



Evaluación de los momentos de distribución de los rasgos fitoquímicos en ambientes salinos del sureste de la Península Ibérica.



Facultad de Ciencias Experimentales
Grado en Ciencias Ambientales
TRABAJO DE FIN DE GRADO
CURSO 2023/2024

Autor:

Diego Campos Ribes

Tutor:

Joaquín Moreno Compañ

Departamento de Biología Aplicada

Área de Botánica

Código COIR: TFG.GCA.JMC.DCR.240529



CIENCIAS AMBIENTALES
FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES

UNIVERSITAS
Miguel Hernández

RESUMEN

Los rasgos funcionales de las plantas son características biológicas que influyen en su rendimiento y adaptación, actuando como indicadores de las respuestas de las plantas ante factores abióticos. Asimismo, tanto los rasgos morfológicos como fitoquímicos permiten definir el ensamblaje de las comunidades vegetales, ayudando a comprender el funcionamiento ecológico y estructural de los ecosistemas. En la actualidad, pocos estudios han definido la estructura funcional de los ambientes salinos del sureste mediterráneo. En este marco, el objetivo de este trabajo consiste en analizar cómo los rasgos fitoquímicos de las especies dominantes de cuatro bandas de vegetación afectan y condicionan los procesos de ensamblaje en los saladares mediterráneos. Para ello se localizaron en seis saladares mediterráneos las diferentes bandas de vegetación dominante (*Salicornia fruticosa*, *Arthrocaulon macrostachyum*, *Limonium cossonianum* y *Lygeum spartum*) y se seleccionaron diez individuos representativos al azar, de los cuales se tomaron las siguientes medidas foliares: conductividad eléctrica, pH, concentraciones de Na^+ , Cl^- , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , área foliar específica y contenido en materia seca foliar. Seguidamente se calculó la media y varianza ponderada de las comunidades vegetales de estudio y se analizaron mediante un análisis de componentes principales. Los resultados obtenidos mostraron cómo en las zonas con mayor salinidad dominaron los rasgos fitoquímicos de tolerancia a la concentración salina, al Na^+ y al Cl^- . En las zonas con salinidad intermedia apareció una dominancia de los rasgos fitoquímicos de tolerancia al Ca^{2+} , al Mg^{2+} y al SO_4^{2-} , y tasa fotosintética. Finalmente, en las zonas de menor salinidad los rasgos fitoquímicos dominantes fueron de tolerancia al K^+ , capacidad de retención de agua y resistencia a peligros físicos y baja tolerancia a la concentración iónica. En cuanto a la dispersión funcional, se observaron patrones similares a los descritos anteriormente con algunas diferencias por banda.

Palabras clave: dominancia funcional, dispersión funcional, halófitos, rasgos funcionales, saladar.

ABSTRACT

Plant functional traits are biological features that influence plant fitness and adaptation, acting as indicators of plant responses to abiotic factors. Likewise, both morphological and phytochemical traits allow to define the assemblage of plant communities, helping to understand the ecological and structural functioning of ecosystems. Currently, few studies have defined the functional structure of saline environments in the southeastern Mediterranean. In this framework, the aim of this study is to analyse how the phytochemical traits of the dominant species of four vegetation bands affect and condition the assemblage processes in Mediterranean saltmarshes. For this purpose, the different dominant vegetation types (*Salicornia fruticosa*, *Arthrocaulon macrostachyum*, *Limonium cossonianum* and *Lygeum spartum*) were located in six Mediterranean saltmarshes and ten representative individuals were selected randomly, from which the following leaf measurements were taken: electrical conductivity, pH, Na⁺, Cl⁻, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, SO₄²⁻ concentrations, specific leaf area and leaf dry matter content. The weighted mean and variance of the plant communities under study were then calculated and analysed by principal component analysis. The results obtained showed that the phytochemical traits of tolerance to salt concentration, Na⁺ and Cl⁻ dominated in areas with higher salinity. In areas with intermediate salinity, the phytochemical traits of tolerance to Ca²⁺, Mg²⁺ and SO₄²⁻ and photosynthetic rate were dominant. Finally, in lower salinity zones the dominant phytochemical traits were K⁺ tolerance, water retention capacity and resistance to physical threats and low tolerance to ionic concentration. In terms of functional dispersion, similar patterns to those described above were observed with some differences by vegetation types.

Keywords: functional dispersion, functional dominance, functional traits, halophytes, saltmarsh.

Contenido

1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. Diversidad funcional y rasgos funcionales.....	5
1.2. Ambientes salinos y plantas.....	6
2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS	7
2.1. Situación actual.....	7
2.2. Justificación.....	9
2.3. Objetivos.....	11
3. MATERIALES Y MÉTODOS	11
3.1. Zona de estudio.....	11
3.2. Descripción de especies.....	12
3.3. Muestreo en campo.....	13
3.3. Análisis de laboratorio.....	14
3.4. Análisis estadístico.....	16
4. RESULTADOS	17
4.1. Dominancia funcional.....	17
4.2. Dispersión funcional.....	21
5. DISCUSIÓN	26
5.1. Dominancia funcional.....	26
5.2. Dispersión funcional.....	27
5.3. Reglas de ensamblaje y rasgos fitoquímicos.....	28
6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA	29
7. BIBLIOGRAFÍA	30

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Diversidad funcional y rasgos funcionales.

Los rasgos funcionales de las plantas son características biológicas que influyen en el rendimiento y adaptación de los organismos y son cuantificables, lo que significa que su estado puede verse afectado por un entorno específico, y sirven como indicadores o predictores de las respuestas de las plantas ante factores ambientales (Cornelissen *et al.*, 2003). Esto proporciona información sobre cómo los factores ambientales modelan los patrones de biodiversidad a diferentes escalas (Díaz *et al.*, 1998; Garnier *et al.*, 2004; McGill *et al.*, 2006; Albert *et al.*, 2010; Shipley, 2010; de Bello *et al.*, 2013). Estos rasgos son relevantes porque permiten entender los procesos que determinan la estructura funcional de las comunidades ecológicas, demostrando que la diferenciación ecológica entre especies implica procesos relacionados con la formación de la comunidad vegetal (Garnier *et al.*, 2004; Grime, 2006; Swenson y Enquist, 2009; de Bello *et al.*, 2012).

En general, la composición de los rasgos en una comunidad está influenciada por diversos factores ambientales, lo que indica que las comunidades naturales no se forman solo por dispersión y eventos estocásticos (Petchey *et al.*, 2007; Swenson y Enquist, 2009; Shipley, 2010; Villéger *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2011). Los factores abióticos actúan como filtros ambientales que restringen el ensamblaje de las comunidades vegetales, seleccionando progresivamente las especies mejor adaptadas a las condiciones locales del conjunto regional (Keddy, 1992; Díaz *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2013). Así, la ecología de plantas basada en rasgos (Lavorel y Garnier, 2002; Shipley *et al.*, 2016) refuerza la idea de que los atributos de las plantas (i.e., rasgos funcionales) son los principales responsables del ensamblaje de las comunidades vegetales y de los procesos ecosistémicos, más que la identidad taxonómica o las relaciones filogenéticas (Violle *et al.*, 2007; Shipley *et al.*, 2016).

Por ejemplo, se ha observado que los rasgos funcionales están estrechamente relacionados con el crecimiento de las plantas, ya que el área específica foliar, la asimilación neta o la razón de área foliar son buenos predictores de las tasas máximas de crecimiento relativo (Poorter y Remkes, 1990; Garnier 1992; Antúnez *et al.*, 2001). Asimismo, en áreas donde tiene lugar períodos de sequía, se ha encontrado que individuos con hojas de área pequeña y una alta relación entre la biomasa de raíces y parte aérea son capaces de soportar mejor la sequía que aquellos individuos que posean los rasgos opuestos; sin embargo, estos rasgos son morfológicos. Considerar la composición química de la hoja (i.e., los rasgos fitoquímicos) también tiene un papel importante en el funcionamiento de las plantas, ya que además de relacionar el contenido químico foliar con la composición química del suelo,

indican el estatus nutricional de la planta, y ha sido relacionada con la eficiencia de reabsorción de nutrientes (Kobe, Lepczyk y Lyer 2005).

Así pues, estudiar la diversidad funcional es fundamental para comprender la composición y estructura de las comunidades vegetales (Pavoine y Bonsall, 2011; Dainese *et al.*, 2015). La diversidad funcional se define como la amplitud de las diferencias de rasgos entre las especies (Pavoine y Bonsall, 2011; Dainese *et al.*, 2015), representando uno de los componentes más importantes de los patrones de biodiversidad que subyacen en la formación de comunidades (Thompson *et al.*, 2010). Los componentes clave de la estructura funcional de las comunidades incluyen los valores de rasgos dominantes, como la media ponderada de la comunidad (CWM) (Garnier *et al.*, 2007), y las diferentes dimensiones de la diversidad funcional. Estas dimensiones abarcan: (i) dominancia funcional, que son los valores de los rasgos funcionales de las especies dominantes; (ii) dispersión funcional, que es el rango de los valores de los rasgos; (iii) uniformidad funcional, que es el grado de homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad; y (iv) la rareza funcional, que es el grado de presencia de especies con valores de rasgos inusuales (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2021).

1.2. Ambientes salinos y plantas.

El clima del sureste de la península ibérica está caracterizado por presentar condiciones áridas y semiáridas junto a escasas precipitaciones y elevadas temperaturas (Rivas-Martínez, 2007). Estas características climáticas propician la acumulación de sal en los suelos, lo que da origen a la formación de ambientes salinos, predominantemente la formación de saladares. La característica fundamental de los ambientes salinos es la alta acumulación de sales en sus suelos, los cuales presentan una conductividad eléctrica superior a 4 mS/cm (Chapman, 1974). Estos hábitats se localizan por todo el mundo, siendo más frecuentes en climas templados y mediterráneos bajo condiciones áridas, semiárida o secas (Chapman, 1974). Por ello, en el sureste de la península ibérica hay una elevada presencia de ambientes salinos, ya que se reúnen las condiciones climáticas necesarias (i.e., pocas precipitaciones y elevadas temperaturas) para que se produzca la acumulación de sal en el suelo (IUSS Working Group WRB, 2015). Además, la Base de Referencia Mundial (WRB) clasifica estos suelos como Solonchaks y, debido a la formación de costras salinas que se acumulan en la superficie, estos suelos presentan la particularidad de presentar un color blanquecino (Álvarez-Rogel, 1997). Estas condiciones de salinidad originan que la vegetación de los ambientes salinos se distribuya en zonas claramente delimitadas, con lo que se observa una zonación de la vegetación en bandas a lo largo del ambiente salino (Chapman,

1974; Moreno *et al.*, 2018a). Esta zonación se debe principalmente tanto a las variaciones en los gradientes edáficos de salinidad y humedad, como a las interacciones bióticas entre especies (Álvarez-Rogel *et al.*, 2007; González-Alcaraz *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2018a).

Sin embargo, el elevado nivel de salinidad de los enclaves salinos representa un estrés salino para las plantas, dificultando la supervivencia de muchas especies vegetales. Estas condiciones adversas dificultan el crecimiento de especies vegetales debido a (i) la presencia de bajos potenciales de agua en la rizosfera que origina déficit hídrico; (ii) la alta absorción de ciertos iones como el Na⁺ y el Cl⁻ debido a su elevada concentración lo que produce toxicidad iónica, y (iii) el desequilibrio en el balance de nutrientes, ya sea bien por una disminución en la absorción o en el transporte de los nutrientes captados desde la raíz hasta el resto de la planta (Flowers *et al.* 2010). Así pues, las plantas han de adaptarse a las condiciones estresantes de salinidad edáfica de los ecosistemas salinos, lo que resulta desfavorable para el crecimiento vegetal de aquellas especies que no presenten mecanismos adaptativos para tolerar las altas concentraciones salinas. En este contexto, las especies que predominan en estos ambientes son plantas halófilas (i.e., halófitos), ya que son las que presentan adaptaciones para poder tolerar las elevadas concentraciones de sal (Flowers y Colmer, 2008). Entre las adaptaciones que presentan los halófitos se encuentran (i) la acumulación y compartimentalización de iones en las vacuolas, presente en especies suculentas como especímenes del género *Salicornia* L. y *Arthrocaulon* Piirainen & G.Kadereit; (ii) la secreción de sal a través de glándulas salinas, adaptación presente en especies del género *Limonium* Mill. y *Tamarix* L.; y (iii) la absorción selectiva de iones, presente en gramíneas como *Lygeum spartum* L. (Flowers *et al.* 2010; Moreno *et al.*, 2018a). Finalmente, cabe destacar que la condición de estrés salino no favorece una gran diversidad de especies vegetales en los ambientes salinos, encontrando un número limitado de especies vegetales con una alta representación (Moreno *et al.*, 2018a). Pese a ello, los enclaves salinos albergan especies vegetales endémicas que restringen su presencia a suelos salinos y a áreas geográficas específicas, como ocurre con varias especies del género *Limonium* (Erben, 1993), las cuales son exclusivas de determinados territorios y/o plantas halófilas amenazadas.

2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

2.1. Situación actual.

En los ambientes salinos mediterráneos se han realizado numerosos estudios relacionados con la vegetación halófila desde diferentes puntos de vista. Entre estos trabajos encontramos que tradicionalmente predomina el enfoque fitosociológico (Rivas Martínez *et*

al., 1984; Alcaraz *et al.*, 1991; Peinado *et al.*, 1992; Alonso y de la Torre 1999, 2002). Por otro lado, estos ecosistemas han sido objeto de estudio de trabajos relacionados con revisiones taxonómicas, como es el caso de *Limonium tobarrense* J.Moreno, Terrones, M.A.Alonso, Juan & M.B.Crespo (Moreno *et al.*, 2016) y *L. admirabile* Terrones, J.Moreno, M.Á.Alonso, Juan & M.B.Crespo (Moreno *et al.*, 2018b), los cuales han contribuido al descubrimiento de nuevos endemismos vinculados a los ambientes salinos; así como de estudios ecofisiológicos de halófitos en ambientes semiáridos y áridos (Batanouny *et al.*, 1992).

En contraposición, el enfoque predominante en los trabajos científicos de las últimas décadas es aquel que relaciona las condiciones edáficas de los suelos salinos con la distribución de las comunidades vegetales (Álvarez-Rogel *et al.*, 2000; Álvarez-Rogel *et al.*, 2007; González-Alcaraz *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2018a). Álvarez-Rogel *et al.* (2000) comparó las características edáficas durante las estaciones seca y húmeda dentro de seis comunidades vegetales en seis saladares del sureste de España, caracterizando la relación suelo-planta entre diferentes épocas del año en ambientes salinos. Por otro lado, Álvarez-Rogel *et al.* (2007) describió los cambios en la distribución de la vegetación y cubierta de especies en relación con factores edáficos e hidrología en un saladar mediterráneo semiárido. Por otro lado, González-Alcaraz *et al.* (2014) estableció un modelo conceptual para utilizar la vegetación como bioindicador de las condiciones del suelo; mientras que Moreno *et al.* (2018a) construyó un modelo de vegetación-suelo en saladares mediterráneos basado en relaciones entre las comunidades vegetales y los factores abióticos, considerando la variación temporal.

Sin embargo, en la actualidad son pocos los estudios centrados en el análisis de rasgos funcionales de comunidades vegetales en saladares mediterráneos. Siendo el trabajo de Moreno *et al.* (2020) la primera aportación para comprender la estructura funcional de estas comunidades a partir de datos basados en rasgos cuantitativos. Este trabajo evaluó los efectos de las propiedades edáficas y las interacciones bióticas sobre la estructura funcional vegetal de los saladares mediterráneos del sureste ibérico, esclareciendo reglas de ensamblaje basadas en rasgos morfológicos de halófitos a lo largo del gradiente salino. En este marco, el presente Trabajo de Fin de Grado (TFG) representa una continuación del trabajo citado anteriormente, ya que amplía la visión funcional de los saladares mediterráneos del sureste ibérico incluyendo el efecto de rasgos fitoquímicos (i.e., sustancias que se encuentran en las plantas) para tener una mayor comprensión de cómo se ensamblan las comunidades vegetales en estos hábitats a través del gradiente de salinidad.

2.2. Justificación.

Los saladares mediterráneos son ecosistemas cuya conservación debería ser prioritaria por razones (i) ecológicas (i.e., albergan especies de flora y fauna característica de estos enclaves, con un elevado porcentaje de endemismos vegetales; además de actuar como laboratorios ecológicos, regulando el ecosistema), (ii) económicas (i.e., proveen recursos como la sal y especies vegetales que actualmente se están incluyendo en alta cocina, como especies anuales del género *Salicornia*) y (iii) culturales (i.e., ofrecen un patrimonio cultural a conservar y lugares de fomento para la investigación científica). A su vez, estos ecosistemas están protegidos legalmente por la Directiva Hábitats (Directiva 92/43/CEE), en la cual los saladares se incluyen como hábitats que requieren protección especial dentro de la categoría de “Hábitats de interés y prioritarios”. Asimismo, los saladares también están incluidos en la Red Natura 2000 debido a su importancia ecológica y a la presencia de especies y hábitats de interés comunitario, siendo algunos saladares declarados como Zona de Especial Conservación (ZEC) y Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA), otorgándoles así una protección legal. Además, los saladares, al tratarse de ambientes húmedos, están incluidos en el Convenio RAMSAR, de manera que se les proporciona un reconocimiento internacional y un marco para la protección y el uso sostenible de estos ecosistemas.

En este marco, conocer los rasgos funcionales que determinan el ensamblaje de la comunidad vegetal en un saladar proporciona una base científica para la conservación, restauración y manejo eficaz de estos ecosistemas. Estudiar y entender qué rasgos funcionales determinan el ensamblaje de las comunidades vegetales dentro de estos ecosistemas es relevante para la efectiva toma de decisiones de conservación en estos hábitats. Identificar adecuadamente qué especies están mejor adaptadas a las diferentes condiciones edáficas específicas a lo largo del gradiente salino que caracteriza estos hábitats (e.g., tolerancia a la salinidad, tolerancia a Na^+ , capacidad de retención de agua, captación efectiva de K^+ , entre otros) y entender cómo estos rasgos perfilan el ensamblaje de la comunidad es un aspecto clave para establecer planes de conservación y restauración en los ambientes salinos. Además, identificar roles ecológicos clave de algunas especies en los saladares puede priorizar la conservación de las especies involucradas, poniendo en valor especies con rasgos funcionales poco comunes. Finalmente, teniendo en cuenta acciones de restauración ecológica, es importante elegir no solo especies que sobrevivan en las condiciones actuales, sino que tengan una plasticidad ecológica, en relación a sus rasgos funcionales, que les permita adaptarse y sobrevivir a cambios ambientales (e.g., cambios de salinidad y disponibilidad hídrica derivados del cambio climático).

Asimismo, la conservación de la biodiversidad presente en los saladares es crucial para mantener los servicios ecosistémicos (e.g., la productividad, la descomposición y el ciclo de nutrientes del suelo, entre otros) (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2021). Sin embargo, a pesar de los significativos avances en la comprensión del papel de la biodiversidad en los ecosistemas, tanto naturales como gestionados, aún no se conoce con certeza cómo deben integrarse las características fisiológicas, morfológicas y bioquímicas (i.e., rasgos funcionales) para que la diversidad funcional de un ecosistema sea elevada y para promover la multifuncionalidad del ecosistema (i.e., las múltiples funciones ecosistémicas) (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2021). En este contexto, el presente TFG permitirá obtener información preliminar que podrá ser utilizada *a posteriori* para conocer qué rasgos funcionales vegetales actuarían como impulsores para la multifuncionalidad de los ambientes salinos. Así pues, entre las múltiples funciones ecosistémicas de los saladares, los datos obtenidos podrían contribuir a una mejor comprensión de qué rasgos vegetales serían clave en (i) el abastecimiento de productos derivados de plantas halófitas, (ii) la regulación del clima local mediante la reflexión de la radiación solar, (iii) almacenamiento de carbono en suelos y vegetación, (iv) estabilización del suelo y prevención de la erosión eólica e hídrica a través de la vegetación, (v) purificación del agua actuando como filtros naturales, y (vi) reciclaje de nutrientes contribuyendo a la fertilidad del suelo. De este modo, se podrían discernir cómo el ensamblaje de la comunidad halófila maximizaría la multifuncionalidad en los ambientes salinos mediterráneos (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2021).

Por último, cabe destacar que actualmente se han descrito las reglas de ensamblaje en pocos saladares utilizando rasgos funcionales (e.g, saladar Aramoana en Nueva Zelanda (Wilson y Stubbs, 2012)). Sin embargo, este enfoque todavía no se ha estudiado en ambientes salinos mediterráneos. En la actualidad, Moreno *et al.* (2020) han definido la estructura funcional de los ambientes salinos del sureste mediterráneo, considerando rasgos funcionales morfológicos (i.e., adaptación salina, forma de vida, ciclo de vida, presencia de rizoma, tipo de reproducción, presencia de roseta basal, altura máxima de la planta). En contraposición, el presente estudio es novedoso e innovador, ya que representa uno de los primeros estudios cuantitativos que relacionan rasgos fitoquímicos con el ensamblaje de las comunidades halófilas y conocer su efecto en la multifuncionalidad del ecosistema, complementando así los resultados previos obtenidos por Moreno *et al.* (2020) y comprendiendo mejor el funcionamiento ecológico y estructural de los saladares mediterráneos.

2.3. Objetivos.

El objetivo general de este Trabajo Fin de Grado es analizar cómo los rasgos fitoquímicos de las especies dominantes de cuatro bandas de vegetación afectan y condicionan los procesos de ensamblaje en los saladares mediterráneos. Para llevar a cabo este objetivo general, se han establecido cuatro objetivos específicos:

Objetivo 1. Identificar qué rasgos fitoquímicos dominan en saladares mediterráneos a lo largo del gradiente de salinidad.

Objetivo 2. Estudiar la variabilidad funcional en saladares mediterráneos

Objetivo 3. Establecer reglas de ensamblaje basadas en la estructura funcional de ambientes salinos mediterráneos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Zona de estudio.

El área de estudio se encuentra localizada en ambientes salinos del sureste de la península ibérica, abarcando los termotipos termo- y mesomediterráneo y los ombrotipos semiárido y seco. Así, se han analizado los rasgos fitoquímicos de diferentes bandas de vegetación halófila de seis saladares del sureste de la península ibérica, abarcando las provincias de Albacete, Alicante y Murcia (Figura 1).

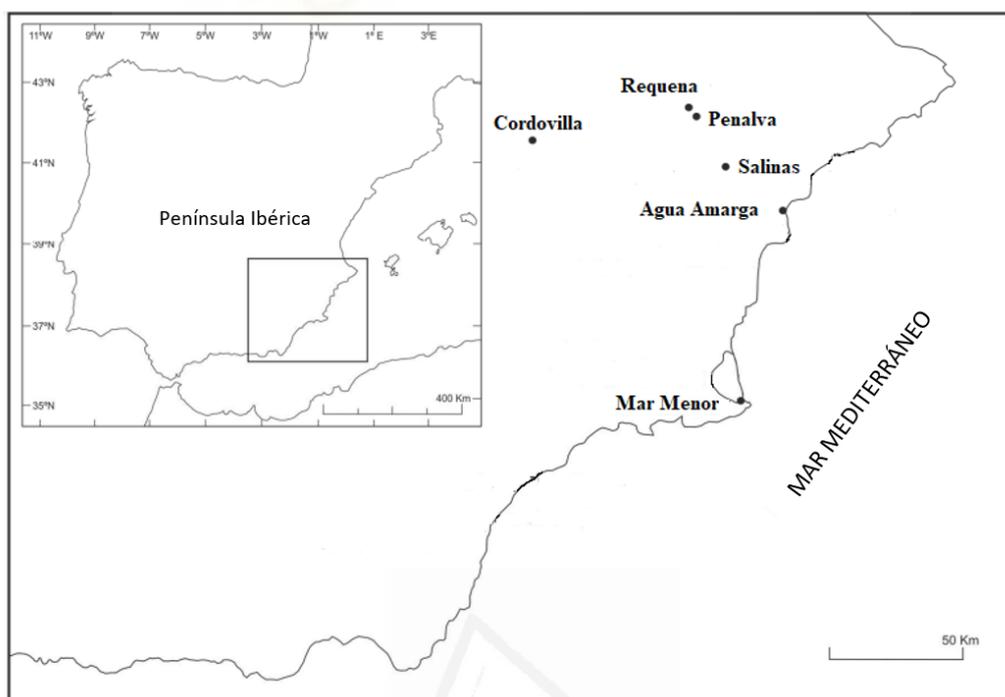


Figura 1. Mapa del área de estudio, mostrando la posición de los seis saladares analizados.

Cada uno de los saladares estudiados reunieron las siguientes características:

Termomediterráneo semiárido

- Saladar de Agua Amarga (Alicante, Alicante): N 38° 17,19' O 00° 31,48'; 8 m s.n.m. Bandas de vegetación de *Salicornia fruticosa* (L.) L., *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit, *Limonium cossonianum* Kuntze, y *Lygeum spartum* L.
- Saladar del Mar Menor (Manga del Mar Menor, Murcia): N 37° 38,50' O 00° 42,97'; 14 m s.n.m. Bandas de vegetación de *S. fruticosa* y *A. macrostachyum*.

Mesomediterráneo seco

- Saladar de Requena (Villena, Alicante): N 38° 39,28' O 00° 55,54'; 493 m s.n.m. Bandas de vegetación de *A. macrostachyum*, *L. cossonianum* y *L. spartum*.
- Saladar de Penalva (Villena, Alicante): N 38° 37,08' O 00° 53,54'; 484 m s.n.m. Bandas de vegetación de *S. fruticosa*, *A. macrostachyum* y *L. spartum*.

Mesomediterráneo semiárido

- Saladar de Cordovilla (Cordovilla, Albacete): N 38° 32,33' O 01° 37,04'; 541 m s.n.m. Bandas de vegetación de *S. fruticosa*, *A. macrostachyum*, *L. cossonianum*, y *L. spartum*.
- Saladar de Salinas (Salinas, Alicante): N 38° 31,14' O 00° 53,71'; 544 m s.n.m. Banda de vegetación de *A. macrostachyum*.

Cabe destacar que se seleccionaron estos saladares debido a que en ellos aparecen bandas de vegetación bien formadas a lo largo del gradiente de salinidad, en los que se encuentran las cuatro especies dominantes objeto de este estudio (i.e., *A. macrostachyum*, *S. fruticosa*, *L. cossonianum* y *L. spartum* L.).

3.2. Descripción de especies.

Las especies dominantes en cada banda de vegetación observada en los diferentes saladares estudiados fueron:

- *Salicornia fruticosa* (L.) L. - Es un nanofanerófito erecto de hasta 150 cm y muy ramificado. Presenta hojas opuestas, reducidas a escamillas soldadas en la base y dispuestas en el ápice de cada artejo. Tiene una inflorescencia espiciforme, terminal y lateral, formada por cimas trifloras (la flor central se sitúa a mayor altura que las laterales). Su semilla es parda o pardo-grisácea, y está cubierta de protuberancias o pelos cortos y cónicos, no ganchudos (Castroviejo *et al.*, 1986-2021). Esta especie aparece en las zonas más salinas de los saladares (Moreno *et al.* 2018a).

- *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit - Es un nanofanerófito de hasta 150 cm, erecto o postrado-radicante. Tiene ramas articuladas, con artejos ciatiformes que finalizan con un reborde membranoso hialino. Sus ramas fértiles son cilíndricas y crasas, que están en zonas terminales o axilares, y pueden estar solitarias o agrupadas en inflorescencia con forma de panícula. Las flores se disponen en cimas trifloras, semiocultas por el reborde del artejo inferior (la flor central es ligeramente mayor que las laterales, pero las tres están dispuestas casi a la misma altura). Su semilla es negra, brillante y de testa dura (Castroviejo *et al.*, 1986-2021). En los saladares se localiza en las mismas zonas que *S. fruticosa* (i.e., las zonas más salinas) (Moreno *et al.* 2018a).

- *Limonium cossonianum* Kuntze - Caméfito perenne glabra, normalmente pluricaule, de 3-30 cm de altura. Las hojas de la roseta son de tamaño variable, siendo el limbo elíptico a ovalado o casi redondo, algo coriáceo y con numerosos nervios laterales arqueados. Escapo erecto, cuya ramificación tiene lugar en la mitad superior. Presenta una inflorescencia en panícula (Tipo C) sin ramas estériles. Las espigas son densas y están dispuestas en glomérulos, y las espiguillas varían de cilíndricas a flabeliformes, con un número de flores de 1 a 7. La bráctea externa tiene forma triangular-ovada y con margen anchamente membranáceo, la bráctea media presenta forma oblonga-obovada y membranácea, y la bráctea interna es obovada y con margen estrechamente membranáceo. Los pétalos son cuneiformes y blancos (Castroviejo *et al.*, 1986-2021). En los saladares se localiza en zonas menos salinas que los géneros *Salicornia* y *Arthrocaulon* (Moreno *et al.*, 2018a).

- *Lygeum spartum* L. - Es una gramínea perenne con forma de mata de unos 70 cm de altura, que está formada por un conjunto de macollas (agrupaciones de tallos compactos, erectos y separados entre sí) de crecimiento radial. Presenta rizomas, así como varias raíces superficiales. Las hojas son filiformes y esclerófilas, de una longitud comprendida entre 30-100 cm y una anchura de 1-4 mm. Presenta un haz pubescente con nervaduras prominentes de una epidermis muy pilosa. Las hojas presentan una espiguilla terminal única cubierta de largos pelos sedosos con 2-3 flores, que están envueltas por una bráctea pajiza e hinchada (Castroviejo *et al.*, 1986-2021). Dentro de los saladares, se encuentra en las zonas con menor concentración salina (Moreno *et al.*, 2018a).

3.3. Muestreo en campo.

El muestreo de campo se realizó desde la primavera de 2023 hasta el otoño de 2023, abarcando la amplia ventana fenológica de las diferentes especies estudiadas. En cada saladar de estudio (ver 3.1. *Zona de estudio*), se localizaron las diferentes bandas de vegetación dominante y se seleccionaron diez individuos representativos al azar. De cada

uno de los individuos seleccionados se tomaron medidas de altura y extensión lateral, y se recolectaron 10 hojas (artejos, en el caso de *A. macrostachyum* y *S. fruticosa*) en bolsas de papel bien etiquetadas. Sin embargo, cabe destacar que no se encontraron el mismo número de bandas de vegetación dominante en cada saladar estudiado (Figura 2).

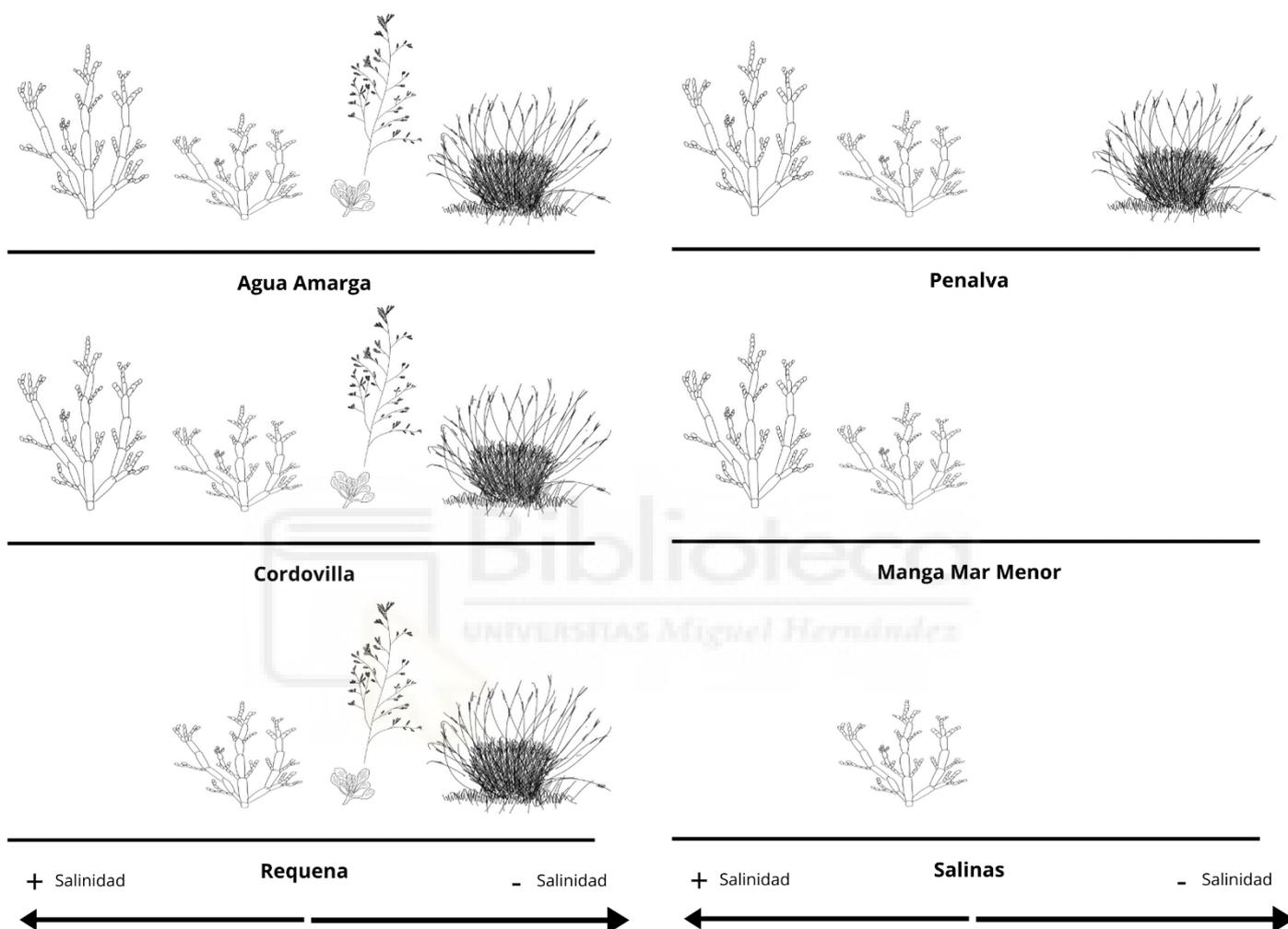


Figura 2. Bandas de vegetación observadas en cada saladar, siendo de izquierda a derecha las bandas de vegetación de *Salicornia fruticosa* (L.) L., *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit, *Limonium cossonianum* Kuntze y *Lygeum spartum* L.

3.3. Análisis de laboratorio.

En primer lugar, se pesó el peso fresco de las hojas y artejos en una balanza de precisión, para posteriormente calcular el peso seco. No obstante, previamente a calcular el peso seco se midió la superficie foliar tanto de las hojas como de los artejos. En el caso de los artejos de las especies de suculentas se midió la anchura y la longitud de sus lados para el cálculo de su área foliar. En el caso de las hojas de *L. cossonianum* y *L. spartum* se

escanearon diez hojas de cada individuo y se calculó el área foliar con el software ImageJ (Rasband, 1997-2018). Seguidamente se calculó el peso seco metiendo el material en una estufa a 110°C durante 24 horas. Se procesó un total de 170 muestras foliares.

A continuación, se machacó con un mortero el material foliar seco, con el objetivo de lograr pulverizar el material de forma homogénea. A continuación, se mezclaron 0,3 g de hoja/artejo pulverizado con 11ml de agua ultrapura, y se dejó macerar el material en el tubo de ensayo durante un par de días. En aquellas muestras donde no había 0,3 g de muestra se anotó el peso insertado en el tubo de ensayo para posteriormente realizar la corrección correspondiente.

Al cabo de unos días se centrifugó cada muestra durante 5 minutos a 6500 rpm y se recogió el sobrenadante. De cada sobrenadante se estimó la conductividad eléctrica (C.E.) y el pH de cada extracto de hoja utilizando un conductímetro (Crison© CM 35+) y un medidor de pH (Crison© 25), respectivamente. Por último, se midieron las concentraciones específicas de sodio (Na⁺), potasio (K⁺), calcio (Ca²⁺), magnesio (Mg²⁺) y azufre (S) [utilizando como indicador de sulfato (SO₄²⁻)] en los extractos de hoja obtenidos mediante el análisis de espectroscopía de emisión con plasma de acoplamiento inductivo (ICP-OES) (Perkin Elmer 7300DV) en los Servicios Técnicos de Investigación de la Universidad de Alicante. Las longitudes de onda utilizadas para estas medidas fueron: 589 nm para Na⁺, 766 nm para K⁺, 317 nm para Ca²⁺, 279 nm para Mg²⁺ y 182,0 nm para S. La concentración de cloruro (Cl⁻) en los extractos foliares se midieron por argentometría con nitrato de plata (AgNO₃) (Harris, 2003).

Finalmente, se calculó el contenido en materia seca foliar (LDMC) y el área foliar específica (SLA). El LDMC se calcula dividiendo el peso seco de la hoja/artejo (en mg) entre el peso húmedo de la hoja (en g). En el caso del SLA este se calcula dividiendo la media del área de uno de los lados de la hoja/artejo (en mm²) entre la media del peso seco de la hoja/artejo (en mg).

$$LDMC = \frac{\text{Dry leaf mass (mg)}}{\text{Water saturated fresh mass (g)}} \quad SLA = \frac{\text{One sided leaf surface area (mm}^2\text{)}}{\text{Dry leaf mass (mg)}}$$

El SLA es un rasgo funcional bastante utilizado ya que nos informa sobre la tasa de crecimiento relativo o la tasa fotosintética del individuo/especie. Valores bajos de SLA se relacionan con inversiones altas en defensas estructurales de las hojas, asociados normalmente a ambientes con baja disponibilidad de recursos, mientras que un SLA elevado se asocia con entornos ricos en recursos y con bajos niveles de estrés (Cornelissen *et al.*,

2003). El LDMC es otro rasgo funcional, correlacionado negativamente con el SLA, y este se relaciona con el tipo de crecimiento del individuo, su vida útil y la capacidad de retención de agua de las hojas. Valores elevados de LDMC se relacionan con hojas duras, por tanto, más resistentes a peligros físicos (e.g., herbivoría, viento, granizo) y de crecimiento más lento que aquellas especies que presenten valores de LDMC más bajos, que comúnmente se asocia a entornos más productivos (Pajares, 2022). Cabe destacar que el significado biológico de cada uno de los rasgos funcionales estudiados queda recogido en la Tabla 1.

Tabla 1. Significado biológico de los rasgos funcionales estudiados.

Medida realizada	Rasgo funcional
[Ca ²⁺] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de Ca ²⁺
[Mg ²⁺] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de Mg ²⁺
[K ⁺] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de K ⁺
[Na ⁺] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de Na ⁺
[Cl ⁻] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de Cl ⁻
[SO ₄ ²⁻] (mg / g planta seca)	Tolerancia de la especie a la concentración de S
CE (mS/cm)	Tolerancia de la especie a la conductividad eléctrica
pH	Tolerancia de la especie al pH
LDMC (peso seco mg / peso húmedo g)	Capacidad de retención de agua y resistencia a peligros físicos
SLA (área superfie foliar mm ² / peso seco mg)	Tasa crecimiento relativo y/o tasa fotosintética

3.4. Análisis estadístico.

Se calculó la media ponderada de la comunidad (CWM, abreviatura del inglés “community weighted mean”) y la varianza ponderada de la comunidad (CWV, abreviatura del inglés “community weighted variance”) de cada rasgo funcional estandarizado (Tabla 1) siendo las fórmulas de CWM y CWV las siguientes:

$$CWM_j = \sum_i^n p_i T_i$$

$$CWV_j = \sum_i^n p_i (T_i - CWM_j)^2$$

, donde p_i y T_i son la abundancia relativa y el valor de rasgo de la especie i en la comunidad j y n es el número total de especies en una comunidad con valores de rasgo disponibles.

Así pues, el CWM refleja el rasgo de la especie dominante, mientras que el CWV cuantifica la dispersión de los valores de rasgo (i.e., cuánto se extienden los valores de rasgo alrededor de su media) (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2021).

Posteriormente se procedió a realizar un análisis de componentes principales (PCA), que nos permite reducir la dimensionalidad de nuestro conjunto de datos para identificar patrones y relaciones entre las variables a lo largo de las diferentes bandas de vegetación. De esta manera podemos identificar los rasgos más importantes y los más influyentes a lo largo del gradiente de salinidad de los saladares mediterráneos. Los análisis estadísticos se han realizado en el software R v. 4.3.2 (R Core Team, 2023).

4. RESULTADOS

4.1. Dominancia funcional.

Según los rasgos funcionales analizados, el PCA explicó el 76,7% de la varianza de la dominancia funcional. El primer eje (PCA1) explicó el 47,5% de la varianza, mientras que el segundo eje (PCA2) explicó el 29,2% (Figura 3). En el PCA1 los rasgos funcionales que más influyeron fueron la tolerancia a la concentración salina, tolerancia al Na^+ y tolerancia al Cl^- (Tabla 2). Por otro lado, los rasgos funcionales más influyentes en el PCA2 fueron la tolerancia al Ca^{2+} , la tolerancia al Mg^{2+} y tolerancia al SO_4^{2-} (Tabla 2).

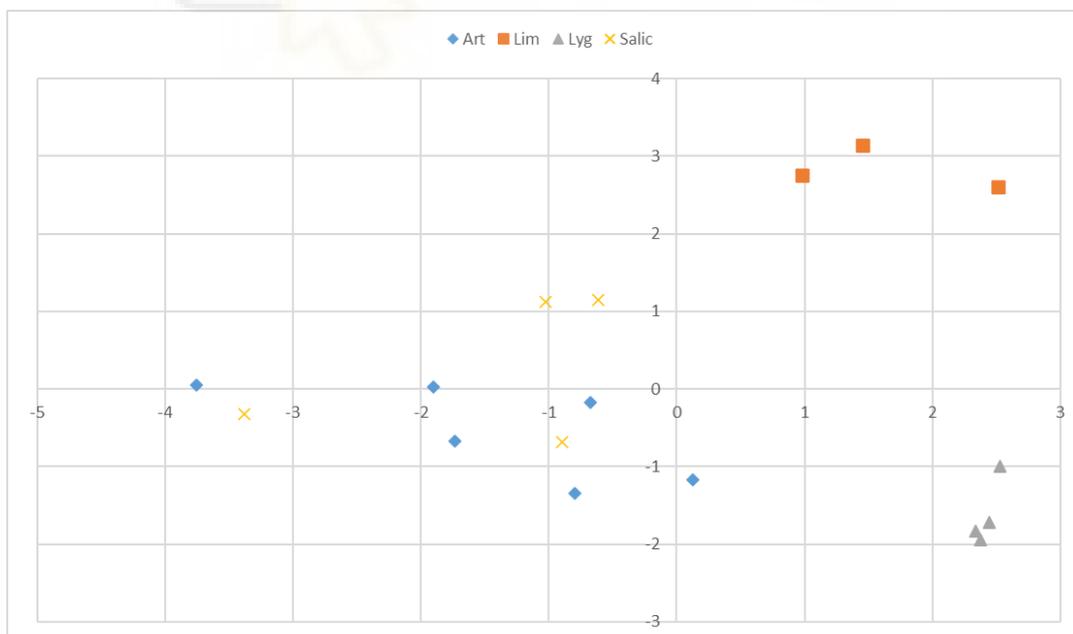


Figura 3. Resultados del Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en datos de dominancia funcional en ambientes salinos. Abreviaturas: Art, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Lim, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lyg, *Lygeum spartum* L.; Salic, *Salicornia fruticosa* (L.) L.

Tabla 2. Valores propios del Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en datos de dominancia funcional en ambientes salinos para el primer (PC1) y el segundo eje (PC2). Los rasgos significativos están marcados en negrita ($P < 0,05$). Abreviaturas: C.E., conductividad eléctrica; LDMC, contenido en materia seca foliar; SLA, área foliar específica.

	PC1	PC2
C.E.	-0,476	0,030
Ca ²⁺	0,229	0,488
Mg ²⁺	-0,111	0,538
K ⁺	0,100	-0,230
Na ⁺	-0,473	0,050
Cl ⁻	-0,465	0,095
SO ₄ ²⁻	0,081	0,564
LDMC	0,367	-0,186
SLA	0,338	0,225

Asimismo, las muestras caracterizadas por una alta concentración salina (i.e., elevada conductividad eléctrica), y una alta concentración de Na⁺ y Cl⁻ se relacionaron con las bandas de vegetación de *S. fruticosa* y *A. macrostachyum* (Figuras 4). Cabe destacar que el patrón contrario fue observado con las bandas de las especies de *L. cossonianum* y *L. spartum*, que estuvieron relacionadas con los valores menores de salinidad y sales acumuladas en hoja (Figuras 4). Del mismo modo, las muestras caracterizadas por una alta concentración de Ca²⁺, Mg²⁺ y SO₄²⁻ aparecieron en la banda de vegetación de *L. cossonianum* (Figura 5). Finalmente, las muestras caracterizadas por una mayor concentración de potasio estuvieron relacionadas con la banda de *L. spartum* (Figura 5).

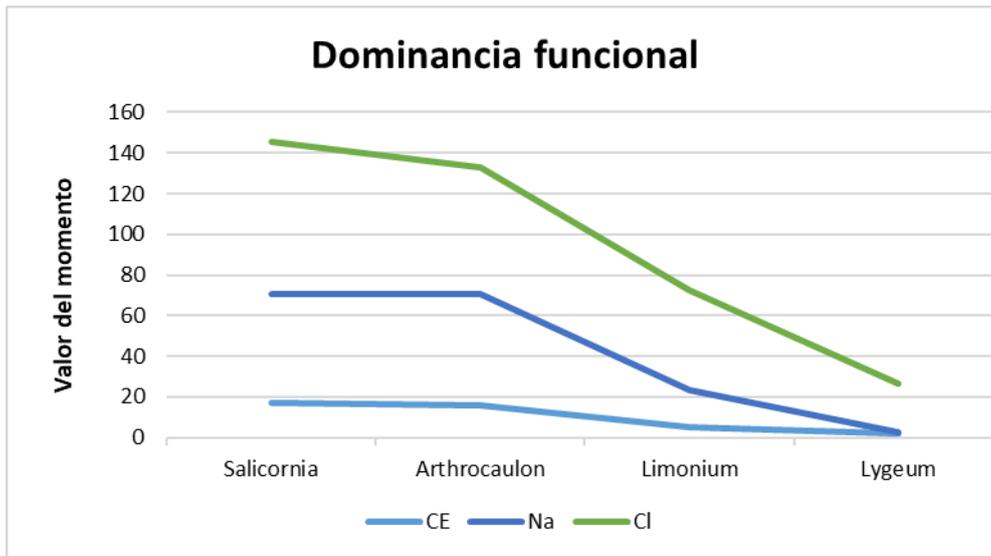


Figura 4. Media del valor de la conductividad eléctrica (CE) en mS/cm y de la concentración de los iones Na^+ y Cl^- en mg/g planta cuantificado en las hojas de cada especie, indicando la dominancia funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Morici.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.; CE, conductividad eléctrica.

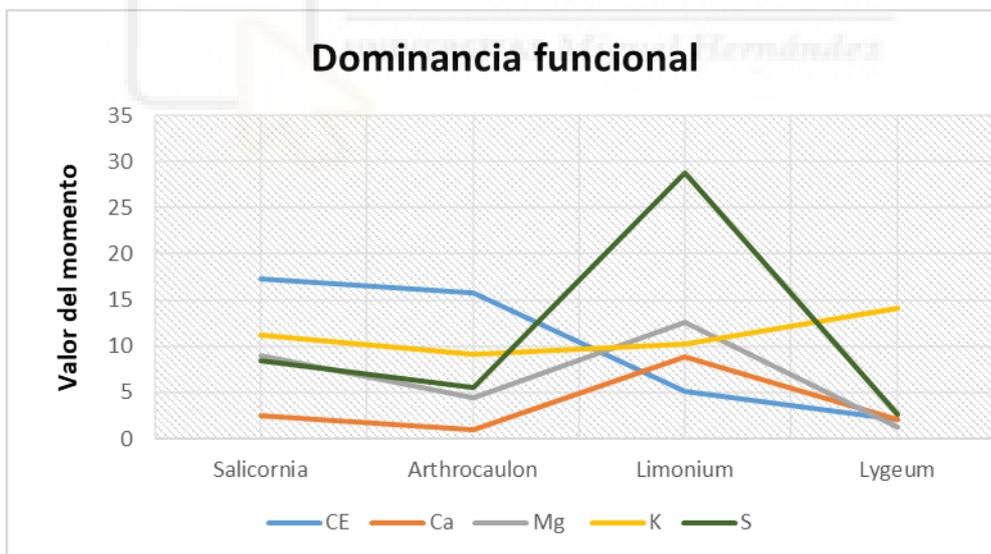


Figura 5. Media del valor de la conductividad eléctrica (CE) en mS/cm y de la concentración de los iones Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y SO_4^{2-} en mg/g planta cuantificado en las hojas/artejos de cada especie, indicando la dominancia funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Morici.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.; CE, conductividad eléctrica.

Además, las muestras que presentaron un mayor valor de área foliar específica se encontraron en la banda de vegetación del *L. cossonianum*, siendo las suculentas la que presentaron un valor más bajo (Figura 6). Asimismo, las muestras caracterizadas por un mayor contenido en materia seca foliar aparecieron en la banda de vegetación del *L. spartum* (Figura 7).

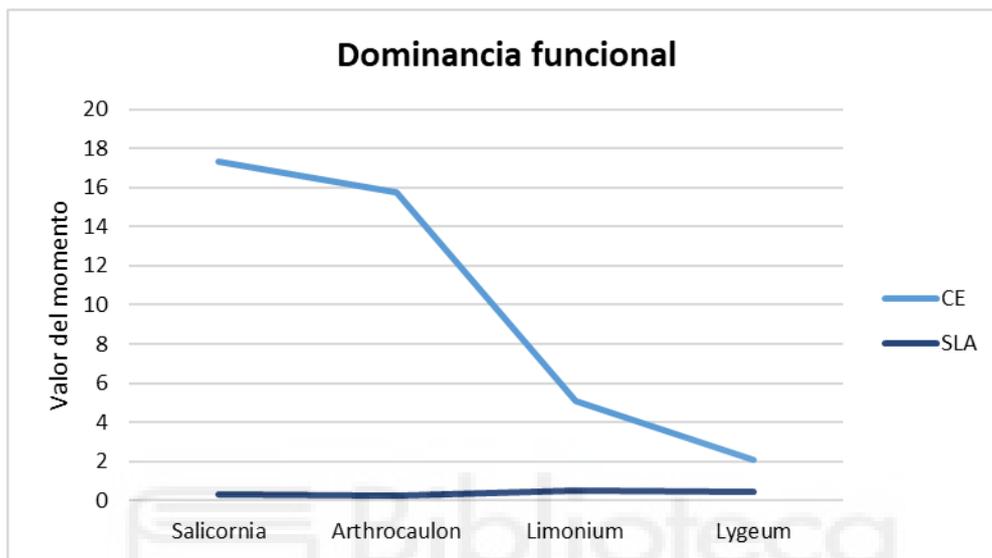


Figura 6. Media del valor de la conductividad eléctrica (CE) en mS/cm y del área foliar específica (SLA) en mm²/mg de masa seca cuantificado en las hojas/artejos de las diferentes especies, indicando la dominancia funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.

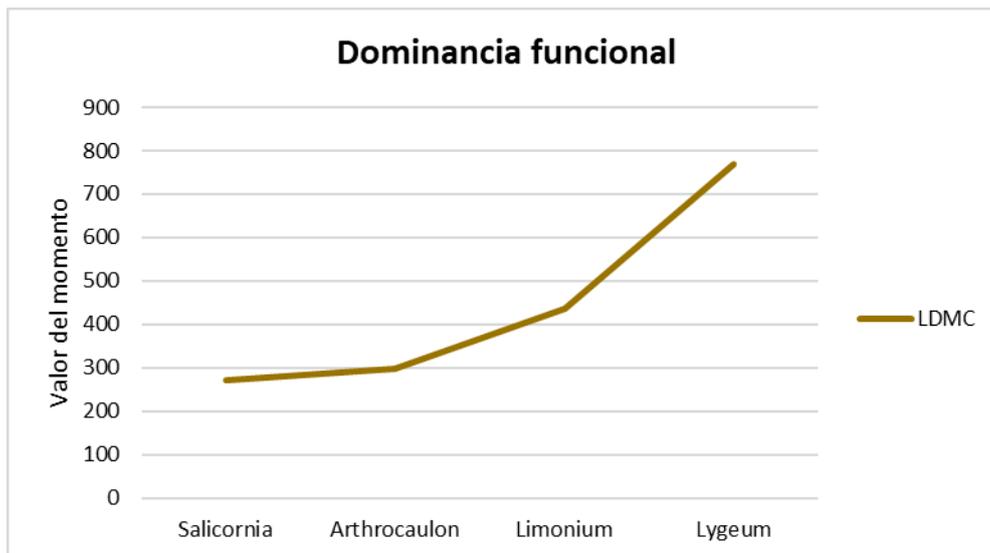


Figura 7. Media del valor del contenido en materia seca foliar (LDMC), indicando la dominancia funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Morici.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.

4.2. Dispersión funcional.

En cuanto a la dispersión funcional de los datos, el PCA explicó el 66,6% de la varianza de los rasgos analizados. El primer eje (PCA1) explicó el 46,2% de la varianza, mientras que el segundo eje (PCA2) explicó el 20,4% (Figura 8). En el PCA1 los rasgos funcionales que más influyeron fueron la tolerancia a la concentración salina, tolerancia al Na^+ , tolerancia al Cl^- , tolerancia al Mg^{2+} y tolerancia al K^+ . Además, los rasgos funcionales más significativos en el PCA2 fueron la tolerancia al Ca^{2+} y la tolerancia al SO_4^{2-} (Tabla 3).

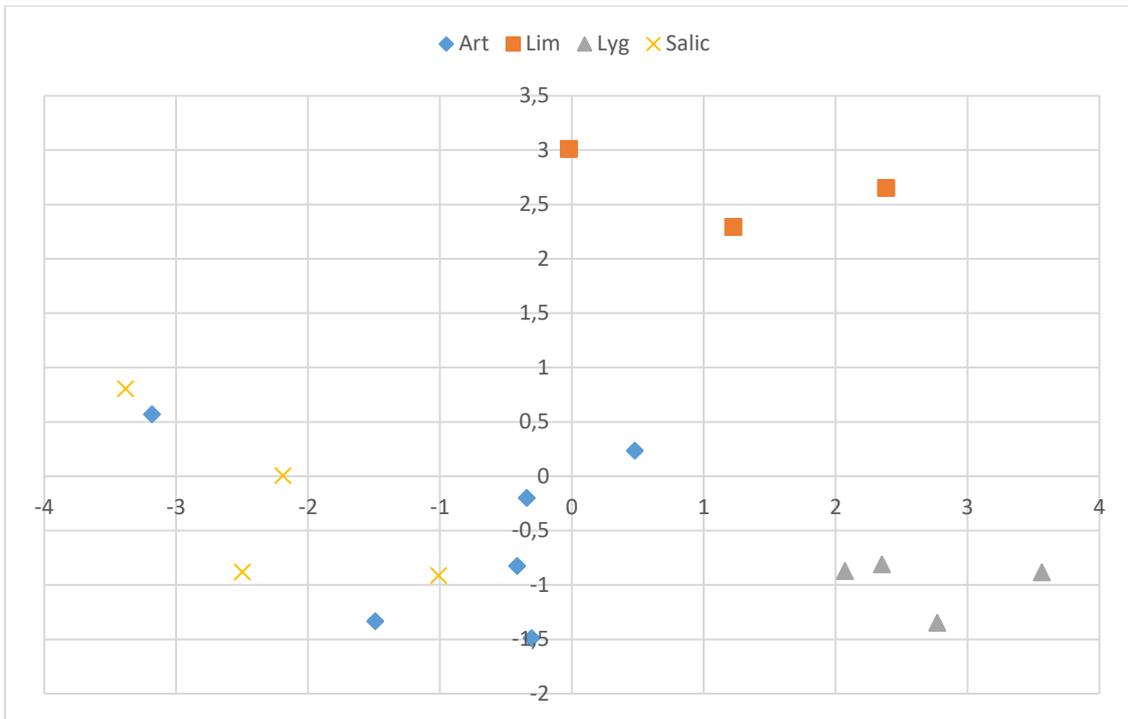


Figura 8. Resultados del Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en datos de dispersión funcional en ambientes salinos. Abreviaturas: Art, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Lim, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lyg, *Lygeum spartum* L.; Salic, *Salicornia fruticosa* (L.) L.

Tabla 3. Valores propios del Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en datos de dispersión funcional en ambientes salinos para el primer (PC1) y el segundo eje (PC2). Los rasgos significativos están marcados en negrita ($P < 0,05$). Abreviaturas: C.E., conductividad eléctrica; LDMC, contenido en materia seca foliar; SLA, área foliar específica.

	PC1	PC2
C.E.	-0,441	-0,110
pH	0,155	0,301
Ca	-0,010	0,659
Mg	-0,373	0,245
K	-0,355	-0,157
Na	-0,435	-0,094
Cl	-0,449	-0,058
S	-0,189	0,559
LDMC	0,015	-0,224
SLA	0,295	-0,036

Las muestras que presentaron alta varianza en el rango de valores de concentración salina y también una alta varianza en concentración de Na^+ y Cl^- se relacionaron con las bandas de vegetación de *S. fruticosa* y *A. macrostachyum* (Figura 9). Este patrón fue el opuesto al observado en las bandas de *L. cossonianum* y *L. spartum*, ya que presentaron valores de varianza más bajos en la acumulación de sal (Figura 9). También en la banda de *S. fruticosa* es donde se observó una mayor varianza en el rango de tolerancia a la concentración de Mg^{2+} . Igualmente, las muestras que representaron una alta varianza en la concentración de Ca^{2+} y SO_4^{2-} aparecieron en la banda de vegetación de *L. cossonianum* (Figura 10). En último término, las muestras representadas por una mayor varianza en la concentración de K^+ (valores en torno 3-5 mg/g) estuvieron relacionadas con la banda de *L. spartum* (Figura 10).

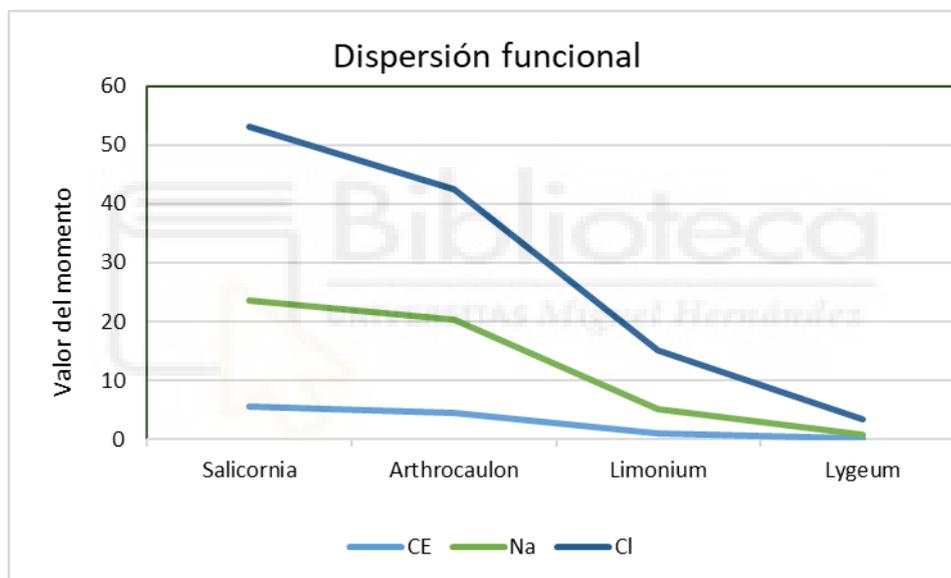


Figura 9. Media del valor de la varianza (dispersión) de la conductividad eléctrica (CE) en mS/cm y del área foliar específica (SLA) en mm²/mg de masa seca cuantificado en las hojas/artejos de las diferentes especies, indicando la dispersión funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Morici.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.; CE, conductividad eléctrica.

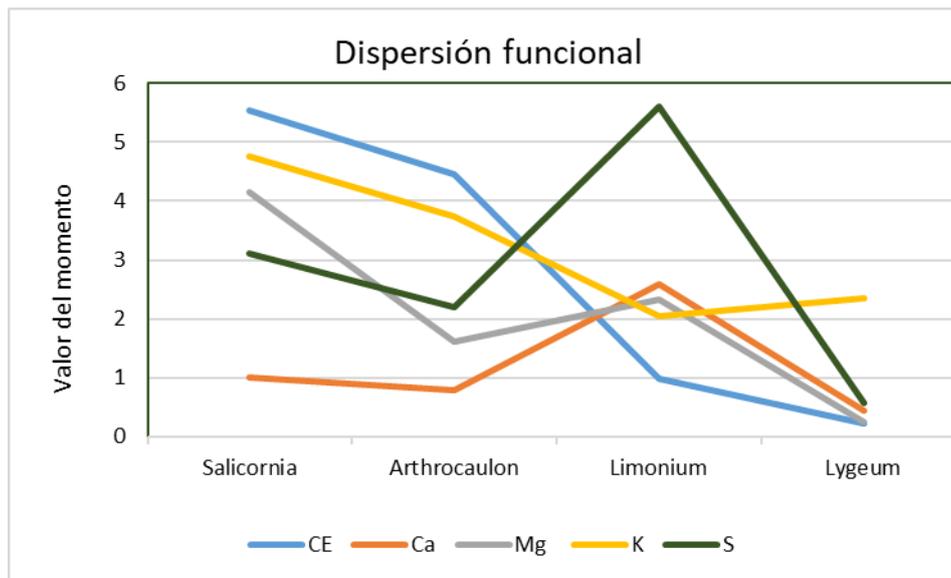


Figura 10. Media del valor de la dispersión (varianza) de la conductividad eléctrica (C.E.) en mS/cm y de la concentración de los iones Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y SO_4^{2-} en mg/g planta cuantificado en las hojas/artijos de cada especie, indicando la dispersión funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.; CE, conductividad eléctrica.

Finalmente, la banda de vegetación de *L. spartum* presentó una mayor dispersión de los valores del área foliar específica (aunque los valores son bastante pequeños) (Figura 11). Además, la banda de *L. cossonianum* presentó una menor dispersión en contenido en materia seca foliar (Figura 12), siendo la banda del *L. spartum* la que presentó mayor dispersión de valores (123 mg/g; aunque sin diferenciarse mucho de la dispersión de *S. fruticosa*, 102 mg/g).

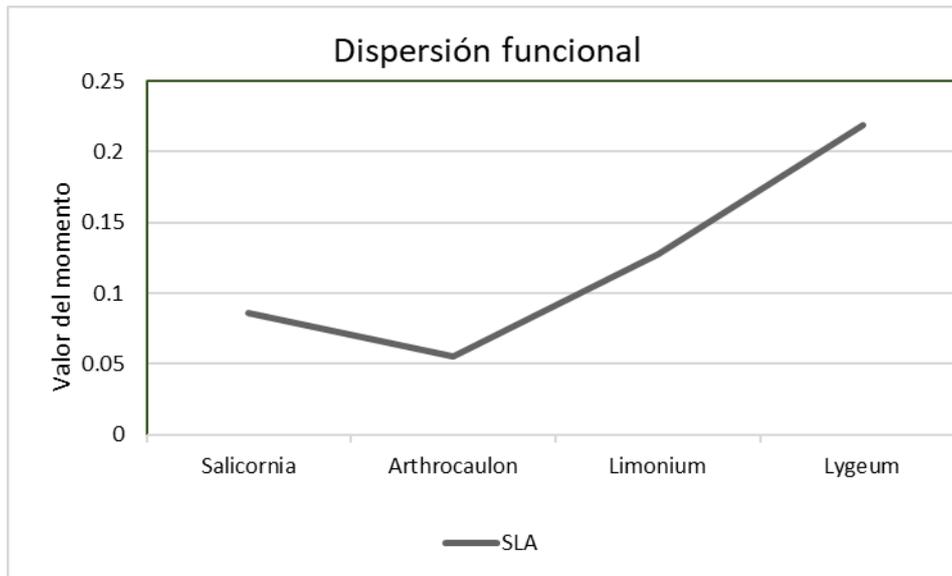


Figura 11. Media del valor del área foliar específica (SLA) en mm²/mg de masa seca cuantificado en las hojas/artejos de las diferentes especies, indicando la dispersión funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.

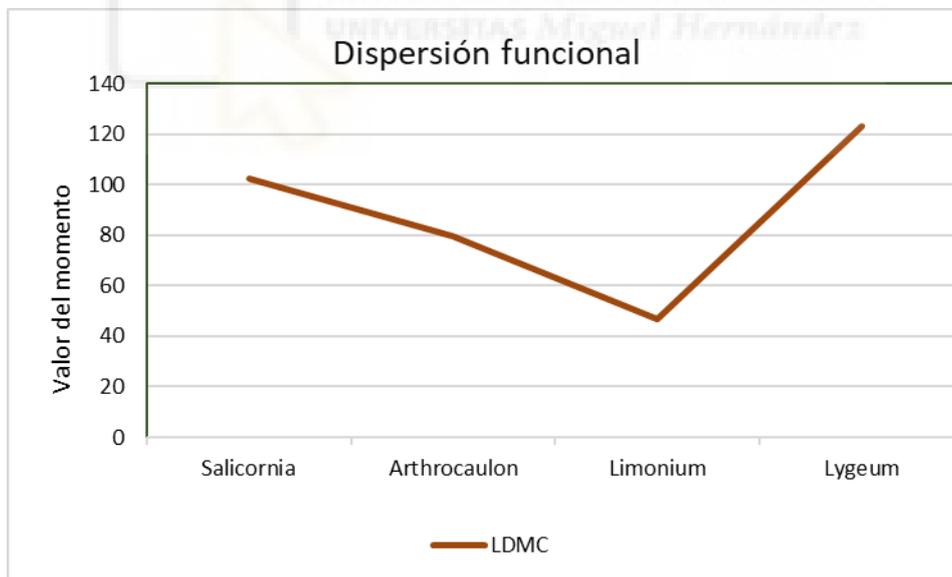


Figura 12. Media del valor del contenido en materia seca foliar (LDMC), indicando la dispersión funcional de cada banda de vegetación. Abreviaturas: Salicornia, *Salicornia fruticosa* (L.) L. Arthrocaulon, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit; Limonium, *Limonium cossonianum* Kuntze; Lygeum, *Lygeum spartum* L.

5. DISCUSIÓN

5.1. Dominancia funcional.

Según los resultados obtenidos, se observó que hay claras diferencias entre los rasgos funcionales analizados entre las diferentes bandas de vegetación dominantes, ya que cada banda presenta unas adaptaciones fisiológicas y morfológicas diferentes para poder desarrollarse y perdurar en los ambientes salinos. Además, los rasgos funcionales no se encontraron aislados, sino que se agruparon en síndromes específicos en cada banda. Este patrón se ha observado en estudios previos en ambientes salinos donde se ha trabajado con rasgos funcionales morfológicos (Moreno *et al.*, 2020). Según este estudio, los rasgos funcionales muestran una clara zonación a lo largo del gradiente de salinidad en los saladares mediterráneos, relacionada principalmente con la conductividad eléctrica y están reunidos en síndromes de rasgos. De este modo, las especies suculentas nanofanerófitas (*Salicornia fruticosa* y *Arthrocaulon macrostachyum*) crecieron en las zonas de mayor salinidad. La excretora de sal (*Limonium cossonianum*) aparece en las zonas intermedia de salinidad, mientras que la geófito con absorción selectiva (*Lygeum spartum*) se localiza principalmente en las zonas de menor salinidad (Moreno *et al.*, 2020).

Nuestros resultados de la conductividad eléctrica foliar en las distintas bandas de vegetación sigue un patrón similar al de la conductividad eléctrica obtenida por Moreno *et al.* (2018a), el cual analizó muestras edáficas a lo largo del gradiente de salinidad. Así pues, las bandas de las suculentas fueron las que más conductividad eléctrica presentaron, tanto en el suelo como en sus hojas (C.E. en suelo de *S. fruticosa* de 41,94 mS/cm, y C.E. en hoja de *S. fruticosa* de 17,30 mS/cm; C.E. en suelo de *A. macrostachyum* de 54,29 mS/cm, y C.E. en hoja de *A. macrostachyum* de 15,72 mS/cm). Por otro lado, la banda de *L. cossonianum* presenta los valores intermedios de conductividad eléctrica en su suelo y en sus hojas (C.E. en suelo de *L. cossonianum* de 24,78 mS/cm, y C.E. en hoja de *L. cossonianum* de 5,10 mS/cm). Finalmente, la banda de *L. spartum* fue la que menos conductividad eléctrica presentó tanto en el suelo como en sus hojas (C.E. en suelo de *L. spartum* de 18,73 mS/cm, y C.E. en hoja de *L. spartum* de 2,10 mS/cm).

De esta manera, las especies suculentas (*S. fruticosa* y *A. macrostachyum*) son las que mejor toleran suelos con alta carga salina. Esto se explica porque las plantas suculentas controlan la compartimentalización progresiva de la sal, de manera que una gran cantidad de Na⁺ y Cl⁻ son almacenados en las vacuolas (de ahí que sean las dos especies con mayor concentración en Na⁺ y Cl⁻; 70,79 mg/g de Na⁺ y 145,2 mg/g de Cl⁻ para *S. fruticosa* y 70,45 mg/g de Na⁺ y 133,2 mg/g de Cl⁻ para *A. macrostachyum*) (Flowers y Colmer, 2008). Esto es beneficioso porque es una estrategia para reducir y/o evitar los efectos tóxicos de estos

iones en el caso de que se encontraran en otros tejidos con funciones fisiológicas más importantes (Flowers *et al.* 2010,). Además, la succulencia también parece ser una táctica para reducir la transpiración en las hojas y aumentar el almacenamiento de K^+ en vacuolas (Flowers y Colmer, 2008). Por lo tanto, el síndrome de rasgos funcionales fitoquímicos más importantes para las halófitas suculentas de *S. fruticosa* y *A. macrostachyum* es una alta tolerancia a la conductividad eléctrica, debido principalmente a una alta tolerancia al Na^+ y al Cl^- .

En contraposición, la banda de vegetación del *L. cossonianum* presenta un síndrome de rasgos funcionales fitoquímicos diferentes, debido a que esta especie presenta otras adaptaciones para tolerar concentraciones salinas. Esta consiste en la excreción del exceso de sal a través de estructuras secretoras, como lo son las glándulas salinas (Flowers *et al.* 2010). Estas glándulas son fuertemente selectivas y pueden secretar cantidades relativamente grandes de sal a través de la superficie de las hojas, eliminando así Na^+ y Cl^- que son los dos iones más comunes en este tipo de suelos (5547 mg/l de Na^+ y 10220 mg/l de Cl^- , según Moreno *et al.*, 2018a). Por ello, se observa una reducción de la concentración de estos iones en sus hojas. Esta banda de vegetación presenta como síndrome de rasgos funcionales fitoquímicos una moderada tolerancia a la concentración foliar de los iones Ca^{2+} , Mg^{2+} y SO_4^{2-} (8,85 mg/g, 12,56 mg/g y 28,75 mg/g, respectivamente). Por último, la banda de vegetación del *L. spartum* presenta otro síndrome de rasgos funcionales fitoquímicos, al tratarse de un geófito rizomatoso con absorción selectiva de iones (Flowers y Colmer, 2008). Este síndrome se caracteriza por una baja concentración foliar de iones (i.e., 2,04 mg/g de Ca^{2+} , 1,22 mg/g de Mg^{2+} , 14,17 mg/g de K^+ , 2,51 mg/g de Na^+ y 26,66 mg/g de Cl^-) y un elevado contenido en materia seca foliar (i.e., 769,49) en comparación con las otras especies de estudio, puesto que se encuentra en la zona con menor salinidad y humedad edáfica (i.e., 18,73 mS/cm y 13,12 %, respectivamente; según Moreno *et al.*, 2018a).

5.2. Dispersión funcional.

Al igual que ocurre en la dominancia funcional en los ambientes salinos, se observó una agrupación de los rasgos funcionales fitoquímicos a lo largo de las distintas bandas de vegetación, afectando a la variabilidad de los diferentes rasgos funcionales estudiados. Así, los halófitos suculentos (*S. fruticosa* y *A. macrostachyum*) fueron los que presentaron una mayor dispersión en el rango de valores de conductividad eléctrica (i.e, 5,53 ms/cm y 4,45 mS/cm, respectivamente), y concentración de Na^+ y Cl^- en sus artejos (i.e., 23,47 mg/g de Na^+ en *S. fruticosa* y 20,32 mg/g de Na^+ en *A. macrostachyum*, y 53,05 mg/g de Cl^- en *S. fruticosa* y 42,39 mg/g de Cl^- en *A. macrostachyum*). Por ello, estas especies suculentas

serían las que mejor colonizarían los ambientes salinos extremos. Además, son las bandas de vegetación que más rango de valor de K^+ hemos encontrado en sus hojas (i.e, 4,75 mg/g en *S. fruticosa* y 3,73 mg/g en *A. macrostachyum*), destacando la banda de *S. fruticosa* con el mayor rango de Mg^{2+} en su concentración foliar (i.e, 4,14 mg/g). Estos resultados seguirían un patrón similar al encontrado en la dominancia funcional observada, estando determinado igualmente por la conductividad eléctrica edáfica (Moreno *et al.*, 2020).

Respecto a la banda de vegetación de *L. cossonianum*, su síndrome de rasgos funcionales se corresponde con la banda con mayor variación en el rango de valores en la concentración foliar de SO_4^{2-} (5,61 mg/g) y Ca^{2+} (2,60 mg/g). Sin embargo, estos valores no distan mucho del rango de valores de dispersión de las otras bandas de vegetación. También la banda del *Limonium* es la que menor rango de valores de dispersión de LDMC presenta (47,05). Finalmente, la banda de vegetación del *L. spartum*, en su conjunto de síndrome de rasgos funcionales se observó que es la banda de vegetación con menor dispersión en sus valores de rasgos fitoquímicos (i.e., el valor de la concentración foliar en los distintos iones analizados es muy similar en los diferentes individuos analizados). Es notable que esta especie, a pesar de encontrarse en un ambiente salino, presenta una conductividad eléctrica de sus hojas que no varía. Esto podría deberse a su alta capacidad de selección específica de iones que absorbe por la raíz, limitando así la entrada de Na^+ y Cl^- (Flowers y Colmer, 2008). Además, de entre las cuatro bandas de vegetación, es esta la que presenta un ligero aumento en la dispersión en sus valores de LDMC (123,22).

5.3. Reglas de ensamblaje y rasgos fitoquímicos.

Los saladares se caracterizan por una zonificación donde ciertas especies vegetales se distribuyen en bandas de vegetación a lo largo del saladar, originando así diferentes comunidades homogéneas (Álvarez-Rogel *et al.*, 2007; González-Alcaraz *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2018a). Esta distribución típica de saladares es poco común si lo comparamos con lo observable en otros tipos de ecosistemas donde las comunidades presentes son mucho más heterogéneas. Esto se explica debido al marcado gradiente de salinidad en el suelo, el cual actúa como precursor de esta zonación direccionando el filtrado ambiental (Moreno *et al.*, 2018a).

Según Moreno *et al.* (2020), la mayor diversidad funcional se observó en las zonas de menor salinidad, lo que supone un marcado recambio de los rasgos funcionales dominantes. Estos resultados indican que múltiples procesos de ensamblaje determinan la estructura vegetal de los saladares mediterráneos. No obstante, no dejan de ser los filtros ambientales abióticos los que determinan en gran medida los ensamblajes locales de especies y el

recambio de la diversidad funcional (Swenson y Enquist, 2009; de Bello *et al.*, 2012). De esta manera, las reglas de ensamblaje que determinan la estructura vegetal en los saladares se encuentran determinadas en gran medida por el gradiente de concentración salina que se encuentra a lo largo de las diferentes bandas de vegetación (Moreno *et al.*, 2020). De manera que en las zonas de mayor concentración salina dominan los rasgos fitoquímicos de tolerancia a la concentración salina, tolerancia al Na^+ y tolerancia al Cl^- . Asimismo, en las zonas de salinidad intermedia dominan los rasgos fitoquímicos de tolerancia al Ca^{2+} , tolerancia al Mg^{2+} , tolerancia al SO_4^{2-} y tasa crecimiento relativo/tasa fotosintética (debido al elevado valor relativo del área foliar específica). Finalmente, las zonas con la menor salinidad están dominada por los rasgos fitoquímicos de tolerancia al K^+ (por la alta concentración relativa de K^+), capacidad de retención de agua y resistencia a peligros físicos (por el alto valor relativo de contenido en materia seca foliar) y baja tolerancia a la concentración iónica.

En consecuencia, los resultados obtenidos apoyarían la teoría ecológica basada en rasgos de plantas (Lavorel y Garnier, 2002; Shipley *et al.*, 2016), reforzando la idea de que los rasgos funcionales son los principales responsables del ensamblaje de las comunidades vegetales en saladares a nivel local. Así, serían los factores abióticos (i.e., salinidad y concentraciones iónicas) los que actuarían como filtros ambientales, restringiendo el ensamblaje de las comunidades vegetales y seleccionando progresivamente las especies mejor adaptadas del conjunto regional. Estos patrones observados serían similares a los observados en la literatura científica actual (Díaz *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2013; entre otros).

6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA

Este Trabajo Final de Grado apoya que los saladares son unos ecosistemas con unas particularidades edáficas que modelan y direccionan el ensamblaje de las comunidades vegetales, siendo el gradiente de salinidad uno de los principales conductores que influye en su estructura funcional. Asimismo, es el propio gradiente de concentración salina el que va definiendo la zonación de las diferentes comunidades halófilas a partir de los diferentes rasgos funcionales morfológicos y fitoquímicos agrupados en síndromes. De este modo, a partir del conjunto de especies regional vinculado al medio salino, se observaría un filtrado ambiental condicionado por las condiciones abióticas (i.e., conductividad eléctrica y concentraciones de los distintos iones). En consecuencia, según los rasgos funcionales característicos de cada especie, se definiría el ensamblaje local.

En este marco, se han observado una dominancia de rasgos fitoquímicos diferentes en cada banda de vegetación. En las zonas con mayor salinidad dominaron los rasgos

fitoquímicos de tolerancia a la concentración salina, tolerancia al Na^+ y tolerancia al Cl^- . Seguidamente, en las zonas con una salinidad intermedia se observó una dominancia de los rasgos fitoquímicos de tolerancia al Ca^{2+} , tolerancia al Mg^{2+} , tolerancia al SO_4^{2-} y tasa de crecimiento relativo/tasa fotosintética (debido al elevado valor relativo del área foliar específica). Finalmente, las zonas menos salinas estuvieron dominadas por los rasgos fitoquímicos de tolerancia al K^+ (por la alta concentración relativa de K^+), capacidad de retención de agua y resistencia a peligros físicos (por el alto valor relativo de contenido en materia seca foliar) y baja tolerancia a la concentración iónica. En cuanto a la dispersión funcional, se observaron patrones similares a los descritos anteriormente en la dominancia funcional. Sin embargo, se detectaron diferencias remarcables, las cuales fueron: (i) en las zonas de mayor salinidad hubo una mayor dispersión en la tolerancia al K^+ y al Mg^{2+} (al Mg^{2+} solo en la banda de *S. fruticosa*); (ii) la banda del *L. cossonianum* (salinidad intermedia) dejó de presentar la dominancia en tasa de crecimiento relativo/tasa fotosintética en su dispersión; y (iii) la banda del *L. spartum* (baja salinidad) presentó la mayor dispersión funcional en crecimiento relativo/tasa fotosintética y retención de agua.

Para concluir, remarcar que es necesario realizar más estudios donde se incluyan diferentes rasgos funcionales adicionales (e.g., taninos, fenoles, profundidad de la raíz, número de raíces secundarias, entre otros), abarcando un mayor número de especies y de localidades, para así obtener una visión holística y más completa de la estructura funcional de los saladares mediterráneos. Además, es fundamental implementar estrategias de gestión y conservación que protejan la integridad de los saladares, asegurando que se mantengan los procesos naturales que sostienen su estructura funcional. Para ello, sería recomendable incluir una regulación del uso de tierra circundante, la restauración de áreas degradadas y la monitorización continua del estado del ecosistema, promoviendo así la resiliencia y el adecuado estado de los saladares para poder hacer frente a las presiones ambientales actuales y futuras. Asimismo, podría ser bastante interesante la integración de los datos obtenidos en este trabajo para conocer cuáles de los rasgos funcionales estudiados actuarían como impulsores para la multifuncionalidad de los ambientes salinos, contribuyendo a una mejor comprensión sobre los saladares y sus servicios ecosistémicos.

7. BIBLIOGRAFÍA

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S. y Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192-1201.

- Alcaraz, F., Sánchez-Gómez, P., De La Torre, A., Ríos, S. y Álvarez-Rogel, J. (1991). *Datos sobre la vegetación de Murcia (España). Guía geobotánica de la Excursión de las XI Jornadas de Fitosociología*. PPU-DM, Lérida.
- Alonso, M.A. y de la Torre, A. (1999). Precisiones nomenclaturales sobre asociaciones iberolevantineas de *Limonietalia* y *Salsola-Peganetalia*. *Lazaroa*, (20), 117-118.
- Alonso, M.A. y de la Torre, A. (2002). Las comunidades de *Sarcocornia fruticosa* (L.) A. J. Scott en la provincia Murciano-Almeriense. *Acta Botanica Malacitana* 27, 288-294.
- Álvarez-Rogel, J. (1997). *Relaciones suelo-planta en saladares del sureste de España*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia, España.
- Álvarez-Rogel, J., Jiménez-Cárceles, F. J., Roca, M. J. y Ortiz, R. (2007). Changes in soils and vegetation in a Mediterranean coastal salt marsh impacted by human activities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(3-4), 510-526.
- Álvarez-Rogel, J., Ariza, F. A. y Silla, R. O. (2000). Soil salinity and moisture gradients and plant zonation in Mediterranean salt marshes of Southeast Spain. *Wetlands*, 20(2), 357-372.
- Antúnez, I., Rematosa, E. C. y Villar, R. (2001). Relative growth rate in phylo-genetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, 128, 172-180.
- Batanouny, K. H., Hassan, A. H. y Fahmy, G. M. (1992). Eco-physiological Studies on Halophytes in Arid and Semi-arid Zones. II. Eco-physiology of *Limonium delicatulum* (Gir.) Ktze. *Flora*, 186(1-2), 105-116.
- Castroviejo, S. (coord. gen.) (1986-2021). *Flora ibérica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Chapman, V. J. (1974). *Salt Marshes and Salt Desert of The world* (2ª ed.). Lehre, Stuttgart.
- Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. y Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Dainese, M., Lepš, J. y de Bello, F. (2015). Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(1), 44-53.

de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F. y Thuiller, W. (2013). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36(3), 393-402.

de Bello, F., Price, J. N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Lepš, J., Zobel, K. y Pärtel, M. (2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93(10), 2263-2273.

Diaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.

Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. y Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), 295-304.

Erben, M. (1993). *Limonium* Mill. En: Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz Garmendia, F., Navarro, C., Paiva, J. y Soriano, C., (Eds.). *Flora ibérica*, vol. 3, pp. 2-143. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.

Flowers, T. J., y Colmer, T. D. (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New phytologist*, 179, 945-963.

Flowers, T. J., Galal, H. K. y Bromham, L. (2010). Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology*, 37(7), 604-612.

Garnier, E. (1992). Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of ecology*, 80, 665-675.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. y Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P.,

Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J., Thébault, A., Vile, D. y Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*, 99(5), 967-985.

González-Alcaraz, M. N., Jiménez-Cárceles, F. J., Álvarez, Y. y Álvarez-Rogel, J. (2014). Gradients of soil salinity and moisture, and plant distribution, in a Mediterranean semiarid saline watershed: a model of soil-plant relationships for contributing to the management. *Catena*, 115, 150-158.

Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of vegetation science*, 17(2), 255-260.

Harris, D. C. (2003). *Quantitative chemical analysis* (6th Ed.). San Francisco, W.H. Freeman. pp. 142-143.

IUSS Working Group WRB (2015). Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Actualización 2015. *Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos*. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. FAO, Roma.

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.

Kobe, R. K., Lepczyk, C. A. y Lyer, M. (2005). Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86(10), 2780-2792.

Lavorel, S. y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.

Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Saiz, H., Maestre, F. T., Ruiz, S., Dacal, M. y García-Palacios, P. (2021). Functional rarity and evenness are key facets of biodiversity to boost multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(7), e2019355118.

Mason, N. W., de Bello, F., Doležal, J. y Lepš, J. (2011). Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99(3), 788-796.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.

- Moreno, J., Alonso, M. Á. y Juan, A. (2020). Functional diversity turnover in the western Mediterranean saltmarshes: Effects of edaphic features and biotic processes on the plant functional structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 235, 106572.
- Moreno, J., Terrones, A., Alonso, M. Á., Juan, A. y Crespo, M. B. (2016). *Limonium tobarrense* (Plumbaginaceae), a new species from the southeastern Iberian Peninsula. *Phytotaxa*, 257(1), 61-70.
- Moreno, J., Terrones, A., Juan, A. y Alonso, M. Á. (2018a). Halophytic plant community patterns in Mediterranean saltmarshes: shedding light on the connection between abiotic factors and the distribution of halophytes. *Plant and Soil*, 430, 185-204.
- Moreno, J., Terrones, A., Alonso, M. A., Juan, A., y Crespo, M. B. (2018b). Taxonomic revision of the *Limonium latebracteatum* group (Plumbaginaceae), with the description of a new species. *Phytotaxa*, 333(1), 41-57.
- Pajares Pérez, J. (2022). Predicción de rasgos funcionales foliares de *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* con espectroscopía Vis-NIR. Universidad de Alcalá.
- Pavoine, S. y Bonsall, M. B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86(4), 792-812.
- Peinado, M., Alcaraz, F., y Martínez-Parras, J. M. (1992). Vegetation of southeastern Spain.
- Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S. y Gaston, K. J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977-985.
- Poorter, H. y Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553-559.
- R Core Team (2023) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.net/ij/>, 1997-2018.
- Rivas-Martínez, S. (2007). Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. Memoria del mapa de vegetación potencial de España, Parte I. *Itinera geobotanica*, 17, 5-436.
- Rivas-Martínez, S., Alcaraz, F., Belmonte, D., Cantó, P. y Sánchez-Mata, D. (1984). Contribución al conocimiento de la vegetación de los saladares del sudeste de la Península Ibérica. *Documents Phytosociologiques*, 8, 335-342.

- Shipley, B. (2010). Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos*, 119(4), 604-609.
- Shipley, B., de Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C. y Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923-931.
- Swenson, N. G. y Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Thompson, K., Petchey, O. L., Askew, A. P., Dunnett, N. P., Beckerman, A. P. y Willis, A. J. (2010). Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community. *Journal of Ecology*, 98(2), 480-487.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. y Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*, 20(6), 1512-1522.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Wilson, J. B. y Stubbs, W. J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, 100(1), 210-221.