergaard, M., B. Hansen y S. Markager (1985). *Dynamics of dissolved organic carbon lability in a eutrophic lake.* Limnology and oceanography, 40(1):46-54.

Sournia, A. (Ed.) (1978). *Phytoplankton manual.* UNESCO. Paris. 337 pp.

Spencer, J. W. (1971). *Fourier series representation of the position of the sun.* Search, 2.

Stanley, D. W. y S. W. Nixon (1992). *Stratification and bottom-water hypoxia in the Pamlico River Estuary.* Estuaries, 15(3):270-281.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Swiderek, P. K. (1982). *Production, management, and waterfowl use of sea purslane, Gulf Coast muskgrass and widgeongrass in brackish impoundments.* M. S. Thesis, University of Georgia, Athens. 105 pp.

Szyrmer, J. y Ulanowicz, R. E. (1987). *Total flows in ecosystems.* Ecological Modelling, 35:123-136.

Theis, T. L. y McCabe, P. J. (1978). *Phosphorus dynamics in hypereutophic lake sediments.* Water Res., 12:667-685.

Thursby, G. B. y M. M. Harlin (1984). *Interaccion of leaves and roots of Ruppia maritima in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate.* Marine Biology, 83(1):61-67.

Tiren, T. y K. Pettersson (1985). *The influence of nitrate on the phosphorus flux to and from oxygen depleted lake sediments.* Hydrobiologia, 120:207-223.

Torgensen, T., G. Mathieu, R. H. Hesslein y Broecker W. S. (1982). *Gas exchange dependency on diffusion coefficient: Direct ^{222}Rn and ^{3}He comparisons in a small lake.* Journal of Geophysical Research, 87: 546-556.

Tournier, H., D. Audabran, S. Landrein y J. M. Deslous-Paoli (1990). *L'oxygene en ete dans l'etang de Thau. Contribution a l'etude du risque de "malaigue". Annee 1989.* IFREMER, Cent. de Toulon, Stat. Sete.

Twilley, R. R., G. Ejdung, P. Romare y W. M. Kemp (1986). *A comparative study of decomposition, oxygen consumption and nutrient release for selected aquatic plants occuring in an estuarine environment.* Okios, 47:190-198.

Ulanowicz, R. E. (1983). *Identifying the structure of cycling in ecosystems.* Mathematical Biosciencies, 65:219-237.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Ulanowicz, R. E. (1984). *Comunity measures of marine food networks and their possible applications.* In: Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice. Fasham (Ed.) Plenum Press. New York. vol. 13. 23-48.

Ulanowicz, R. E. (1986a). *A phenomenological perspective of Ecological Development.* In:Aquatic Toxicology and Environmental Fate: Ninth volume. ASTM STP 921, T.M. Poston and R. Purdy, (eds.). American Society for Testing and Materials. Philadelphia. 73-81 pp.

Ulanowicz, R. E. (1986b). *Growth and development: Ecosystems phenomenology.* Springer-Verlag. New York. 203 pp.

Ulanowicz, R. E. (1989). *Energy flow and productivity in the oceans.* In: Toward a more exact ecology. P. J. Grubb and J. B. Whittaker (eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Ulanowicz, R. E. (1995). *Ecosystem Trophic Foundations: Lindeman Exonerata.* In: Complex ecology: the part-whole relation in ecosystems. Patten, B. C. and Jørgensen, S. E. (Eds).

Ulanowicz, R. E. (1996). *DATBAL* [Computer software]. Solomons, MD.

Ulanowicz, R. E. (1997). *Ecology, the ascendent perspective.* Columbia University Press. New York. 210 pp.

Ulanowicz, R. E. y F. Wulff (1991). *Comparing Ecosystem Structures: The Chesapeake Bay and the Baltic Sea.* In: Comparative Analyses of Ecosystems. Cole, J., G. Lovett and S. Findlay (eds.) Springer-Verlag. New York.

Ulanowicz, R. E. y J. J. Kay (1991). *A package for analysis ecosystem flow of networks.* Environmental Software, 6:131-142.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Ulanowicz, R. E. y K. H. Mann (1981). *Ecosystems stress.* In: T. Platt, K. H. Mann and R. E. Ulanowicz. Mathematical models in biological oceanography. UNESCO Press. Paris. 133-137.

Ulanowicz, R. E. y Norden, J. S. (1990). *Symmetrical overhead in flow networks.* Int. J. Systems Sci., 21(2):429-437.

Ulanowicz, R. E. y W. M. Kemp (1979). *Toward canonical trophic aggregations.* American Naturalist, 114:871-883.

UNESCO (1968). *Zooplankton sampling.* Monography of Oceanographical Methods, 2:1-174.

UNESCO (1994). *Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements.* Unesco Manual and Guides 29. 169 pp.

Vadstein, O., A. Jensen, Y. Olsen y H. Reinertsen (1988). *Growth and phosphorus status of limnetic phytoplankton and baceria.* Limnology and Oceanography, 33:489-503.

Valiela, I. (1984). *Marine Ecological Processes.* Springer Verlag. New York. 442 pp.

Van Raaphorst, W., P. Ruardij y A. G. Brinkman (1988). *The assessment of benthic phosphorus regeneration in an estuarine ecosystem model.* Netherlands Journal of Sea Research, 22(1):23-36.

Varias instituciones: Dirección General de la Salud, Consejería de Sanidad de la Junta de Canarias, Centro de Tecnología Pesquera, Cabildo Insular de Gran Canaria y Jardín Canario (1981). *Informe sobre la Charca de Maspalomas. Junio de 1981.* Informe entregado la dirección general de Medio Ambiente. No publicado.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Verhoeven, J. T. A. (1979). *The ecology of Ruppia-dominated communities in Western Europe. I. Distribution of Ruppia representatives in relation to their autoecology.* Aquat. Bot., 6:179-268.

Verhoeven, J. T. A. (1980a). *The ecology of Ruppia-dominated communities in western Europe. 2. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities.* Aquat. Bot., 8(1):1-85.

Verhoeven, J. T. A. (1980b). *The ecology of Ruppia-dominated communities in western Europe. 3. Aspects of production, consumption and descomposition.* Aquat. Bot., 8(3):209-253.

Verneau, R. (1992). *Cinco años de estancia en las Islas Canarias.* J.A.D.L. La Orotava. 309 pp.

Viera y Clavijo, J. (1982). *Diccionario de historia natural de las Islas Canarias.* Exma. mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. Las Palmas de Gran Canaria.

Vollenweider, R. A. (ed.) (1982). *Eutrophication of Waters: Monitoring, Assessment and Control.* OECD. Paris. 154 pp.

Ward, G. H. Jr. (1984). *The measurement of benthal oxygen demand in the Houston Ship Channel.* J. Water Pollut. Control-Fed., 183-191.

Webb, W.L., M. Newton y D. Starr (1974). *Carbon dioxide exchange of Alnus rubra: a mathematical model.* Oecologia (Berl.), 17:281-291.

Welch, E. B. y G. D. Cooke (1995). *Internal phosphours loading in shallow lakes: Importance and control.* Lake Reservoir Management, 11(3):273-281.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Welch, H. E. (1968). *Use of modified diurnal curves for the measurement of metabolism in standing water.* Limnol. Oceanogr., 13:679-687.

Williams. P. J. LeB y N. W. Jenkinson (1982). *A transportable microprocessor controlled precise Winkler tritation sutiable for field station and shipboard use.* Limnology and Oceanography, 27:576-584.

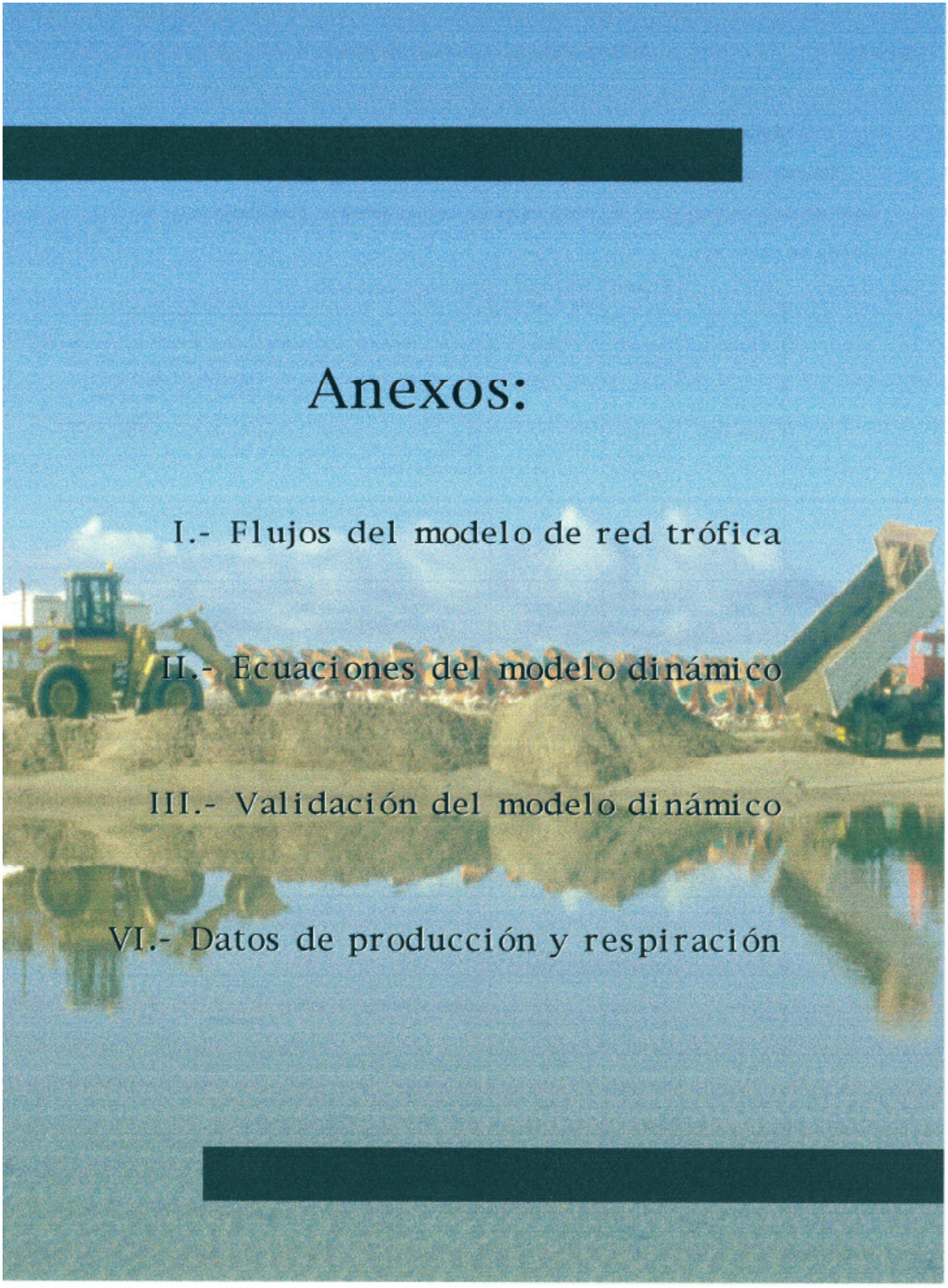
Wright, R. T. (1988). *A model for short-term control of the bacterioplankton by substrate and grazing.* Hydrobiologia, 159:111-117.

Wootton, R. J. (1992). *Fish ecology.* Chapman and Hall. New York. 212 pp.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003



Anexos:

I.- Flujos del modelo de red trófica

II.- Ecuaciones del modelo dinámico

III.- Validación del modelo dinámico

VI.- Datos de producción y respiración

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Anexo I

Resumen de las fuentes, estimaciones y cálculos de la magnitud cada uno de los flujos de carbono (mg C m^{-2} d^{-1}) entre todos los compartimentos considerados en el modelo de red trófica.

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Fitoplancton < 2μm	Producción primaria	Primero Segundo Tercero Anual	25 469 785 327	La producción primaria medida con el método Microwinkler (μmol O_2 l^{-1} h^{-1}), se multiplica por la proporción de clorofila de la fracción < 2μm. Para convertir el flujo a unidades de carbono se multiplica el dato obtenido por un cociente fotosintético de 1.2 (Ryther 1975, Ryther et al 1971), por la profundidad media (1 m) para obtener datos por m^{-2} y por las horas de luz diaria en cada estadio.
	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	5 94 157 65	Se estima como un 20% de la producción primaria (Moshkina 1961, Parsons et al. 1984, Williams 1984, Sakshaug et al. 1989 y Baird y Ulanowicz 1989).
	Exudación 1 ->15	Primero Segundo Tercero Anual	6 117 197 82	Se estima como un 25% de la producción primaria (Valiela 1984, Baird y Ulanowicz 1989 y Jørgensen et al. 1991).
	Muerte 1 ->16	Primero Segundo Tercero Anual	1 45 75 30	Se calculó asumiendo una tasa de muerte del 9.6% de la producción primaria al dia (Jörgensen 1991).
	1 -> 7	Primero Segundo Tercero Anual	13 213 357 149	El resto de la producción primaria, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Fitoplancton > 2μm	Producción primaria	Primero Segundo Tercero Anual	17 196 1041 351	Igual que para el fitoplancton < 2 μm, pero multiplicando la producción por la proporción de clorofila encontrada para la fracción > 2 μm
	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	4 39 208 70	Se estima como un 20% de la producción primaria (Moshkina 1961, Parsons et al. 1984, Williams 1984, Sakshaug et al. 1989 y Baird y Ulanowicz 1989).
	Exudación 2 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	4 49 260 87	Se estima como un 25% de la producción primaria (Valiela 1984, Baird y Ulanowicz 1989 y Jørgensen et al. 1991).
	Muerte 2 -> 16	Primero Segundo Tercero Anual	1 19 53 19	Se calculó asumiendo una tasa de muerte del 9.6% de la producción primaria al dia (Jörgensen 1991).
	2 -> 7	Primero Segundo Tercero Anual	4 67 398 131	Se midió la tasa de consumo de clorofila mediante experimentos de pastaje (Landry y Hasset 1982) y se transformó el dato a unidades de carbono utilizando un índice carbono:clorofila de 30 (Antia et al. 1963, Parsons et al. 1984 y Jørgensen et al. 1991).
	2 -> 8	Primero Segundo Tercero Anual	4 22 122 42	El resto de la producción primaria, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.

Tabla 18.- Resumen de las fuentes, estimaciones y cálculos realizados para cada uno de los flujos del modelo de red trófica.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Ruppia maritima	Producción primaria	Primero Segundo Tercero Anual	2760 120 0 1488	Se utilizaron datos de producción (mg O_2 g dw^{-1} h^{-1})para diferentes épocas del año medidos en otras lagunas litorales (Congdon y McComb 1979, Evans *et al.* 1986 y Menendez y Peñuelas 1993). Para calcular los datos expresados en forma de carbono se multiplicó por la biomasa estimada por metro cuadrado, un PQ de 1 y las horas de luz diarias existentes en cada muestreo.
	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	1512 66 0 815	Se calcula como un porcentaje de la producción primaria, calculado en cada caso con datos de respiración de Ruppia maritima a diferentes niveles de producción (Edwards 1978), por la biomasa estimada por metro cuadrado, para un RQ de 1 y por 24 horas.
	Exudación 3 ->15	Primero Segundo Tercero Anual	696 30 0 375	Utilizando los datos de producción neta de Edwards (1978) se calcula el porcentaje de exudación, que resulta ser un 25.2% de la producción bruta.
	3 -> 10	Primero Segundo Tercero Anual	91 8 0 50	Indices de consumo: biomasa medidos por Menendez y Comín (1990) para *Gammarus sp.* Alimentándose de *Ruppia maritima*, multiplicados por la biomasa de anfípodos medida en las muestras de sedimento.
	3 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	10 10 0 7	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, las plantas representan el 10% de la dieta (Moreno 1996)
	3 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	3 3 0 2	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.4% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Dicentrarchus punctatus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, las plantas representan el 4% de la dieta (Moreno 1996)
	3 -> 14	Primero Segundo Tercero Anual	5 0 0 3	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 9% diario (Gibbons 1989) multiplicado por la biomasa de *Gallinula chloropus* estimada de los censos visuales y considerando que las plantas representan el 50% de la dieta.
	Muerte 3 ->17	Primero Segundo Tercero Anual	446 2 0 237	El resto de la producción primaria, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Chara globularis	Producción primaria	Primero Segundo Tercero Anual	151 29 0 85	Se utilizó un dato de producción (μg C g dw^{-1} h^{-1}) de la bibliografía (Pentecost 1984). Para calcular los datos expresados en m^{-2} d^{-1}, se multiplicó por la biomasa por metro cuadrado medida por Betancort (1993) y las horas de luz diarias existentes en cada muestreo.
	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	66 13 0 37	Se estima como un 44% de la producción primaria (Haniffa y Pandian 1978).
	Exudación 4 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	38 7 0 21	Se estima como un 25% de la producción primaria (Valiela 1984, Baird y Ulanowicz 1989 y Jørgensen et al. 1991).

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Chara globularis	4 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	5 5 0 4	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, las plantas representan el 10% de la dieta (Moreno 1996)
	4 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 0 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.8% (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Diplodus sargus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, las plantas representan el 34% de la dieta (Moreno 1996)
	Muerte 4 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	42 3 0 23	El resto de la producción primaria, asumiendo que el compartimento está en equilibrio
Otras macroalgas	Producción primaria	Primero Segundo Tercero Anual	40 8 0 23	Se utilizó un dato de producción (μg C g dw^{-1} h^{-1}) de la bibliografía (Gordon *et al.* 1980, Lester *et al.* 1988 y Dodds y Gudder 1992). Para calcular los datos expresados en m^{-2} d^{-1}, se multiplicó por la biomasa por metro cuadrado, estimada como un 25% de la de *Chara globularis*, y las horas de luz diarias existentes en cada muestreo.
	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	8 2 0 5	Se estima como un 20% de la producción primaria (Dodds y Gudder 1992).
	Exudación 5 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	10 2 0 6	Se estima como un 25% de la producción primaria (Valiela 1984, Baird y Ulanowicz 1989 y Jørgensen et al. 1991).
	5 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	2 2 0 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, las plantas representan el 10% de la dieta (Moreno 1996)
	5 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 0 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.8% (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Diplodus sargus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales. las plantas representan el 34% de la dieta (Moreno 1996)
	Muerte 5 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	20 1 0 11	El resto de la producción primaria, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Bacterias pelágicas	Asimilación de C.O.D.	Primero Segundo Tercero Anual	255 1326 4715 1760	Se estimó en función de la respiración planctónica que se había medido en cada uno de las incubaciones "in situ", usando coeficientes de la bibliografía para el resto de los organismos, se ajustó la asimilación de las bacterias hasta que la respiración total del plancton igualaba a la medida.
	Asimilación de C.O.P.	Primero Segundo Tercero Anual	6 33 117 44	Se estimó un valor proporcional a la asimilación de C.O.D. (2.5%), ya que las bacterias que viven asociadas a la materia orgánica particulada en suspensión se estiman como un 20% de las de vida libre (Baird y Ulanowicz 1989)

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Bacterias pelágicas	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	104 544 1933 721	Se restó a la respiración total del ecosistema obtenida de los estudios de 24 horas la respiración estimada para cada uno de los compartimentos del plancton.
	6 -> 7	Primero Segundo Tercero Anual	99 516 1836 685	El resto de la asimilación, asumiendo que el compartimento está en equilibrio. Comprobando que está dentro de la tasa de consumo de clorofila calculada mediante experimentos de pastaje (Landry y Hasset 1982) y transformada a unidades de carbono utilizando un índice carbono:clorofila de 30 (Antia et al. 1963, Parsons et al. 1984 y Jørgensen et al. 1991).
	6 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	44 231 812 304	Se estima como un 17% de la asimilación (Peterson 1984).
	Muerte 6 -> 16	Primero Segundo Tercero Anual	13 68 242 90	Se estima como un 5% de la asimilación (Peterson 1984).
Microheterótrofos	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	35 239 777 290	Se estima como un 30% de la ingestión (Fenchel 1982, Peterson 1984).
	Excreción 7 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	17 119 389 145	Se estima como un 15% de la ingestión (Fenchel 1982, Peterson 1984).
	7 -> 8	Primero Segundo Tercero Anual	47 320 1037 387	Las tasas de consumo de clorofila se calculan mediante experimentos de pastaje. y se transforman a unidades de carbono utilizando un índice carbono:clorofila de 30 (Antia et al. 1963, Parsons et al. 1984 y Jørgensen et al. 1991).
	Muerte 7 -> 16	Primero Segundo Tercero Anual	17 119 389 143	El resto de la ingestión, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Mesozooplancton	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	27 177 611 220	Se estimó como un 50.5% de la ingestión a partir de datos bibliográficos (Margalef 1983).
	Egestión 8 -> 16	Primero Segundo Tercero Anual	15 105 363 134	Se estimó como un 30% de la ingestión, a partir de un rango de valores obtenido de la bibliografía (Jørgensen et al. 1991).
	8 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 2 1	Se establece un consumo mínimo (fracción del consumo estimado en función de la biomasa), dada la ausencia de mesozooplancton en los estudios de contenidos estomacales (Moreno 1996).

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Mesozooplancton	8 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	8 53 181 67	Se estimó como un 15% de la ingestión, a partir de un rango de valores obtenido de la bibliografía (Jørgensen et al. 1991).
	Muerte 8 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	7 52 53 28	El resto de la ingestión, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Detritívoros Bentónicos	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	475 158 4072 1469	Se estima como un 32% de la ingestión (Moreno 1996).
	9 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	16 16 19 17	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, los detritívoros representan el 10% de la dieta (Moreno 1996)
	9 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	5 5 11 7	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.8% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Diplodus sargus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, los detritívoros representan el 34% de la dieta (Moreno 1996)
	9 -> 13	Primero Segundo Tercero Anual	2 2 2 2	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 0.5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Dicentrarchus punctatus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, los detritívoros representan el 75% de la dieta (Moreno 1996)
	Egestión y muerte 9 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	987 313 8635 3164	El resto de la ingestión, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Anfípodos	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	28 176 33 55	Se estima como un 30% de la ingestión (Verhoeven 1980a).
	10 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	17 17 19 18	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, los detritívoros representan el 10% de la dieta (Moreno 1996)
	10 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 1 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.8% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Diplodus sargus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, los anfípodos representan el 7% de la dieta (Moreno 1996)
	10 -> 14	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 1 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 9% diario (Gibbons 1989) multiplicado por la biomasa de *Gallinula chloropus* estimada de los censos visuales y considerando que los anfípodos representan el 15% de la dieta.

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Anfípodos	Muerte 10 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	45 375 56 105	El resto de la ingestión, asumiendo que el compartimento está en equilibrio.
Liza aurata	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	44 44 44 44	Se estima como un 30% de la ingestión (Wootton 1992).
	Excreción 11 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	10 10 10 10	Se estima como un 7.5% de la ingestión (Wootton 1992).
	Egestión 11 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	76 76 76 76	Se estima como un 52% de la ingestión (Wootton 1992).
Diplodus sargus	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	5 5 5 5	Se estima como un 44% de la ingestión (Wootton 1992).
	Excreción 12 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 1 1	Se estima como un 7.5% de la ingestión (Wootton 1992).
	Egestión 12 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	5 5 5 5	Se estima como un 38% de la ingestión (Wootton 1992).
Dicentrarchus punctatus	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	1.5 1.5 1.5 1.5	Se estima como un 37% de la ingestión (Wootton 1992).
	Excreción 13 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	0.1 0.1 0.1 0.1	Se estima como un 7.5% de la ingestión (Wootton 1992).
	Egestión 13 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	0.9 0.9 0.9 0.9	Se estima como un 22.5% de la ingestión (Wootton 1992).
Gallinula chloropus	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	1 1.4 0.8 1	Se calculó utilizando una expresión propuesta por Gibbons (1989): $0.534\ W^{0.723}$, donde W es la biomasa de *Gallinula chloropus*.

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Gallinula chloropus	Excreción 14 -> 15	Primero Segundo Tercero Anual	3.5 2.8 1.1 3	Se estima como un 8% de la ingestión Gibbons (1989).
	Egestión 14 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	0.5 0.7 0.4 0.5	Se estima como un 50% de la ingestión Gibbons (1989).
	Exportación	Primero Segundo Tercero Anual	0.5 0.7 0.4 0.5	Se estima como un 8% de la ingestión Gibbons (1989).
Carbono orgánico disuelto	Asimilación bacteriana 15 -> 6	Primero Segundo Tercero Anual	255 1326 4715 1760	Se estimó en función de la respiración planctónica que se había medido en cada uno de las incubaciones "in situ", usando coeficientes de la bibliografía para el resto de los organismos, se ajustó la asimilación de las bacterias hasta que la respiración total del plancton igualaba a la medida.
	Agregación 15 -> 16	Primero Segundo Tercero Anual	45 234 832 310	Se estima como un 15% anual del carbono orgánico disuelto (Peterson 1984).
Carbono orgánico particulado	Asimilación bacteriana 16 -> 6	Primero Segundo Tercero Anual	6 33 117 44	Se estimó un valor proporcional a la asimilación de C.O.D. (2.5%), ya que las bacterias que viven asociadas a la materia orgánica particulada en suspensión se estiman como un 20% de las de vida libre (Bairdy Ulanowicz 1989)
	16 -> 8	Primero Segundo Tercero Anual	2 9 51 18	Se calcula el flujo de carbono detrítico hacia el mesozooplancton en función del pastaje total del zooplancton y la abundancia relativa del carbono orgánico particulado frente al resto de los recursos.
	Sedimentac. 16 -> 17	Primero Segundo Tercero Anual	108 341 2450 841	Se estima como un 30% de la ingestión (Peterson 1984, Jørgensen *et al.* 1991).
Sedimento	Respiración	Primero Segundo Tercero Anual	700 700 2661 1280	Obtenida al restar al dato de respiración total del ecosistema, calculado mediante el ciclo de oxígeno de 24 horas (Fast *et al.* 1988), el resto de los procesos respiratorios.
	17 -> 9	Primero Segundo Tercero Anual	1485 495 12726 4640	Calculado a partir de un un índice consumo: biomasa de 450% (Moreno 1996), multiplicado por el carbono de los detritívoros bentónicos medido en las muestras de sedimento.
	17 -> 10	Primero Segundo Tercero Anual	0 561 109 129	Cuando la biomasa de *Ruppia maritima* no es suficiente para satisfacer la demanda, calculada mediante los índices de consumo: biomasa medidos por Menendez y Comín (1990) para *Gammarus sp.*, se completa con carbono procedente del sedimento.

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Compartimento	Flujo	Estadio	Magnitud mg C m^{-2} d^{-1}	Cálculo o estimación
Sedimento	17 -> 11	Primero Segundo Tercero Anual	82 82 94 86	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Liza aurata* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, el detrito representa el 54% de la dieta (Moreno 1996)
	17 -> 12	Primero Segundo Tercero Anual	2 2 2 2	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 2.4% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Dicentrarchus punctatus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, el detrito representa el 41% de la dieta (Moreno 1996)
	17 -> 13	Primero Segundo Tercero Anual	1 1 1 1	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 0.5% diario (Wootton 1992), multiplicado por la biomasa de *Dicentrarchus punctatus* estimada por Moreno (1996) y considerando que, según los contenidos estomacales, el detrito representa el 18% de la dieta (Moreno 1996)
	17 -> 14	Primero Segundo Tercero Anual	0 5 3 2	Utilizando un índice de consumo: biomasa de un 9% diario (Gibbons 1989) multiplicado por la biomasa de *Gallinula chloropus* estimada de los censos visuales y considerando que el detrito representa el 25% de la dieta.

Tabla 18.- Continuación

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Anexo II

Formulación completa del sistema de ecuaciones del modelo dinámico.

Modelo Principal

BACTERIAS

Bacteria(t) = Bacteria(t - dt) + (BactAssimDOM + BactAssimPOM - MicGrazBact - BactRespiration - BactDeath) * dt

INIT Bacteria = 12.6

BactAssimDOM= if ((Bacteria*(BactVmax*DOM/(BactKs+DOM)))/53) > DissolvedPhosphorus then DissolvedPhosphorus else Bacteria*(BactVmax*DOM/(BactKs+DOM))

BactAssimPOM = BactAssimDOM*0.05

MicGrazBact=(1-PhytoBactIndex)*Microheterothrops*MicVmax*((Bacteria+Phytoplankton-MicThreeshold)/(Bacteria+Phytoplankton+MicKs-MicThreeshold))

BactRespiration = (BactAssimDOM+BactAssimPOM)*BactRespRate

BactDeath = BactDeathIndex*Bacteria

DOM

DOM(t) = DOM(t - dt) + (PhytoExhudation + MicExcretion + ZooExcretion + RuppiaExudation + MacroalgaeExudation + Lixiviation + FishExcretion - Aggregation - BactAssimDOM) * dt

INIT DOM = 17147

PhytoExhudation = PhytoExudRate*PhytoAssim

MicExcretion = (MicGrazBact+MicGrazPhy)*MicExcIndex

ZooExcretion = (ZooPastajeMicro+ZooPastajePhyto)*ZooExcIndex

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

RuppiaExudation = RuppiaAssimilation*RuppiaExudRate

MacroalgaeExudation = MacroalgaeAssim*MacroalgaeExudRate

Lixiviation = LixiviationPhase*LixiviationRate

FishExcretion = FishEgestion*FishExcretionRate

Aggregation = DOM*AggregationRate

BactAssimDOM = if then DissolvedPhosphorus else Bacteria*(BactVmax*DOM /(BactKs+DOM))

FASES DE DEGRADACIÓN DEL DETRITO

LixiviationPhase(t) = LixiviationPhase(t - dt) + (DetritusIn - ToFirstPhase - RespirationPhaseL) * dt

INIT LixiviationPhase = 2868

TRANSIT TIME = 120

INFLOW LIMIT = ∞

CAPACITY = ∞

DetritusIn = MacroalgaeDeath+RuppiaDeath

ToFirstPhase = CONVEYOR OUTFLOW

RespirationPhaseL = LEAKAGE OUTFLOW

LEAKAGE FRACTION = 0.25+((12*120*OxygenConsumLixiviation)/(300*32))

NO-LEAK ZONE = 0

FirstDegradationPhase(t) = FirstDegradationPhase(t - dt) + (ToFirstPhase + NonLeachableDetritus - ToSecondPhase - RespirationPase_1) * dt

INIT FirstDegradationPhase = 3465

TRANSIT TIME = 480

INFLOW LIMIT = ∞

CAPACITY = ∞

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

ToFirstPhase = CONVEYOR OUTFLOW

NonLeachableDetritus = POMSedimentation + ZoopDeathandSedimentation + FishEgestion

ToSecondPhase = CONVEYOR OUTFLOW

RespirationPase_1 = LEAKAGE OUTFLOW

LEAKAGE FRACTION = (12*480*OxygenConsumPhase1)/(300*32)

NO-LEAK ZONE = 0

SecondDegradationPhase(t) = SecondDegradationPhase(t - dt) + (ToSecondPhase - RespirationPhase_2) * dt

INIT SecondDegradationPhase = 1200000

ToSecondPhase = CONVEYOR OUTFLOW

RespirationPhase_2 = ((SecondDegradationPhase*OxygenConsumPhase2*12)/(300*32))

PECES

Fish(t) = Fish(t - dt) + (FishAlgaePastaje + FishRuppiaPastaje + FishDetritiv - FishEgestion- FishExcretion - FishRespiration) * dt

INIT Fish = 176

FishAlgaePastaje = FishConsumpBiomassRatio*(1-RuppiaMacroalgIndex) * VegetDietIndex*Fish

FishRuppiaPastaje = RuppiaMacroalgIndex*FishConsumpBiomassRatio* VegetDietIndex*Fish

FishDetritiv = (Fish*FishConsumpBiomassRatio)-FishAlgaePastaje-FishRuppiaPastaje

FishEgestion = ((FishAlgaePastaje+FishDetritiv+FishRuppiaPastaje)*FishEgestionRate) + (Fish*FishDeathRate)

FishExcretion = FishEgestion*FishExcretionRate

FishRespiration = (FishAlgaePastaje+FishRuppiaPastaje+FishDetritiv)*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

FishRespirationRate

MACROALGAS

Macroalgae(t) = Macroalgae(t - dt) + (MacroalgaeAssim - MacroalgaeExudation - FishAlgaePastaje - MacroalgaeDeath - MacroalgaeRespiration) * dt

INIT Macroalgae = 1634

MacroalgaeAssim = if MacroalgaeLightAssimilation >MacroalgaeNutrienAssimilation* 106 then MacroalgaeNutrienAssimilation*106 else MacroalgaeLightAssimilation

MacroalgaeExudation = MacroalgaeAssim*MacroalgaeExudRate

FishAlgaePastaje = FishConsumpBiomassRatio*(1-RuppiaMacroalgIndex) *VegetDietIndex*Fish

MacroalgaeDeath = MacroalgaeDeathRate*Macroalgae

MacroalgaeRespiration = MacroalgaeAssim*MacroalgaeRespRate

MICROHETERÓTROFOS

Microheterothrops(t) = Microheterothrops(t - dt) + (MicGrazPhy + MicGrazBact - MicExcretion - ZooPastajeMicro - MicDeath - MicRespiration) * dt

INIT Microheterothrops = 92.3

MicGrazPhy = if Phytoplankton<10 then 0 else PhytoBactIndex*Microheterothrops*MicVmax*((Phytoplankton+Bacteria-MicThreeshold)/(Phytoplankton+Bacteria+MicKs-MicThreeshold))

MicGrazBact = (1-PhytoBactIndex)*Microheterothrops*MicVmax* ((Bacteria+Phytoplankton-MicThreeshold)/(Bacteria+Phytoplankton+MicKs-MicThreeshold))

MicExcretion = (MicGrazBact+MicGrazPhy)*MicExcIndex

ZooPastajeMicro = (1-PhytoMicroIndex)*Zooplankton*ZooVmax*

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

((Microheterothrops+Phytoplankton-ZooThreeshold)
/(Microheterothrops+Phytoplankton+ZooKs-ZooThreeshold))
MicDeath = Microheterothrops*MicDeathIndex
MicRespiration = (MicGrazBact+MicGrazPhy)*MicRespRate

FITOPLANCTON

Phytoplankton(t) = Phytoplankton(t - dt) + (PhytoAssim - ZooPastajePhyto - PhytoExhudation - PhytoResp - PhytoDeath - MicGrazPhy) * dt
INIT Phytoplankton = 9.85

PhytoAssim = if PhytoLightAssim>PhytoNutrientAssim*106 then PhytoNutrientAssim*106 else PhytoLightAssim
ZooPastajePhyto = If Phytoplankton<10 then 0 else PhytoMicroIndex*Zooplankton*ZooVmax*((Phytoplankton+Microheterothrops-ZooThreeshold)/(Phytoplankton+Microheterothrops+ZooKs-ZooThreeshold))
PhytoExhudation = PhytoExudRate*PhytoAssim
PhytoResp = PhytoAssim*PhytoRespIndex
PhytoDeath = Phytoplankton*PhytoDeathRate
MicGrazPhy = if Phytoplankton<10
then 0 else PhytoBactIndex*Microheterothrops*MicVmax*((Phytoplankton+Bacteria-MicThreeshold)/(Phytoplankton+Bacteria+MicKs-MicThreeshold))

POM

POM(t) = POM(t - dt) + (PhytoDeath + ZooEgestion + MicDeath + Aggregation + BactDeath - POMSedimentation - BactAssimPOM) * dt
INIT POM = 812

PhytoDeath = Phytoplankton*PhytoDeathRate
ZooEgestion = ZooEgestRate*(ZooPastajePhyto+ZooPastajeMicro)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

MicDeath = Microheterothrops*MicDeathIndex

Aggregation = DOM*AggregationRate

BactDeath = BactDeathIndex*Bacteria

POMSedimentation = POM*POMSedimRate

BactAssimPOM = BactAssimDOM*0.05

RUPPIA MARITIMA

Ruppia(t) = Ruppia(t - dt) + (RuppiaAssimilation + Germination - RuppiaExudation - FishRuppiaPastaje - RuppiaDeath - RuppiaRespiration) * dt

INIT Ruppia = 40000

RuppiaAssimilation = (exp(-1*RuppiaDryWeigt/RuppiaMaximumDensity)) *RuppiaDryWeigt*RuppiaPmax*(1-exp(-1*RuppiaAlpha* RuppiaAvailableIrradiance/RuppiaPmax))

Germination = RuppiaGermination

RuppiaExudation = RuppiaAssimilation*RuppiaExudRate

FishRuppiaPastaje = RuppiaMacroalgIndex * FishConsumpBiomassRatio * VegetDietIndex * Fish

RuppiaDeath = if time>4000 then SenescenceDeath*Ruppia else HealthyDeath*Ruppia

RuppiaRespiration = RuppiaAssimilation*RuppiaRespRate

SEDIMENTO

Sediment(t) = Sediment(t - dt) + (POMSedimentation + ZoopDeathandSedimentation + RuppiaDeath + MacroalgaeDeath + FishEgestion - Lixiviation - FishDetritiv - SedimentOxygenConsumption) * dt

INIT Sediment = 1200000

POMSedimentation = POM*POMSedimRate

ZoopDeathandSedimentation = Zooplankton*ZoopDeathSedimIndex

RuppiaDeath = if time>4000 then SenescenceDeath*Ruppia else HealthyDeath*Ruppia

MacroalgaeDeath = MacroalgaeDeathRate*Macroalgae

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

FishEgestion = ((FishAlgaePastaje+FishDetritiv+FishRuppiaPastaje) * FishEgestionRate) + (Fish*FishDeathRate)

Lixiviation = LixiviationPhase*LixiviationRate

FishDetritiv = (Fish*FishConsumpBiomassRatio)-FishAlgaePastaje-FishRuppiaPastaje

SedimentOxygenConsumption = RespirationPhaseL + RespirationPase_1 + RespirationPhase_2 - Lixiviation

ZOOPLANCTON

Zooplankton(t) = Zooplankton(t - dt) + (ZooPastajePhyto + ZooPastajeMicro - ZooExcretion - ZooEgestion - ZoopDeathandSedimentation - ZooRespiration) * dt

INIT Zooplankton = 33

ZooPastajePhyto = If Phytoplankton<10 then 0 else PhytoMicroIndex*Zooplankton*ZooVmax*((Phytoplankton+Microheterothrops-ZooThreeshold)/(Phytoplankton+Microheterothrops+ZooKs-ZooThreeshold))

ZooPastajeMicro = (1-PhytoMicroIndex) * Zooplankton * ZooVmax * ((Microheterothrops+Phytoplankton-ZooThreeshold) / (Microheterothrops + Phytoplankton + ZooKs-ZooThreeshold))

ZooExcretion = (ZooPastajeMicro+ZooPastajePhyto)*ZooExcIndex

ZooEgestion = ZooEgestRate*(ZooPastajePhyto+ZooPastajeMicro)

ZoopDeathandSedimentation = Zooplankton*ZoopDeathSedimIndex

ZooRespiration = (ZooPastajeMicro+ZooPastajePhyto)*ZooRespIndex

PARÁMETROS

AggregationRate = 0.00004

BactDeathIndex = 0.0024

BactKs = 30000

BactRespRate = 0.595

BactVmax = 20

BenthicLightAttenCoeff = 0.04 + 0.014 * PhytoChlorophyll + 0.007 * (POM/1000) *

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

(POM/1000)

FishConsumpBiomassRatio = 0.001

FishDeathRate = 0.0005

FishEgestionRate = 0.164

FishExcretionRate = 0.089

FishRespirationRate = 0.32

HealthyDeath = 0.002

LightAttenCoeff = 0.04+0.014*PhytoChlorophyll+0.007*(POM/1000)*(POM/1000)

LixiviationRate = 0.00208

MacroalgaeAlpha = 0.0989

MacroalgaeAvailableIrradiance = (1-RuppiaMacroalgIndex)* Irradiancia_bajo_la_superficie*exp(-1*BenthicLightAttenCoeff*abs(cos(ThetaR)))

MacroalgaeDeathRate = 0.0004

MacroalgaeDryWeight = Macroalgae*0.4/1000

MacroalgaeExudRate = 0.2

MacroalgaeKs = 5

MacroalgaeLightAssimilation = MacroalgaeDryWeight*MacroalgaePmax*(1-exp(-1*MacroalgaeAlpha*MacroalgaeAvailableIrradiance/MacroalgaePmax))

MacroalgaeNutrienAssimilation = if (Macroalgae*MacroalgaeVmax* DissolvedPhosphorus/(MacroalgaeKs+DissolvedPhosphorus))>DissolvedPhosphorus then DissolvedPhosphorus else Macroalgae*MacroalgaeVmax*DissolvedPhosphorus/(MacroalgaeKs+DissolvedPhosphorus)

MacroalgaePmax = 4

MacroalgaeRespRate = 0.3

MacroalgaeVmax = 0.2

MicDeathIndex = 0.0024

MicExcIndex = 0.15

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

MicKs = 300

MicRespRate = 0.16

MicThreeshold = 10

MicVmax = 0.2

OxygenConsumLixiviation = 2

OxygenConsumPhase1 = 1.6

OxygenConsumPhase2 = 0.2

PhyAvailableIrr = Irradiancia_bajo_la_superficie*exp(-0.2*LightAttenCoeff* abs(cos(ThetaR)))

Phytoalpha = 0.0477

PhytoBactIndex = Phytoplankton/(Bacteria+Phytoplankton)

PhytoChlorophyll = Phytoplankton/30

PhytoDeathRate = 0.0024

PhytoExudRate = 0.2

PhytoKs = 15

PhytoLightAssim = PhytoChlorophyll*Phytomax * (1-exp(-1 * Phytoalpha * PhyAvailableIrr / Phytomax))

Phytomax = 6.0

PhytoMicroIndex = Phytoplankton/(Microheterothrops+Phytoplankton)

PhytoNutrientAssim = if (Phytoplankton * PhytoVmax * DissolvedPhosphorus / (PhytoKs+DissolvedPhosphorus))>DissolvedPhosphorus then DissolvedPhosphorus else Phytoplankton*PhytoVmax*DissolvedPhosphorus/(PhytoKs+DissolvedPhosphorus)

PhytoRespIndex = 0.16

PhytoVmax = 0.7

POMSedimRate = 0.001

RuppiaAlpha = 0.0989

RuppiaAvailableIrradiance = If RuppiaDryWeigt>100 then Irradiancia_bajo_la_superficie*RuppiaMacroalgIndex else RuppiaMacroalgIndex*Irradiancia_bajo_la_superficie*exp(-

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

1*BenthicLightAttenCoeff*abs(cos(ThetaR)))

RuppiaDryWeigt = Ruppia/326

RuppiaExudRate = 0.04

RuppiaGermination = If time=2184 then 3000 else 0

RuppiaMacroalgIndex = Ruppia/(Macroalgae+Ruppia)

RuppiaMaximumDensity = 300

RuppiaPmax = 8.8

RuppiaRespRate = 0.456

SenescenceDeath = 0.02

VegetDietIndex = 0.18

ZooDryWeight = Zooplankton/.35

ZooEgestRate = 0.20

ZooExcIndex = 0.15

ZooKs = 477.3

ZoopDeathSedimIndex = 0.003

ZooRespIndex = 0.264

ZooThreeshold = 40

ZooVmax = 0.078

WaterTemperature = GRAPH(TIME)

(0.00, 19.0), (730, 18.0), (1460, 21.0), (2190, 25.0), (2920, 26.0), (3650, 28.0), (4380, 29.0), (5110, 28.0), (5840, 27.0), (6570, 25.0), (7300, 22.0), (8030, 20.0), (8760, 19.0)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Submodelos

OXÍGENO DISUELTO

DissolvedOxygen(t) = DissolvedOxygen(t - dt) + (OxygenInlets + AtmosphericFlux + Areation - OxygenOutlets) * dt

INIT DissolvedOxygen = 9490

OxygenInlets = (MacroalgaeAssim + PhytoAssim + RuppiaAssimilation) * PhotosyntheticQuotient * 32/12

AtmosphericFlux = Wg*(OxygenSolubility-mgO2)*1000/OxygenSolubility

Areation = if time>3880 then 1000 else 0

OxygenOutlets = ((BactRespiration+MicRespiration+MacroalgaeRespiration+PhytoResp+RuppiaRespiration+ZooRespiration+FishRespiration)/RespiratoryQuotient)+(SedimentOxygenConsumption*32/12)

mgO2 = DissolvedOxygen/1000

OxygenSolubility = 14.161-0.3943*WaterTemperature+0.007714*WaterTemperature*WaterTemperature-0.0000646*WaterTemperature*WaterTemperature*WaterTemperature-Salinity*(8.41-0.256*WaterTemperature+0.00374*WaterTemperature*WaterTemperature)/1000

PhotosyntheticQuotient = 1.2

RespiratoryQuotient = 1

Salinity = 18

Wg = 10-(10/(1+exp(0.9*(Wind)-WindLimit)))

Wind = WindInJuly+WindInJune+WindInMay

WindLimit = 4

WindInJuly = GRAPH(time)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

FOSFORO DISUELTO

DissolvedPhosphorus(t) = DissolvedPhosphorus(t - dt) + (DPInlets + InterphaseFlux - DPOutlets) * dt

INIT DissolvedPhosphorus = 0.56

DPInlets = ((MicRespiration + ZooRespiration + FishRespiration + PhytoResp + MacroalgaeRespiration + BactRespiration)/106)+((Lixiviation+RuppiaRespiration)/64)

InterphaseFlux = MassTransferenceCoefficient*(InterstitialConcentration-DissolvedPhosphorus)

DPOutlets = ((PhytoAssim + MacroalgaeAssim + BactAssimDOM + BactAssimPOM)/53) + (RuppiaAssimilation*RuppiaDissPhosAssim/64)

InterstitialPhosphorus(t) = InterstitialPhosphorus(t - dt) + (SPInlets - InterphaseFlux - SPOutlets) * dt

INIT InterstitialPhosphorus = 479.3

SPInlets = ((ZoopDeathandSedimentation + POMSedimentation + FishEgestion + MacroalgaeDeath) /106) + RuppiaDeath/64

InterphaseFlux = MassTransferenceCoefficient*(InterstitialConcentration-DissolvedPhosphorus)

SPOutlets = ((1-RuppiaDissPhosAssim)*RuppiaAssimilation/64)+Lixiviation/64

InterstitialConcentration = 10*InterstitialPhosphorus

J = 0.0006

MassTransferenceCoefficient = J*exp(-0.25*mgO2)/24

RuppiaDissPhosAssim = .5

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

IRRADIANCIA

Albedo_Atmosferico_en_un_dia_Claro = 0.28/(1+6.43*(Zenit))

Albedo_Nubes = 0

Atenuacion_Atmosferica = Irradiancia_Atmosferica*(1-Albedo_Nubes)*(1-0.18-Albedo_Atmosferico_en_un_dia_Claro*(1-Albedo_Nubes))

Delta = (0.39637-22.9133*cos(2*pi*time/8760)+4.02543*sin(2*pi*time/8760)-0.3872*cos(4*pi*time/8760)+0.052*sin(4*pi*time/8760))*2*pi/360

DiaNoche = if (SIN(Delta) * SIN(Latitud) - COS(Delta) * COS(Latitud) * cos(2*pi*time/24))>0 then (SIN(Delta)*SIN(Latitud)-COS(Delta)*COS(Latitud)*cos(2*pi*time/24)) else 0

Irradiancia_Atmosferica = 1353*Zenit

Irradiancia_bajo_la_superficie = Irradiancia_en_la_Superficie*Reflexion

Irradiancia_en_la_Superficie = DiaNoche*Radiancia_Fotosintetica*4.60

Latitud = 2*pi*28/360

Proporción_de_Radiacion_PAR = 0.45

Radiancia_Fotosintetica = Atenuacion_Atmosferica*Proporción_de_Radiacion_PAR

Reflexion = 1-(0.5*((((sin(Thetal-ThetaR))^2)/((sin(Thetal+ThetaR))^2))+((tan((Thetal-ThetaR))^2)/(tan((Thetal+ThetaR))^2))))

Thetal = (pi*.5)-ARCTAN(DiaNoche/(1-DiaNoche))

ThetaR = ARCTAN((sin(Thetal)/1.33)/(1-((sin(Thetal)/1.33)^2)))

Zenit = SIN(Delta)*SIN(Latitud)+COS(Delta)*COS(Latitud)

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Anexo III

Representación gráfica de los resultados obtenidos en la validación del modelo dinámico.

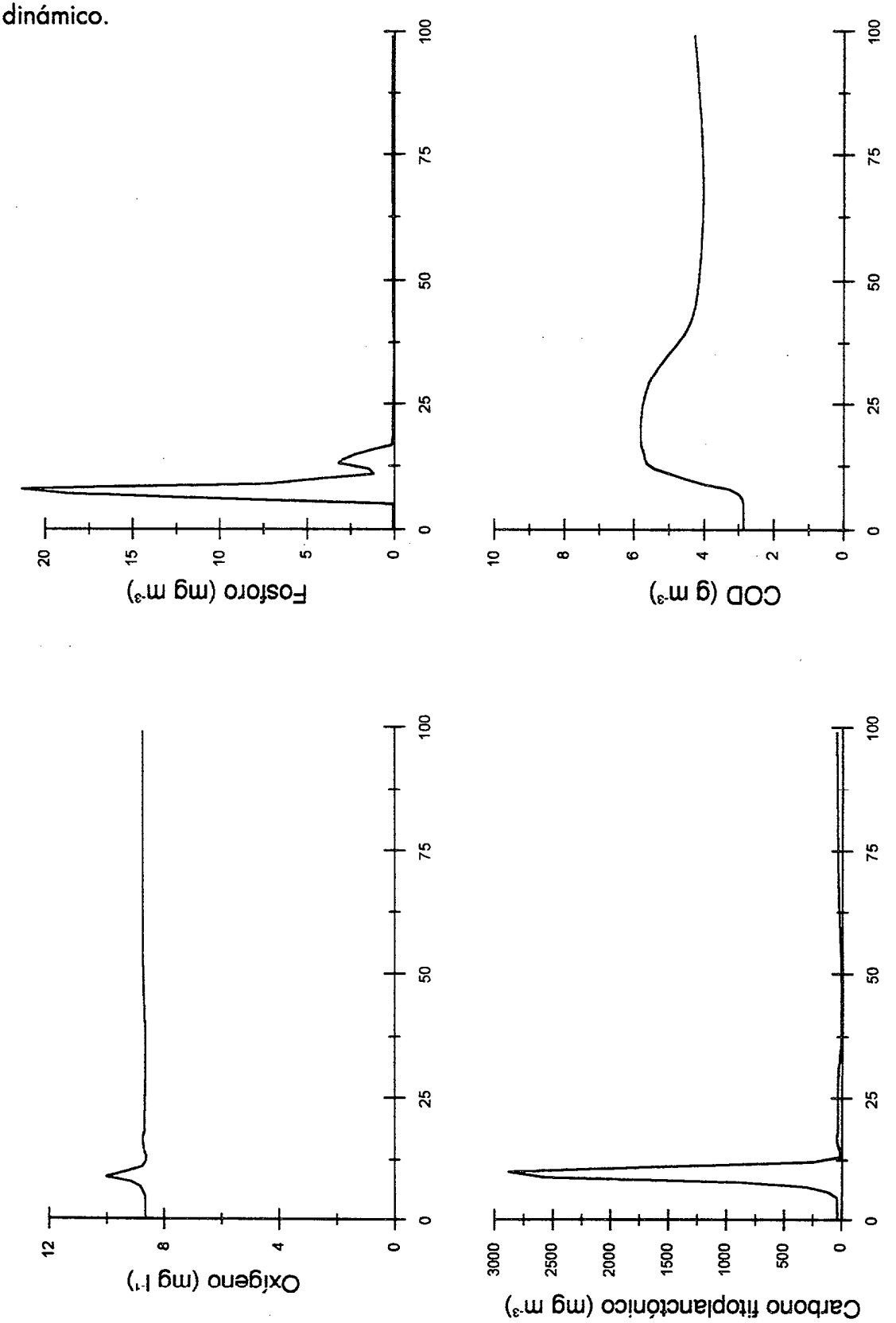


Figura 46.- Simulación del efecto de una entrada repentina de nutrientes en la evolución durante 200 días del oxígeno disuelto, fitoplancton, fosforo disuelto y carbono orgánico disuelto.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

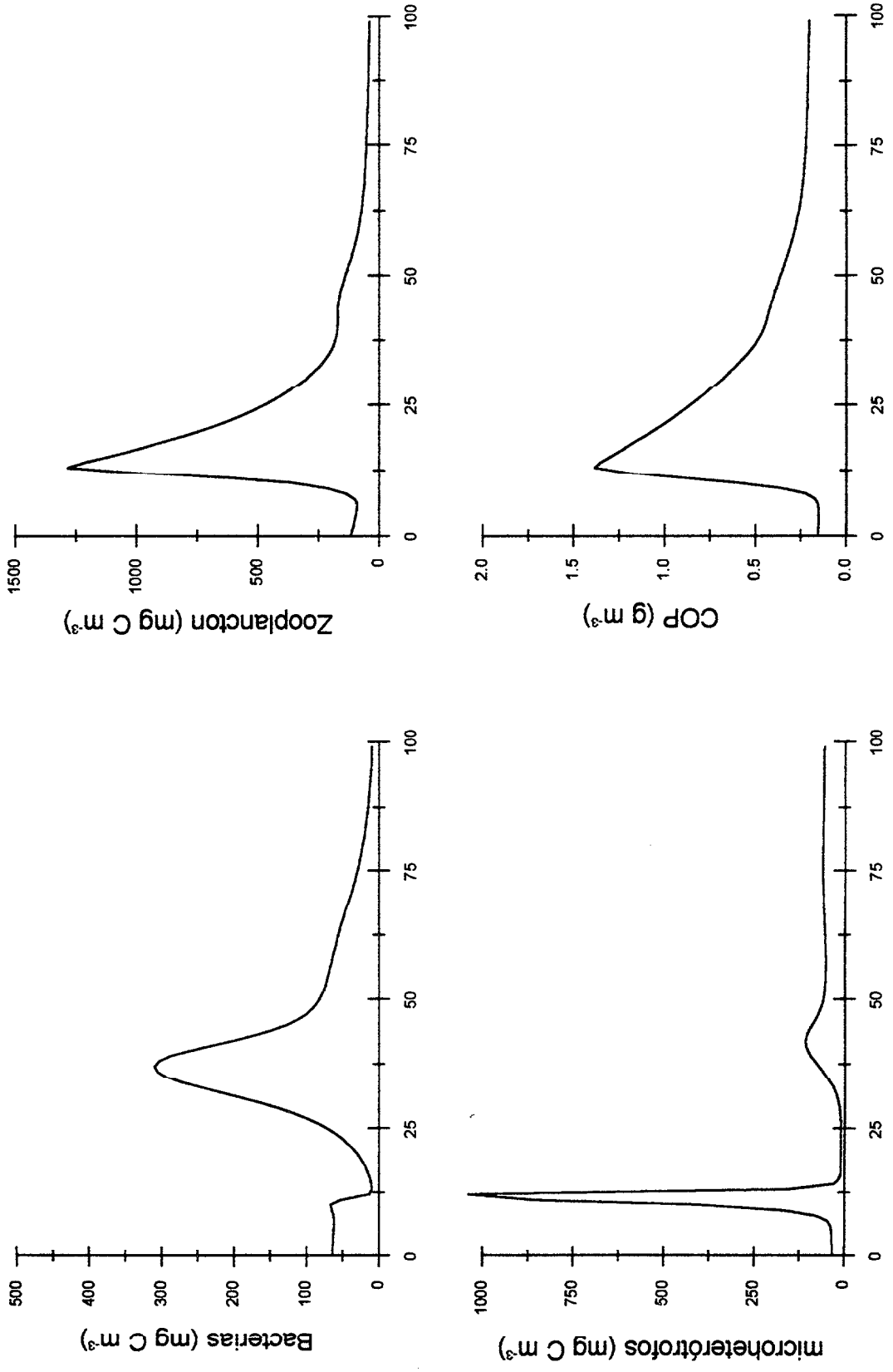


Figura 47.- Simulación del efecto de una entrada repentina de nutrientes en la evolución durante 200 días de las bacterias, microheterótrofos, zooplancton y cabono orgánico particulado.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

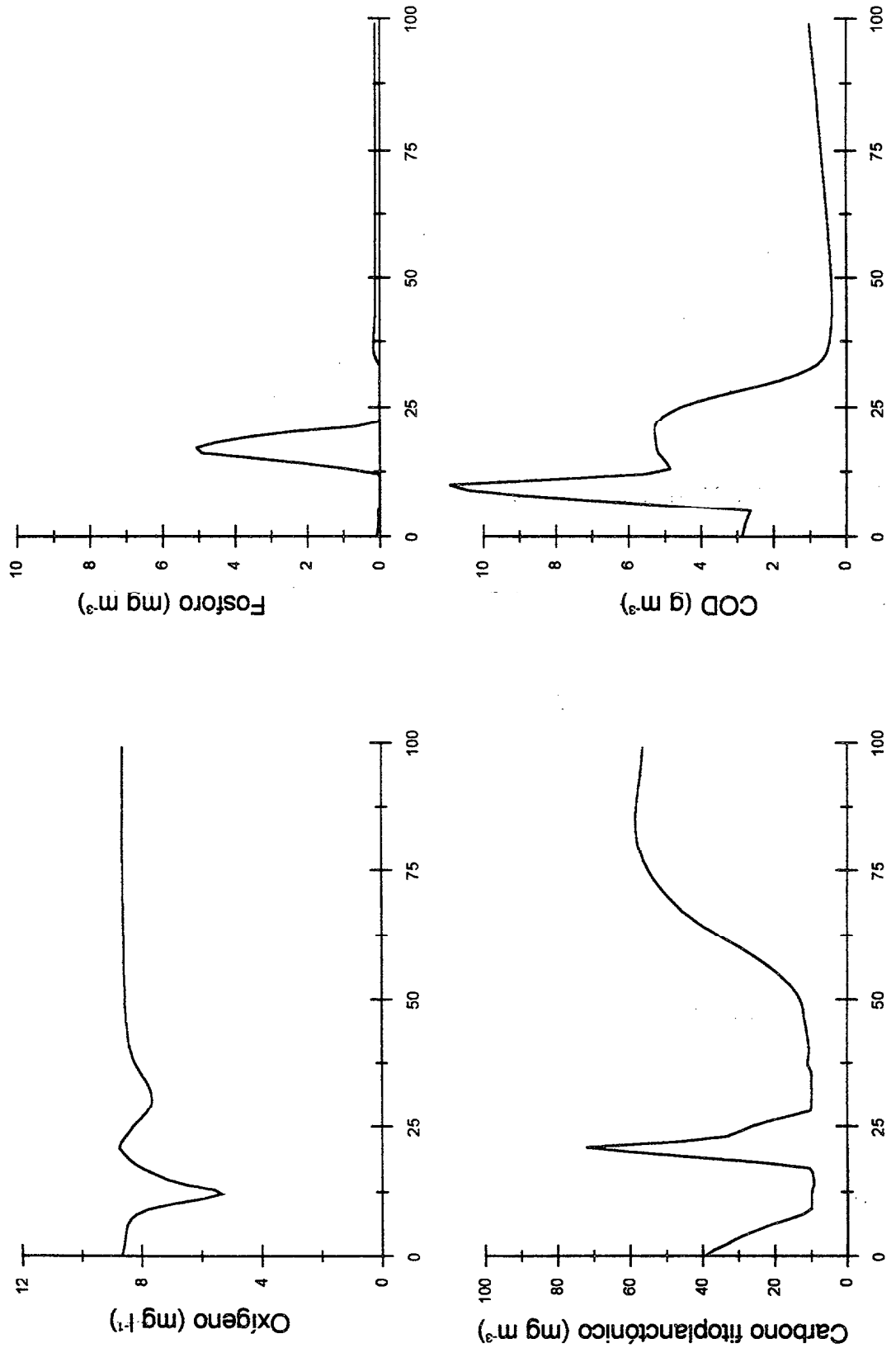


Figura 48.- Simulación del efecto de una entrada repentina de carbono orgánico disuelto en la evolución durante 200 días del oxígeno disuelto, fitoplancton, fosforo disuelto y carbono orgánico disuelto.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

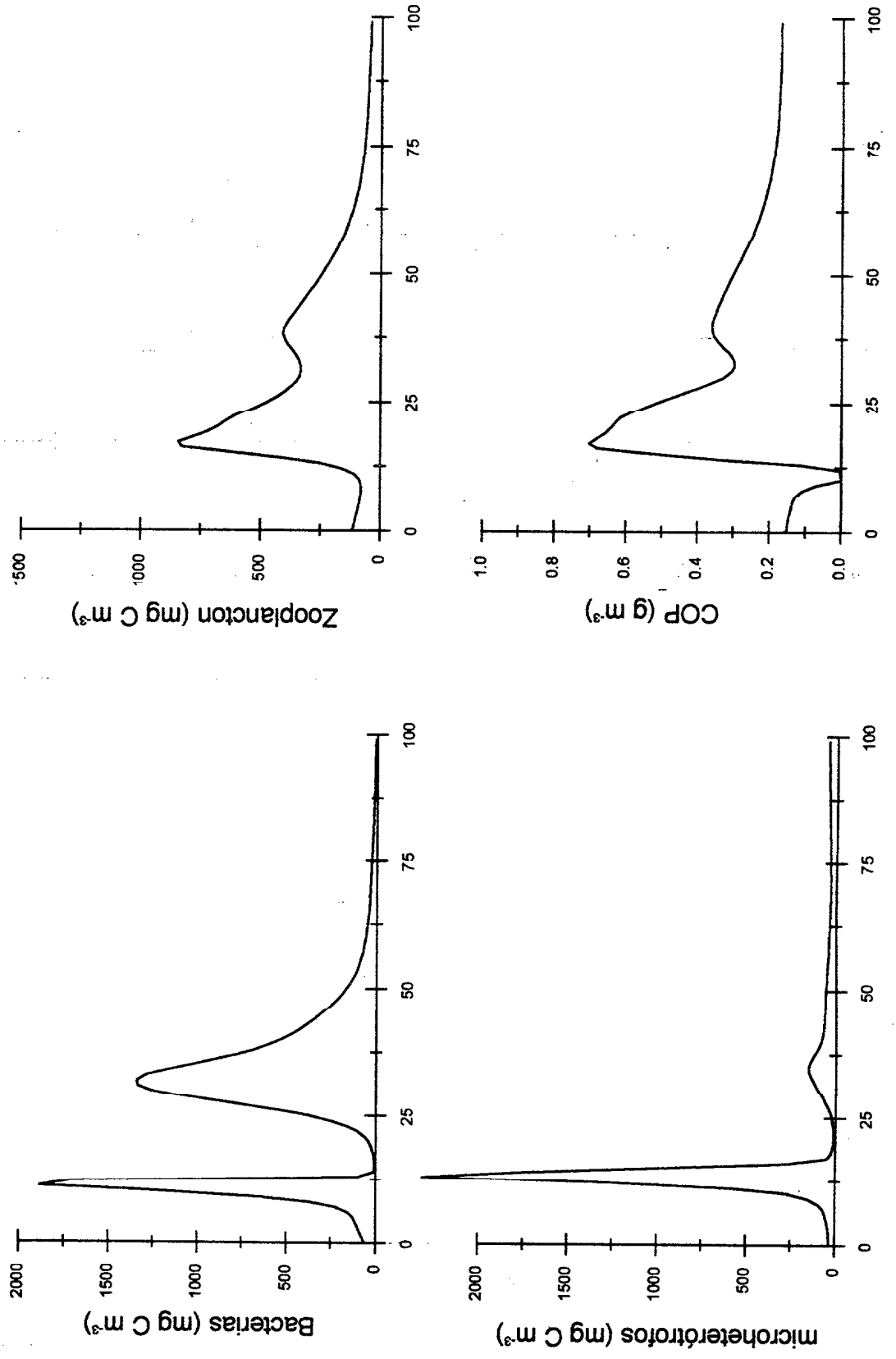


Figura 49.- Simulación del efecto de una entrada repentina de carbono orgánico disuelto en la evolución durante 200 días de las bacterias, microheterótrofos, zooplancton y cabono orgánico particulado.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003

Anexo IV

Tabla resumen de los datos de producción y respiracion de los sistemas pelágico y bentónico y sumas totales; medidos, estimados en los modelos de red trófica y calculados por el modelo de simulación dinámica.

	Fecha	Producción primaria Total	Producción primaria pelágica	Prducción primaria bentónica	Respiración total	Respiración pelágica	Respiración bentónica	Respiración peces	Método
Mediciones	17/4/96					1656			Método de la tangente sobre el ciclo de 24 h.
	29/7/97				10503				Método de la tangente sobre el ciclo de 24 h.
	28/4/97		10			43			Incubación "In situ" con botellas D.B.O.
	3/7/97		4			6			Incubación "In situ" con botellas D.B.O.
	30/9/97		447			901			Incubación "In situ" con botellas D.B.O.
Modelo de red trófica	28/4/97	2993	42	2951	3018	175	2792	51	Estimación para el modelo de red trófica
	3/7/97	882	665	157	2791	1625	1115	51	Estimación para el modelo de red trófica
	30/9/97	1827	1827	0	10503	3686	6766	51	Estimación para el modelo de red trófica
	Integración anual	2274	678	1596	5073	1366	3657	50	Estimación para el modelo de red trófica
Modelo dinámico	17/4	2558	40	2518	5177	20	5148	9	Simulación mediante el modelo dinámico
	28/4	6170	14	6156	6907	26	6872	9	Simulación mediante el modelo dinámico
	3/7	116	0	116	7201	313	6880	8	Simulación mediante el modelo dinámico
	29/7	11	0	11	2355	82	2265	8	Simulación mediante el modelo dinámico
	30/9	5	0	5	1592	74	1510	8	Simulación mediante el modelo dinámico

Tabla 19.- Resumen de los datos de respiración y producción medidos en la Charca, junto con los estimados en el modelos de red trófica y los calculados en el modelo de simulación dinámica.

© Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Biblioteca Digital, 2003