

ESTUDIO DE LA DISTRIBUCION DE
LAS PLANTAS HALOFILAS Y SU
RELACION CON LOS FACTORES
AMBIENTALES EN LA MARISMA DE
MUNDAKA-URDAIBAI.
IMPLICACIONES EN LA GESTION DEL
MEDIO NATURAL

Iñaki Benito Iza
Miren Onaindia Olalde

RESUMEN

Se ha estudiado la ecología de las plantas y comunidades halófilas de la marisma de Mundaka-Urdaibai. El análisis de los perfiles ecológicos de las especies con respecto a los factores ambientales, así como la información mutua especie-factor, permiten detectar las especies indicadoras y distinguir a éstas según su amplitud ecológica. Mediante análisis factoriales se establecen siete grupos ecológicos que caracterizan diferentes zonas de la secuencia topográfica de la marisma. Desde el nivel medio de las pleamares muertas hasta las pleamares astronómicas, los siete grupos definidos están dominados por *Zostera noltii*, *Spartina maritima*, *Salicornia ramosissima*, *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, *Scirpus maritimus* y *Hymus pycnanthus*, respectivamente. El gradiente topográfico está asociado a un cambio progresivo en las condiciones edáficas, con un incremento patente de la materia orgánica, mientras que la salinidad sufre variaciones menos predecibles. En parte, la organización espacial y composición de las comunidades vegetales, principalmente en la marisma alta, es reflejo de la alternancia histórica entre la ocupación agrícola, el abandono de terrenos y recolonización de halófitos.

Indudablemente, el conocimiento de la ecología de las especies y las comunidades vegetales, su estructura y dinámica espacio-temporal, es esencial para establecer unas pautas de gestión fundamentales para preservar tan preciado ecosistema.

SUMMARY

The ecology of halophytic plant communities at the Mundaka-Urdaibai estuary was studied. The analysis of both ecological profiles of species with respect to environmental factors and the species-factor mutual information, allowed us to detect main indicator species and their ecological amplitude. On the other hand, by means of multifactorial analysis, seven ecological groups were described along the main topographic gradient in the salt marsh. Between mean high water neap tides and highest astronomical tides, the groups are dominated by the following species: *Zostera noltii*, *Spartina maritima*, *Salicornia ramosissima*, *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, *Scirpus maritimus* and *Elymus pycnanthus*, respectively. The topographic gradient is associated to a progressive change in the edaphic conditions, i.e. a clear increase in organic matter content while salinity values reveal a more unpredictable pattern of change. To a large extent, plant pattern and composition of communities is, mainly at the high marsh, linked to alternating processes of agriculture settlement, abandon and recolonization of halophytes.

Undoubtedly in order to establish a management planning for such an interesting ecosystem, it is essential to know the ecological requirements of halophytic plants and communities, their structure and spatio-temporal dynamics.

Los autores desean expresar su agradecimiento a Eusko Ikaskuntza Sociedad de Estudios Vascos por la concesión de la Beca Agustín Zumalabe en la convocatoria de 1989, lo que ha permitido la realización de este trabajo.

RESUMEN

Se ha estudiado la ecología de las plantas halófilas de la marisma de Mundaka-Gernika. A partir de los inventarios fitoecológicos realizados se han analizado en primer lugar, la relación de la presencia de las especies con los factores abióticos mediante el estudio de los perfiles ecológicos. En este sentido, mediante el análisis de la entropía o información de las especies y los factores, así como la información mutua especie-factor, es posible detectar las especies que se comportan como indicadoras de un determinado intervalo de valores de cada uno de los factores considerados. Es posible de esta manera reconocer la amplitud ecológica de las especies.

Las especies anuales, como *Salicornia ramosissima* o *Suaeda maritima*, u otras perennes como *Puccinellia maritima* son indicadoras de suelos poco desarrollados en la marisma baja, con un pH elevado, escasa materia orgánica y humedad, salinidad moderada y alto clareo, mientras que otras como *Juncus maritimus*, *Elymus pycnanthus*, *Festuca rubra*, indican suelos más maduros de la marisma alta, preferentemente en la cola del estuario, con una alta carga orgánica y retención de humedad, con pH bajo y poco salinos. Mediante el análisis del bari-centro y del análisis factorial se precisan las preferencias ecológicas de las especies.

El análisis factorial de correspondencias junto con el análisis de clasificación jerárquica de los inventarios florísticos establece la existencia de siete grupos de vegetación diferenciados fisonómicamente por la dominancia de las especies características. Estos grupos específicos caracterizan las diferentes zonas de la secuencia topográfica de la marisma que se desarrolla desde el nivel medio de las pleamares hasta el nivel de las pleamares astronómicas. De la misma manera estas comunidades son indicadoras de los elementos fisiográficos reconocibles en el estuario. Se deduce que la secuencia de estos grupos está ligada al desarrollo edafogenético a medida que se incrementa la independencia mareal. Las variables más ligadas a este "grado de edafogénesis", y que mejor determinan la presencia/ausencia de las especies son la materia orgánica y el pH, siendo la salinidad aparentemente menos relevante al explicar tal distribución.

Los grupos ecológicos descritos, son, a lo largo del gradiente de independencia mareal, en primer lugar, el grupo de *Zostera noltii*, en los lechos arenoso-limosos inundados diariamente; por encima de éste, inundado casi diariamente, está el grupo casi monoespecífico de *Spartina maritima*. Posteriormente se encuentra el grupo de anuales caracterizado por *Salicornia ramosissima*, y progresivamente, tierra adentro, afectados únicamente por las mareas vivas, aparecen el grupo de *Halimione portulacoides*, el juncal de *Juncus maritimus*, el de *Scirpus maritimus*, y finalmente los herbazales de *Elymus pycnanthus*.

Del examen de la secuencia de fotogramas aéreos se deduce que la artificialidad de la marisma es patente. La recolonización de los antiguos terrenos de cultivos en la marisma se produce con gran rapidez, estableciéndose formaciones poco diversas de *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, *Elymus pycnanthus* y de carrizal dependiendo de la posición en la marisma, la salinidad y los patrones de drenaje. En el caso de los juncales, herbazales de *Elymus* y carrizales, la mano del hombre ha dejado unas señales notorias.

Se considera, finalmente, que como ecosistema intervenido secularmente, el componente vegetal de la marisma, como base de sustrato de otras poblaciones y comunidades faunísticas que enriquecen el ecosistema, precisa de una gestión que equilibre los intereses ecológicos y agronómicos de la zona.

1. INTRODUCCION Y OBJETIVOS

La cuenca de Urdaibai fue declarada zona protegida en 1984 por el comité 'Man and Biosphere' de la UNESCO, recibiendo el nombre de Reserva de la Biosfera de Urdaibai; recientemente ha sido aprobada la Ley de Protección y Ordenación de la Reserva de la Biosfera de Urdaibai (Ley 5/1989, de 6 de julio), por lo que junto con el Parque Natural de Urkiola (Decreto 275/1989 de 29 de diciembre) son los únicos espacios protegidos en la actualidad en la Comunidad Autónoma Vasca. El estuario de Mundaka (también llamado de Gernika o Urdaibai, éste último como denominación más antigua) constituye por sí solo una de las unidades más interesantes desde el punto de vista naturalístico no solo del litoral sino de todo el territorio vasco, por lo que este entorno ha sido el objetivo de una serie de trabajos, de diferente índole (ordenación del territorio, oceanografía, ornitofauna, producción primaria acuática, etc).

La descripción de las comunidades vegetales de las marismas de Vizcaya ha sido realizada desde el punto de vista fitosociológico. Guinea (1949) en su libro sobre el Paisaje Vegetal de Vizcaya se extendía sobre estas comunidades de gran interés por su especial ecología y escasa representación en la Costa Vasca. Posteriormente Navarro (1980) hace una caracterización de las comunidades fitosociológicas de Busturialdea, entre las que destaca la representación de la vegetación halófila en la marisma de Mundaka. Recientemente Onaindia & Navarro (1986) han hecho una revisión de las comunidades de fanerógamas presentes en las marismas de la costa vizcaína, llegando a describir una serie de asociaciones fitosociológicas caracterizadas por la presencia de taxones diferenciales. Tales asociaciones presentaban una seriación topográfica en relación con el nivel de influencia mareal, y fueron definidas de la siguiente manera:

- Comunidad sublitoral:

Zosteretum marinae

- Comunidades comprendidas entre la bajamar y la pleamar:

Zosteretum noltii

Salicornietum dolichostachiae

Salicornietum europaeum

Spartinetum maritimae

Puccinellio maritimi - *Arthrocnemetum perennis*

- Comunidades situadas por encima de la pleamar:

Puccinellio maritimi - *Arthrocnemetum fruticosi*

Bostrichio - *Halimionetum portulacoidis*

Plantagini - *Limonietum*

Limonio (serotini) - *Juncetum maritimi*

Estos trabajos suponen una buena aproximación a la ecología de las plantas halófilas al poner de manifiesto la relación entre la composición florística de las comunidades con el factor abiótico que mejor sintetiza el gradiente ambiental al que están sujetas, la inundación mar-real dependiente de la altura.

Por otro lado estas descripciones a una escala grande pueden dejar oscurecidos otros factores transcendentales a la hora de explicar la distribución de las especies ya que en numerosas ocasiones el modelo de distribución en gradientes altitudinales no se cumple al modificarse factores edáficos cuya importancia puede ser muy grande en la explicación de esta zonación, sin cuyo conocimiento se llega en ocasiones a explicaciones excesivamente simplificadas de la realidad subyacente. Esto es muy evidente en los lugares donde cambios microtopográficos, hidrológicos o edafológicos de escasa magnitud suponen un fuerte cambio en la composición biótica de las comunidades. El estudio de la distribución de la flora halófila requiere, en este sentido, un análisis más detallado que ponga de manifiesto caracteres no perceptibles en un nivel de aproximación global, con la posibilidad de relacionar la presencia de una especie con un determinado estado de la variable abiótica considerada (Adams, 1963; Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Othman, 1980; Long & Mason, 1983).

El objetivo de este trabajo es, por lo tanto, caracterizar las comunidades de plantas halófilas presentes en la marisma de Mundaka, tratando de relacionar la presencia de las especies con una serie de factores abióticos capaces de determinar su composición y distribución. De esta manera, es posible reconocer aquellas comunidades que representan los diferentes subambientes del medio salino y que, habida cuenta de intensidad de usos humanos de la zona en cuestión, tendrán una mayor o menor susceptibilidad de ser modificadas, dependiendo del tipo de actuación que sobre ellas se haga. Tal información es de interés ante la necesidad de hacer una gestión o control adecuado de las actividades cuando lo que se pretende es mantener en el mejor estado posible el patrimonio natural.

El análisis de la vegetación se ha abordado desde dos puntos de vista. En primer lugar, desde un punto de vista autoecológico, se estudia el comportamiento de una especie con respecto a las variables medidas. Se ha recurrido para ello a los perfiles ecológicos y al concepto de la información mutua especie - factor para la detección de los factores ambientales activos y las especies indicadoras. En segundo lugar, el estudio de las comunidades, o aproximación sinecológica, se ha planteado mediante el empleo de las técnicas multifactoriales habituales: análisis de clasificación (cluster) y análisis factorial de correspondencias que permiten detectar grupos florísticos a un nivel de significación estadístico e interpretar la variación florística en función de los gradientes principales subyacentes (análisis de gradientes indirectos). En cada uno de los apartados correspondientes se desarrollarán las definiciones pertinentes y la metodología específica.

Finalmente, para reconocer los impactos derivados de las actividades humanas en las diferentes unidades fisiográficas y de vegetación de la marisma se ha procedido al análisis

de la secuencia de fotogramas aéreos de diferentes años, que permiten detectar procesos de degradación, reconociendo las zonas con una mayor dinámica de usos de aquellas que por sus condicionantes ambientales han permanecido en un estado más natural y menos alterado en el ambiente marismeano.

2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Fisiografía

La región de Gernika comprende aproximadamente unos 300 Km². Su eje central, situado a 1º longitud E se extiende a unos 6 Km limitando al N con el mar Cantábrico y al S con las formaciones montañosas de Oiz y Bizkargi (G.Tejedor, 1970). El área objeto de estudio puede verse en la figura 1.

Dentro de esta región la ría de Mundaka-Gernika se sitúa sobre una apertura diapírica de dirección N-S constituyendo la cuenca baja de los ríos Berrakondo, Golako y Oka (Meaza & Ugarte, 1988).

Tomando la propia ría como eje descriptivo podemos distinguir en las alineaciones montañosas del Guerniquesado las siguientes partes:

a) Margen oriental de la ría. Sigue la dirección del eje anticlinal que comienza en las inmediaciones de Nabarniz, con el llunzarmendi (718 m) que es la cumbre más elevada de toda esta alineación de la derecha de la ría. Más hacia el noroeste se sitúan las cumbres de Bustarrigán (558 m) y San Miguel de Ereñozar que delimitan una zona kárstica. Al margen de esta zona kárstica se encuentran las cumbres de Armendia (384 m) y Aguinaga (412 m), y forma su vértice norte el pico de San Pedro de Artxarre (312 m). Al noroeste de este macizo destaca el monte Ogoño (306 m).

b) Margen occidental de la ría. Comienza en el pequeño macizo de Mazagas al noroeste de Rigoitia, cuya cumbre máxima tiene 404 m. En él están incluidos los afloramientos eruptivos de Luno, Rigoitia y Mechicas. Más hacia el noroeste se extiende el mayor macizo montañoso de este margen cuya cumbre máxima es el Sollube (673 m.). Las estribaciones del Sollube forman interesantes relieves de menor altitud entre las que destacan el Truende (419 m.), más próximo a Bermeo y el Burgoa (447 m) que constituye el arranque orográfico que se interna en el Cantábrico por el Cabo Matxitxako. Los montes que cierran el fondo del vaso del Guerniquesado pertenecen a la alineación del Oiz (1.026 m) con los montes adyacentes, el Goroño (607 m) hacia el este y el Arburu (552 m) y Bizkargui (563 m) hacia el oeste.

El centro del valle, lo que debió de ser un entrante hacia tierra del mar, está totalmente ocupada por las playas y marismas que llenan la antigua superficie de la ría, destacando hacia afuera y frente a Portuondo la gran flecha de arena o playa de Laida, que cierra casi el acceso del mar a esta ría. Dominan en ella islotes rocosos bien destacados, en el litoral de Pedernales, la isla de Txatxarramendi, y más hacia dentro y bastante centrado y rodeado de arenales como el islote de San Andrés, ambos accidentes escarpados y rocosos y el último, en parte debido a un afloramiento de rocas ofíticas (Hernandez Pacheco & Asensio Amor, 1966).

2.2. Geología

Para elaborar este apartado nos hemos basado en las obras de Hernandez Pacheco & Asensio Amor (1966) y Gomez Tejedor (1970).



Foto 1. Una visión de la marisma desde San Miguel de Ereñozar. En primer plano Arteaga. A la derecha al fondo, la salida de la ría donde dominan los llanos intermareales inundados diariamente donde se encuentra *Spartina maritima*. En el centro, el desarrollo principal de la marisma alta caracterizada por los juncales de *Juncus maritimus* y los herbazales de *Elymys pycnanthus*, en contacto con las áreas cultivadas y hacia el fondo, a la derecha, el dominio de los carrizales hasta la entrada de Gernika.

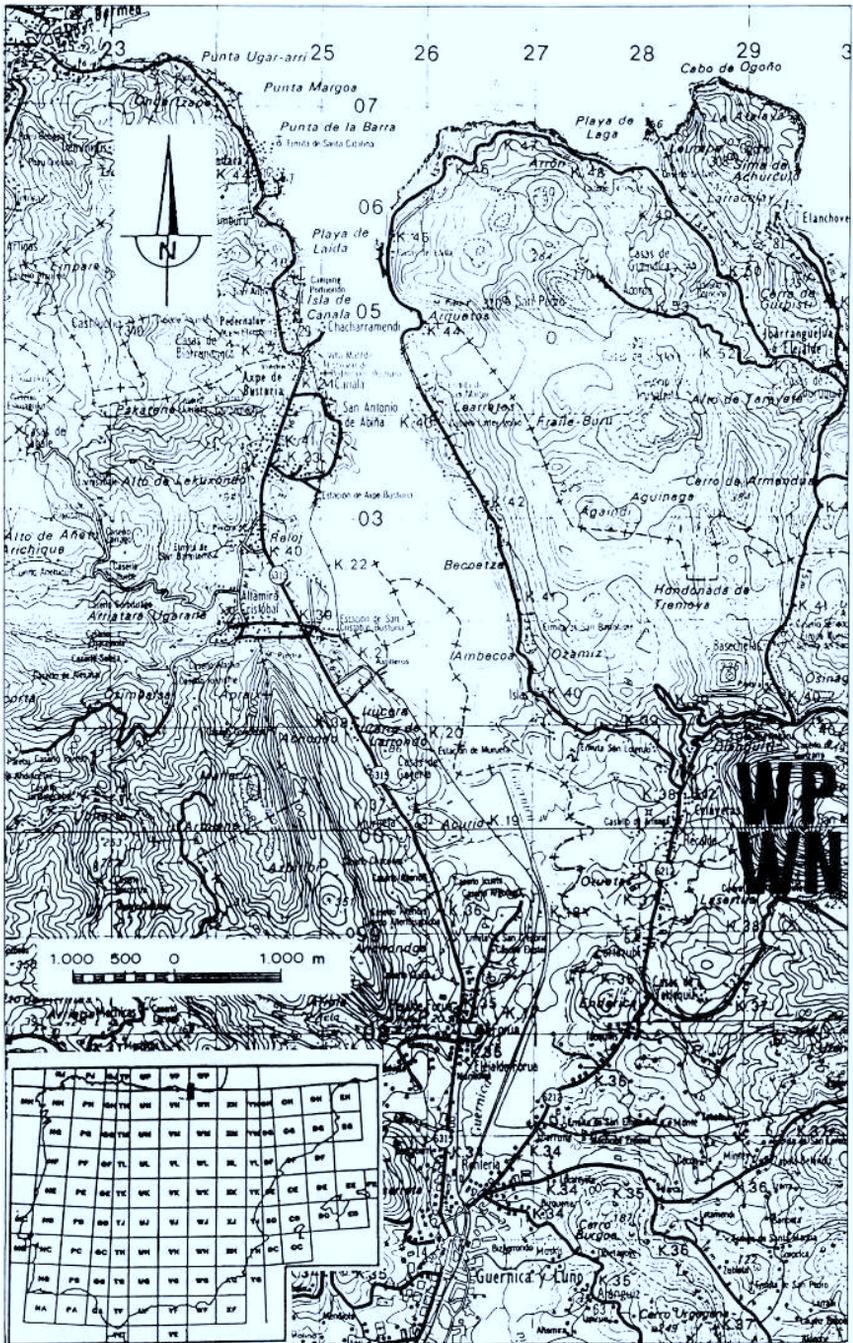


Figura 1. Area de estudio.

Las alineaciones montañosas que contornean la ría de Gernika se han formado por un fenómeno de inversión de relieve, es decir, con cambio en la estructura geológica de la región de una forma teóricamente convexa a otra cóncava o en vallonada. El primitivo río se va encajando en la grieta producida en la cumbre de la bóveda anticlinal al erosionar las areniscas del terciario. Esta se va ampliando y conformando la topografía actual esquematizada en la figura 2. En el fondo de esa fosa erosiva se han ido acumulando los sedimentos que rellenan la ría.

La ría queda enclavada en una zona constituida por formaciones del Secundario, estando representadas, si bien como gran variedad litológica, el Triásico, el Jurásico y el Cretáceo. Los materiales del Triásico superior alcanzan gran desarrollo en los márgenes de la ría, dando origen a zonas extensas en la izquierda entre Murueta y Gernika, terreno que queda cubierto frecuentemente por depósitos recientes y aluviones cuaternarios. Las zonas de la margen derecha formadas por Trias son también extensas, ocupando amplios espacios hacia Kortezubi y Arteaga, extendiéndose hacia parajes situados más al sur del dominio de la ría. En ambas orillas este Triásico superior alcanza las mismas márgenes de la ría, lo que es importante en relación con el proceso de relleno de la misma.

El conjunto de los sedimentos jurásicos aparece en ambas márgenes de la ría, y especialmente en las occidentales, hacia Forua y Murueta. En la margen oriental, el Triásico se pone en contacto con el Cretáceo inferior calizo frente a la Isla Bekoa.

El Cretáceo queda fundamentalmente representado por las calizas infracretáceas y por los materiales del Urgo-Aptiense. Las masas del Cretáceo superior alcanzan rara vez la ría.

El Infracretáceo está constituido por un conjunto de calizas compactas que comprenden el Urgoniano, que forman la zona axial del gran anticlinal que se arrumba de NW a SE dando origen a relieves destacados como los de San Pedro de Atxerre y San Miguel de Ereñozar. El Supracretáceo alcanza al occidente de la ría, en la zona de Pedernales hasta Portuondo, siendo difícil de delimitar del Infracretáceo.

Son también frecuentes en las zonas que rodean a la ría, así como alcanzando los márgenes, los asomos de materiales eruptivos ofíticos.

2.3. Hidrología

El área total de la cuenca hidrográfica se estima en 142 Km², el ancho medio de 4,8 Km y la pendiente media de 7,4 m/Km (Adán de Yarza, 1892). La corriente fluvial que forma el eje hidrográfico de la cuenca guerniquesa se ha conocido, desde antiguo, con diversos nombres tales como Oka, Mundaka, Kanala o Urdaibai. Adán de Yarza denomina río Oka a todo el tramo que va desde su nacimiento a la Villa Foral, y ría de Gernika o Mundaka al tramo en que se deja sentir la influencia de las mareas, desde Rentería hasta su desembocadura.

El río Oka nace en las estribaciones occidentales del monte Goroño y se va formando por minúsculas corrientes de agua procedentes de las laderas del Oiz y del Bizkargi que convergen en la localidad de Ibarri. El primer tramo, hasta Zugaztieta, tiene algo más de 6 Km, con una pendiente media de 17 m/Km, y recibe varios tributarios. A partir de Zugaztieta se forman una serie de escalones hasta el comienzo de la planicie del aluvión en Astelarra, antes de Muxika, este tramo tiene 3,5 Km y una pendiente de 22,8 m/Km, recibiendo varios afluentes. Hasta Gernika, con una longitud de 4 Km y pendiente de 2 m/Km, el Oka recibe a su vez importantes tributarios.

Además del río Oka, principal tributario de la ría de Gernika, se pueden destacar otros ríos que contribuyen a la morfología fluvial del guerniquesado. En la margen izquierda, apare-

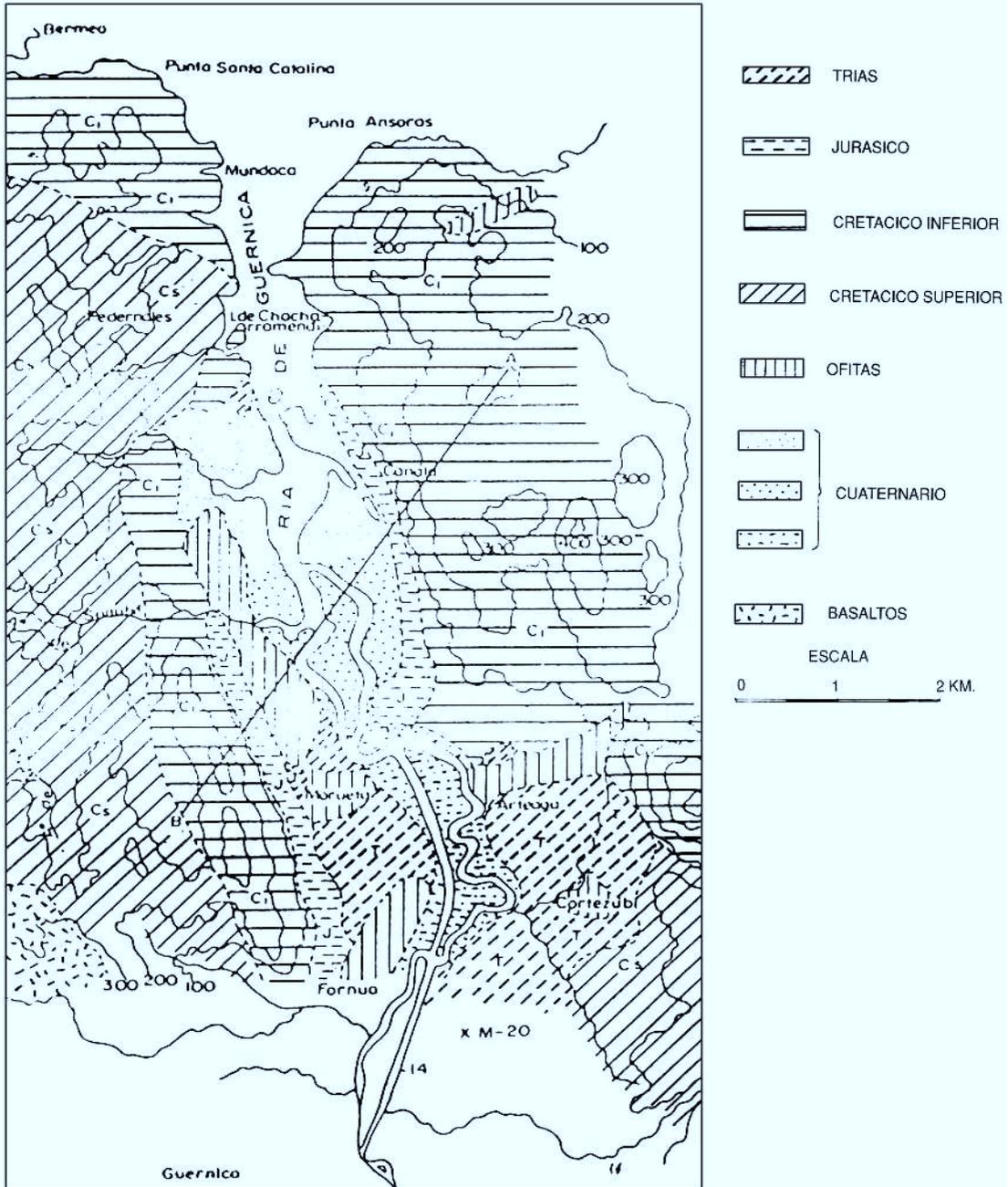


Figura 2. Formaciones geológicas en el ámbito de la ría de Mundaka (tomado de Hernández Pacheco & Asensio, 1966).

ce el río Baldatika (Forua), el río Busturia o Sollube entre Forua y Busturia. A la altura de Ape-Busturia desemboca el arroyo Errekaetxe, En la margen derecha, a la salida de Gernika, desemboca el río Golako.

La ría de Mundaka se inicia a la altura de Gernika, quedando su zona de entrada en Mundaka, entre el saliente de Santa Catalina y el de Punta Ansores (Hernandez Pacheco & Asensio Amor, 1966) desarrollándose con anchuras muy variables, cuya dimensión mínima es de 350 m a la altura de Sukarrieta y la máxima de 2,5 Km a la altura de Kortezubi (Meaza & Ugarte, 1988). La profundidad media del cauce es de 3,5 m. Puede decirse que la ría comienza en la Villa Rural de Gernika, hasta donde se hace sentir la influencia de la marea, siendo su pendiente desde aquí a la barra de Mundaka de 0,201 m/Km Su longitud es, medida según sus sinuosidades, de 16,360 m, mientras que en línea recta mide solo 10,650 m.

Teniendo en cuenta la naturaleza de los sedimentos se puede dividir en tres tramos las márgenes del lecho de la ría:

- 1) Desde Gernika hasta Murueta: las mareas se dejan sentir poco y predominan los sedimentos de origen continental, formados por limos y algunos cantos rodados.
- 2) Desde Murueta hasta Kanala-Busturia: en los terrenos del centro subsiste una masa limo-arenosa, de playas sucias, mientras que a los costados se instala una marisma que en algunas zonas se ha consolidado en campos de cultivo.
- 3) Desde Busturia al mar: es donde se deja sentir plenamente la influencia marítima y eólica, presentando grandes playas de arena limpia, que en bajamar quedan al descubierto.

Se trata de un estuario "macromareal" de onda de marea "estandard" (Gobierno Vasco, 1986). En este sentido la pleamar parece producirse al mismo tiempo en todos los puntos, sin embargo el punto de bajamar se va desplazando: este desplazamiento de las bajamares se debe esencialmente al efecto de embudo que se produce en la zona ancha de la ría. Al comenzar la bajamar, esa zona entera se ha inundado, y por tanto una enorme cantidad de agua se ha quedado retenida, llevando mucho tiempo vaciarla hacia el canal. Cuando en la costa ha comenzado a subir la marea, todavía queda en la zona ancha del "embudo" agua retenida que desciende pero con un flujo disminuido de manera notable. En las zonas más próximas al mar se puede hablar globalmente de que las velocidades de reflujos son mayores que las de flujo o de entrada de agua marina; esta cuestión es lógica teniendo en cuenta que al bajar la marea sale además del agua de entrada, la del río que ha sido retenida en esta zona del estuario.

La distribución de la salinidad está condicionada fundamentalmente por la amplitud de la marea y el caudal del río, aspectos que determinan la distribución y concentración de los nutrientes, actuando la marea como un agente de dilución y dispersión y el río como principal agente de aporte. En los períodos de lluvias se ocasiona un notable descenso de la salinidad del estuario, así como un incremento de los nutrientes por descarga del río.

2.4. Clima

En general el País Vasco no forma una región climática homogénea, localizándose dentro de la franja de transición de los climas oceánico y mediterráneo.

El clima litoral cantábrico fué definido por Martonne (citado en Navarro, 1980) como de tipo bretón, que es la variante oceánica de los climas templados. El territorio vizcaíno presenta un clima templado oceánico sin estación seca y con el máximo de lluvias época de otoño - invierno, que siguiendo la clasificación universal de Köppen, se denomina clima templado húmedo sin estación seca. Por su parte, la zona oriental de Vizcaya se caracteriza por abun-

dantes precipitaciones y nubosidad así como por la escasa amplitud térmica, con veranos suaves e inviernos con heladas muy escasas.

Como expresión gráfica del clima de cualquier territorio resultan muy útiles los diagramas climáticos basados en la pluviosidad y la temperatura. Para cubrir las necesidades bioclimáticas y biogeográficas pueden emplearse con éxito los ombroclimogramas sugeridos por Gaussen y universalizados más tarde por Walter & Lieth (Rivas Martínez, 1987). En estos diagramas se representan en una gráfica cartesiana los valores correspondientes a la temperatura y la pluviosidad media mensual, ajustándose dichos valores a una misma escala en la que $P = 2T$. Así, los períodos de aridez quedarían señalados cuando $P < 2T$, situándose la curva de precipitación por debajo de la temperatura.

En la figura 3 se presenta el diagrama ombrotérmico de la estación de Bermeo ($43^{\circ} 25' N$, $2^{\circ} 43' W$, altura: 15 m.s.m.) (Navarro, 1980) en el que se expresan los valores medios mensuales de temperatura y precipitación. Según Ruiz Urrestarazu (1982) las aguas vascas presentan una anomalía térmica positiva muy marcada. Las aguas costeras quedan estancadas y se recalientan en verano y principios de otoño; ésto hace que haya un acentuación en el aumento de la temperatura y disminución de la pluviosidad hacia la costa, que puede conducir a períodos de cierta sequía estival, sobre todo en la parte occidental de Vizcaya. En la figura 4 no se aprecia, sin embargo, un período de aridez, ya que la curva de precipitación queda por debajo de la de temperatura.

En la tabla 1 (datos tomados de Navarro, 1980) se resumen las características climáticas de la estación de Bermeo. El balance hídrico es positivo en todos los meses excepto en Ju-

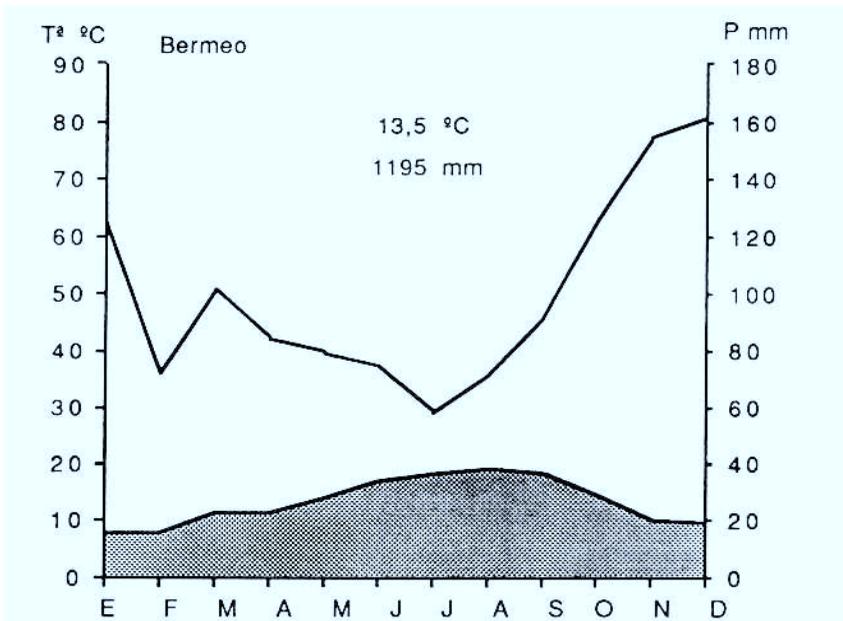


Figura 3. Diagrama climático de la estación meteorológica de Bermeo. El área punteada señala la temperatura media mensual, y la línea la precipitación. En la parte superior, la T.^a media y lprecipitación total.

nio, Julio y Agosto. En función de los resultados expresados en la tabla 2, el clima de Bermeo se puede definir como húmedo, mesotérmico con falta moderada de agua en verano (Navarro, 1980).

2.5. Vegetación

La cuenca de la ría de Mundaka está enclavada corológicamente dentro de la región Eurosiberiana, provincia Atlántica y sector Cántabro - Euskaldún, por lo que le corresponden una serie de vegetaciones clímax y etapas seriales además de otras comunidades condicionadas por su edafología (Navarro, 1980). Teniendo en cuenta las altitudes entre las que está situada la cuenca, no le corresponde a esta zona más que el piso de vegetación colino, comenzando el piso montano a partir de los 600 m.sm. aproximadamente, es decir, hacia las laderas del Monte Oiz, al Sur de la zona estudiada.

Dentro de este piso colino o basal la vegetación potencial está constituida por un bosque mixto del *Polysticho - Fraxinetum* que se sitúa sobre los suelos profundos de tipo tierra parda; tal formación suele llevar asociada una orla de espinar de *Rubus ulmifolii - Tametum*. La etapa de sustitución suele ser un brezal perteneciente a la asociación *Daboecio - Ulicetum gallii*.

Especial mención merecen los encinares cántabros de la asociación *Lauro - Quercetum ilicis*, formaciones permanentes relictas de períodos más térmicos que en la actualidad que se asientan sobre sustratos de tipo "terra fusca" sobre los macizos kársticos que circunscriben la zona de estudio, particularmente representado desde la cumbre de San Miguel de Ereñozar hasta San Pedro de Atxerre en la margen derecha de la ría, estando algo menos representados en la izquierda. Precisamente el bosque mixto se asienta a menudo en el seno de este encinar, cuando el suelo raquítico acumula restos orgánicos mejorándose la retención de agua, tal como se produce en las frecuentes dolinas o fosas de hundimiento kárstico del macizo del Ereñozar muy bien apreciadas en las fotos aéreas.

Quando el suelo se hace algo profundo la orla del encinar está constituida por piornales de *Ulici europaei - Cytisetum commutati* y más frecuentemente *Corno - Smilacetum asperae*. La etapa de sustitución es un brezal correspondiente a *Daboecio - Ulicetum gallii subsp. gennetosum occidentale*.

Los pastizales pertenecen a la asociación *Lino - Cynosuretum*, que al aumentar la hidromorfía cambian hacia comunidades del *Senecio - Juncetum acutiflorii*. En el caso de que el suelo se haga más seco, como puede suceder en pendientes fuertes o suelos calizos poco desarrollados se presentan comunidades de *Seseli cantabricum - Brachypodietum pinnatii*

En las riberas mejor conservadas la vegetación corresponde a los bosques de galería de la asociación *Hiperico androsaemi - Alnetum*. Los arroyos y ríos de fluir lento con cierta eutrofia por aportes orgánicos alóctonos se presentan las comunidades de *Lemnetum gibbae* flotando en el agua, siendo frecuentes en las orillas los carrizales de *Scirpo - Phragmitetum*, como ocurre en la cola de la ría únicamente inundada por las mareas más vivas a la salida de Gernika.

Además de estas comunidades mencionadas se encuentran en la zona otras comunidades azonales dependientes de las características edáficas; así, en el ámbito de la ría se encuentran las comunidades halófilas situadas zonalmente dependiendo del grado de inundación, como se comentará más adelante. En las playa de Laga, próxima a la marisma, se desarrollan comunidades psamófilas de *Agropyron junceiformis* en la base de las pequeñas dunas, en contacto con la asociación *Othanto - Ammophiletum arundinaceae* en las crestas dunares.

Las marismas de las Costa Atlántica Europea comprenden, según un orden de independencia mareal, comunidades del sublitoral, dominadas por especies de *Zostera*, del eulitoral, caracterizadas por las especies del género *Spartina*, y del supralitoral, donde se da la mayor diversidad específica, con la presencia de comunidades de *Puccinellia maritima*, *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, etc, entrando en contacto con zonas de halófitas facultativas e incluso glicofitas, donde la salinidad está muy disminuída (Westhoff & Schouten, 1979)

A nivel mundial las marismas se distribuyen desde la línea de los trópicos hacia los polos, más allá del Círculo Polar en el Norte, siendo reemplazadas por los manglares en lugares más cálidos, donde las temperaturas de los meses más fríos y más cálidos exceden los 10°C y 15,5.°C respectivamente, lo que se da principalmente entre los trópicos (Long & Mason, 1983).

De acuerdo con las características del medio, se pueden distinguir hasta seis tipos de marismas diferentes (Long & Mason, 1983). Un requisito que cumplen todas es la existencia de una protección contra la acción total de las olas, por otro lado estos tipos no son mutuamente exclusivos sino que muchas marismas son formas intermedias entre los tipos que se mencionan a continuación, Estos son: marismas lagunares ('lagoonal marshes', donde los spits arenosos encierran agua mareal con una pequeña unión con el mar y escasa energía mareal), llanos de playa ('beach plains', escasamente protegidos de la acción mareal, siendo formas intermedias entre dunas embrionarias y marismas), marismas en barreras de islas ('barrier island marshes', formadas a sotavento de la acción mareal predominante, lo que permite la sedimentación de partículas), marismas estuáricas ('estuarine marshes', es el tipo más abundante, se constituye en franjas que bordean la desembocadura de los ríos más o menos protegidos, se diferencian de las anteriores por las intensas corrientes mareales y la salinidad muy fluctuante de las aguas de inundación), marismas semi-naturales ('semi-natural marshes', marismas que han sido significativa y deliberadamente modificadas por el hombre, pero todavía mantienen algunos elementos de la comunidad original) y marismas artificiales ('artificial marshes', creadas por el hombre en general por cierre de una zona mareal).

La marisma de Mundaka podríamos enmarcarla dentro de lo que se han considerado "marismas estuáricas", teniendo en cuenta las características de este estuario en cuanto a su régimen de inundación mareal (aproximadamente 4,5 m) y la configuración de las comunidades a los márgenes del canal principal de salida al mar. Sin embargo, atendiendo al grado de intervención histórica (que llegó en su momento a colonizar la práctica totalidad de la zona supralitoral, excepto la eulitoral dominada por *Spartina maritima*) y a la composición actual de las comunidades halófilas, esta marisma tiene un alto porcentaje de artificialidad, pudiendo considerarse en parte como una marisma semi-natural.

3.1.1. AMPLITUD MAREAL

La secuenciación general de los organismos en las zonas litorales aparece a menudo en forma de bandas que se corresponden con las diferentes alturas de la marea.

Para una costa concreta, la posición de un punto con respecto a la marea puede estar definida por las alturas de la marea alta y baja con referencia a un punto. En el caso de la marisma de Mundaka no existen puntos de referencia, así que los parámetros mareales se toman con referencia al puerto patrón más cercano, en este caso Bilbao, y con los factores de corrección necesarios.

El límite inferior de las marismas suele situarse entre el nivel medio de las pleamares muertas y el de las pleamares normales. La marisma se extiende tierra adentro en la medida en que el mar mantiene su influencia salina, pudiendo sobrepasar el nivel de las mareas más

extremas, como ocurre en las marismas del Mediterráneo oriental (Corre, 1976), o bien, cuando el aporte de agua dulce en la marisma alta es considerable, como es el caso de algunas marismas del Atlántico Norte, el límite de ésta puede quedar restringido a la zona que se extiende por debajo de el nivel medio de las pleamares vivas (Long & Mason, 1983). La vegetación halófila de la marisma de Mundaka se extiende aproximadamente hasta el nivel de las pleamares extremas, caracterizado por pastizales de *Elymus pycnanthus* y carrizales subhalófilos de *Phragmites australis*, si bien, las actividades humanas han restringido notablemente el área potencial de estas formaciones vegetales.

La máxima oscilación de las mareas equinocciales en el Puerto Patrón de Bilbao es aproximadamente de 4,5 m. Las diferencias horarias en Mundaka respecto al Puerto de Bilbao son + 5 minutos para la bajamar y pleamar, mientras que las diferencias de alturas son + 0,06 en rasa para la bajamar y + 0,48 para la pleamar.

3.2. Causas del relleno de la ría

Gómez Tejedor (1980) distingue una serie de causas que determinan el fenómeno de sedimentación de las rías vizcaínas.

Entre las causas naturales cabe destacar (1) las influencias climáticas y topográficas, ya que al parecer, a partir de los siglos XII y XIII comenzó una época climática de gran sequedad con lluvias otoñales e invernales muy violentas que produjeron arrastres extraordinarios de materiales sólidos. (2) Juego de mareas: los arrastres procedentes del mar vienen determinados por un desequilibrio en el juego de mareas, en el que la vaciante es cada vez menor y por ello su poder de arrastre. De esta forma se da origen a depósitos cada vez mayores dentro de las rías. (3) Acción del viento: el viento puede arrastrar grandes masas de arena hacia el interior, particularmente los días de temporal.

Entre los factores artificiales que determinan un incremento de la erosión de los suelos destacan los debidos a la deforestación motivada por (1) la construcción naval: como consecuencia de las enormes exigencias de madera para la construcción de barcos a partir del descubrimiento de América. (2) Ferrerías: al mismo tiempo se incrementa la labor de las ferrerías en Guipúzcoa y Vizcaya, siendo por ello la necesidad de carbón vegetal para la obtención de hierro más grande, y en especial el obtenido del arbolado de maderas más duras. Esta labor fué especialmente importante en las zonas de cabecera de los ríos, donde el bosque no tenía verdaderos propietarios al ser comunal. (3) Roturaciones: otro hecho importante fué el establecimiento de prados para la ganadería, con la roturación y tala de grandes bosques. La ganadería tuvo un cambio trascendental durante el siglo XIII, en el que una de sus grandes conquistas fué el establecimiento de pastizales para la producción de lana.

Con los fenómenos de inmigración hacia el País Vasco durante los siglos XVII y XVIII, la deforestación aumentó con gran intensidad, llegándose a situaciones críticas de deforestación y erosión del suelo.

Otros factores añadidos fueron las plagas, que incidieron directamente en las poblaciones autóctonas de frondosas, y la construcción del ferrocarril con un enorme consumo de traviesas de madera.

El origen de los materiales autóctonos que rellenan la ría de Mundaka, son las margas arcillosas del Keuper, existentes en ambos márgenes de la ría, principalmente en la oriental, que por efecto de las aguas de arroyada son erosionados, constituyendo el depósito de limos y cienos en el cauce. El material alóctono de relleno superficial pertenece a las arenas procedentes del mar y que tienden a depositarse en las zonas más o menos cercanas a la desembocadura. El depósito eólico procedente de la playa de Laida es también importante;

la erosión del viento transporta materiales hacia el interior de la ría, los cuales son arrastrados posteriormente por la pleamar a zonas más internas (Hernandez Pacheco & Asensio Amor, 1966).

Por otro lado, la colonización de las marismas progresa extraordinariamente a partir de Felipe II. Este hecho social produce el desarrollo de barras fluviales, por falta de arrastre en la vaciante, que hace predominar la sedimentación hacia el interior, procedente del mar, sobre la expulsión hacia el exterior. Como consecuencia se incrementan los bajos fondos y las barras, que acaban, en algún caso por cegar la desembocadura de los ríos.

3.3. Formación y fisiografía de la marisma

En la figura 4 se presenta de manera esquemática el proceso general de formación de las marismas, modelo aplicable a la marisma de Mundaka-Urdaibai.

Cuando la sedimentación de las partículas debido a una disminución de la energía mareal alcanza el nivel medio de las pleamares muertas unas pocas especies vasculares comienzan a establecerse. Esta vegetación ayuda a la sedimentación, por lo que a medida que esta se produce nuevas especies invaden y la superficie acaba densamente poblada de plantas, exceptuando los canales de drenaje y las depresiones aisladas. La sedimentación puede continuar hasta un nivel solo alcanzado por las mareas más altas. Este proceso puede llevar años o siglos dependiendo de la naturaleza del lugar donde se produzca pero además puede presentar períodos donde la erosión es más importante que la sedimentación, produciéndose una pérdida de sustrato.

Las partículas sedimentadas pueden proceder del mar o de la tierra, dependiendo de las condiciones locales. La floculación de las partículas arcillosas cargadas negativamente en un medio acuático salino, con alta concentración de cationes, es un proceso que incrementa la tasa de sedimentación de las partículas que de otra manera quedarían suspendidas en el agua más tiempo. La floculación comienza cuando la salinidad del agua es aproximadamente un 10% de la del agua de mar. Otros procesos como la secreción mucosa de las diatomeas acelera la cementación y sedimentación de las partículas.

Una vez que el llano mareal se ha estabilizado y ha alcanzado el nivel medio de las pleamares muertas, la colonización de las plantas vasculares incrementa las posibilidades de desarrollo hacia arriba de la marisma, ya que intervienen activamente en la acreción de la superficie y la disminución de la erosión. Los rizomas y raíces ayudan a consolidar el sedimento atrapado entre los tallos y hojas que con su presencia disminuyen la energía mareal, además añaden materia orgánica al sedimento al crecer, siendo capaces de disuadir a los invertebrados filtradores, capaces de re trabajar y desestabilizar el sedimento. Entre las especies que más intensamente ayudan al proceso de sedimentación destacan las del género *Spartina* (Long & Mason, 1983).

En los primeros estadios de la colonización el crecimiento de la marisma es irregular ya que los sedimentos depositados por una marea pueden ser lavados por la siguiente. Con la entrada de la vegetación las condiciones se hacen cada vez más estables.

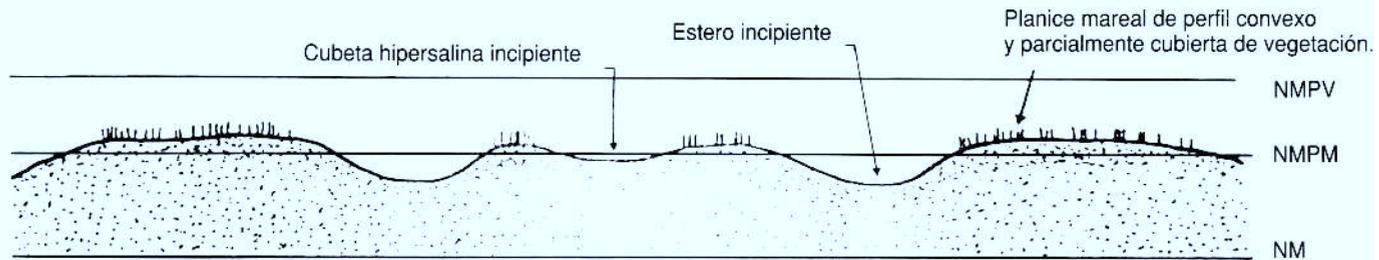
El desarrollo hacia arriba de las marismas está acompañado de una serie de características fisiográficas. A continuación se describen los elementos fisiográficos más notables que pueden ser reconocidos en la marisma de Mundaka, haciéndose referencia a la nomenclatura inglesa utilizada en los trabajos científicos:

Canales de drenaje mareal ('creeks'), son la característica más definitoria de las zonas de la marisma más madura y consolidada; son perfectamente distinguibles con fotografía aérea,

A. PLANICIE MAREAL POR DEBAJO DE NMPV



B. MARISMA BAJA O 'PIONERA'



C. MARISMA ALTA O 'MADURA'

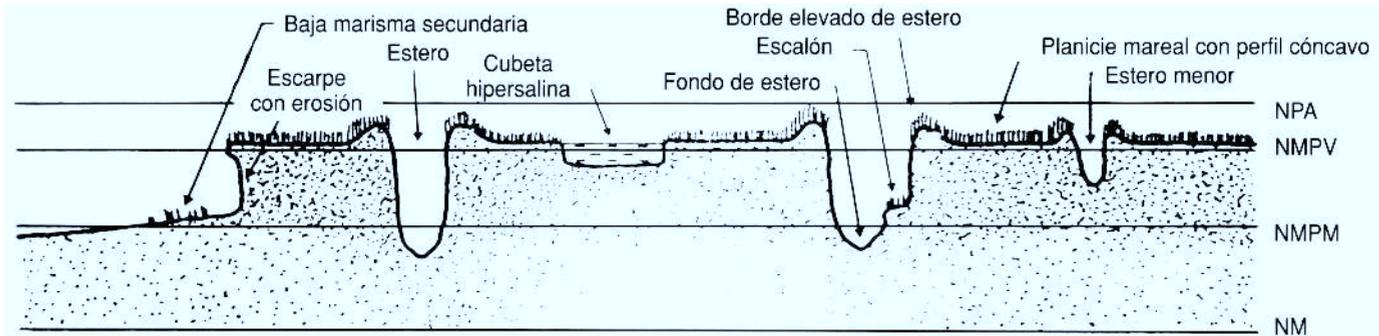


Figura 4. Secciones transversales de la marisma y planicies mareales que ilustran las características y secuencias hipotéticas del desarrollo de la marisma (tomado de Long & Mason, 1983). (A) Planicie mareal. (B) Marisma baja, en la que las plantas vasculares han colonizado los puntos más elevados de la planicie mareal. (C) Marisma alta, con una densa cobertura vegetal, excepto en los esteros o canales y cubetas, muy definidos por sus bordes u orillas. Marisma baja secundaria, que se produce cuando la superficie ha sido erosionada debido al movimiento del borde o a la formación de un pequeño escarpe de erosión. NMPM: nivel medio de las pleamares muertas; NM: nivel medio; NMPV: nivel medio de las pleamares vivas; NPA: nivel de las pleamares astronómicas.

en la que aparecen como un denso retículo de líneas dendríticas interconectadas, y se hacen particularmente evidentes en la marisma alta, en la zona de Kortezubi, donde pueden alcanzar una altura de 2-3 metros. Las orillas o escarpes con erosión ('levee') de estos canales pueden ser únicas o presentar un pequeño escalón intermedio consecuencia de la erosión del flujo y reflujos mareales ('slumping'), donde a veces se instalan plantas vasculares anuales. El desarrollo de estos canales suele estar ligado al propio crecimiento de la marisma desde el principio, siendo consecuencia del crecimiento lateral de las especies rizomatosas y la erosión diferencial de uno de los bordes de las manchas de vegetación por donde se va canalizando el agua. Esta característica es muy evidente en la marisma baja de Mundaka, donde las manchas circulares de expansión de *Spartina maritima* presentan canales internos someros de desagüe que se van profundizando con el tiempo; en este caso el reflujos del agua parece intervenir en mayor medida que el flujo ya que la erosión es particularmente intensa en las partes menos expuestas a la marea, en las que hay una mayor acumulación inicial de agua.

Las cubetas hipersalinas ('Salt pans'), son depresiones en la superficie de la marisma donde no se desarrolla la vegetación. Su tamaño varía desde pocos metros cuadrados hasta cientos de metros cuadrados (Long & Mason, 1983). Son lugares donde el agua se estanca al no estar conectados a canales de drenaje, desarrollando anaerobiosis en el suelo, y cuando se secan alcanzan grandes concentraciones salinas por lo que suelen ser únicamente ocupados por terófitos hiperalófilos. En la marisma media-alta de Mundaka pueden encontrarse manchas de *Spartina maritima*, perfectamente delimitadas en el seno de comunidades de *Halimione portulacoides*, ocupando antiguas cubetas con cierto drenaje. En la marisma de Mundaka, la intervención humana y el cierre de zonas anteriormente drenadas ha generado extensos núcleos desprovistos de vegetación, muy aparentes en la marisma alta, a la altura de los astilleros de Murueta.

Bordes de marisma alta ('saltmarsh cliff') donde las condiciones de circulación de corrientes mareales cambian de tal manera que la erosión excede a la deposición se pueden formar pequeños escarpes que detectan la erosión de la marisma madura, que se va retrayendo tierra adentro. Estos bordes varían entre 10 y 100 cm (Long & Mason, 1983) pero en la marisma de Mundaka pueden alcanzar hasta 2 metros a la altura de Kanala, lo que indica un fuerte proceso de erosión en la actualidad. Precisamente es posible ver en esta zona, como la superficie de la marisma madura dominada por *Halimione*, *Juncus* y *Elymus* está disminuyendo, a la vez que el cauce de los canales aumenta más que en ninguna otra zona. Parece probable que la rotura de los antiguos diques o munas y la entrada de la marea en estas zonas antiguamente cultivadas y sobreelevadas sea la causa de esta erosión diferencial.

Como consecuencia de la erosión de los bordes de marisma alta, las partículas arrastradas pueden ser de nuevo depositadas en lugares donde la energía mareal es menor (Long & Mason, 1983) creando una marisma baja secundaria colonizada por especies pioneras, lo que podría ser el caso de algunas de las manchas de *Spartina maritima*.

Planicie de marisma ('saltmarsh flat'): ésta se divide en marisma baja, marisma media y marisma alta, donde se desarrolla la vegetación típicamente halófila. A veces el gradiente entre la marisma baja y la alta es suave, pero otras, como en caso de la marisma de Mundaka, el cambio es fuerte al estar bien diferenciadas la marisma alta y la baja por un potente borde, como se ha comentado anteriormente. A lo largo de este gradiente se producen un número de cambios graduales (Beefink, 1966): al principio la marisma baja tiende a presentar un perfil convexo, disminuyendo el nivel hacia los bordes, pero a medida que se desarrolla hacia una marisma alta y con la aparición de escarpes sobreelevados ('creek levees'), la apa-



Foto 2. Debido a las condiciones desfavorables para el desarrollo de las plantas el llano mareal aparece desprovisto de vegetación. En primer plano, algunos ejemplares dispersos de *Salicornia ramosissima*; al fondo, manchas de *Spartina maritima* que se extienden progresivamente tierra adentro. Por debajo de este nivel se encuentran pequeñas formaciones de *Zostera noltii*.



Foto 3. *Puccinellia maritima* en una zona inundada diariamente. Cuando el llano mareal está estabilizado, la colonización de las plantas interviene activamente en el crecimiento de la marisma fijando el suelo. El crecimiento de estas manchas comienza en forma de pequeños núcleos que se van fusionando formando zonas de acreción mayores de contorno circular.



Foto 4. Canales o esteros principales de la marisma alta. El sistema de flujo del agua es completado con más canales secundarios de drenaje.



Foto 5. Los canales de drenaje mareal son característicos de la marisma alta consolidada. Son lugares por donde se canaliza el agua de entrada y salida de la marea y además de controlar el encharcamiento tienen una especial importancia en el intercambio de nutrientes entre el medio acuático y la marisma. Area dominada por *Halimioie portulacoides*.



Foto 6. El estancamiento del agua en las depresiones o cubetas de la marisma madura impide la germinación y el desarrollo de muchas plantas debido a los problemas de salinidad (incrementada en verano) y la anoxia del suelo. En la foto *Juncus maritimus* rodeado de *Puccinellia maritima*.



Foto 7. Escarpe de erosión en la marisma alta, caracterizado por un fuerte escalón que puede alcanzar más de un metro de altura. Área dominada por *Juncus maritimus*.



Foto 8. Cuando las condiciones hidrodinámicas del estuario, o una zona de éste, cambian, se puede pasar de periodos de sedimentación a periodos de erosión más o menos fuertes que se evidencian por los desplomes en los bordes de la marisma alta.



Foto 9. Paralelamente o enfrentados a los bordes con erosión en la marisma alta (al fondo a la derecha) se desarrollan bordes con progradación (en primer plano, a la izquierda) donde el balance sedimentación / erosión es favorable para el primer término.

riencia del corte se hace cóncava desde el centro de la planicie hasta el escarpe (aspecto este último que puede apreciarse en muchos lugares de la marisma alta de Mundaka, a la altura de Kortezubi). En segundo lugar, se produce una nivelación de las planicies altas por una sedimentación intensificada en las zonas más deprimidas, que al final alcanzan a las ligeramente más elevadas, ésto produce la apariencia general en la marisma alta de una gran llanura sin a penas desniveles. Por último, la marisma se disecciona cada vez más en la zona media y alta con el desarrollo de pequeños canales tributarios, alcanzando la apariencia final de una marisma madura.

3.4. El suelo y los factores limitantes en el desarrollo de las plantas

Por su peculiar origen y condiciones de desarrollo, los suelos de la marismas presentan dos limitaciones principales que impiden el desarrollo de un gran número de especies: la salinidad y el anegamiento.

Los suelos de la marisma de Mundaka, hasta el dominio supralitoral, se pueden clasificar en suelos costeros y suelos hidromorfos dependiendo del grado de influencia mareal.

Los suelos Marsch (costeros) presentan un perfil AG, con olor a ácido sulfídrico, al menos en sus horizontes más profundos, y están constituidos por una masa cenagosa en la que abundan las diatoméas. Presentan un color de negro intenso a pardo negruzco o azulados y se retraen fuertemente al secar. Estos suelos están ocupados por complejos de vegetación halófila en las áreas más directamente afectadas por el nivel de las mareas y por los complejos de vegetación subhalófila en las zonas donde se produce la mezcla entre el agua dulce y la marina. Cuando el grado de terrestificación es considerable se pueden utilizar para la implantación de prados. Estos suelos se localizan en la parte más adelantada o salida de la ría.

Los suelos Gley (hidromorfos) presentan un perfil AG, y están caracterizados por un nivel casi permanente de agua que no alcanza más que excepcionalmente los horizontes orgánicos. Estos últimos pueden estar constituidos por humus mull, moder o anmoor, según el origen del suelo. Debajo del horizonte orgánico se encuentra un horizonte gleyforme, subdividido con frecuencia en un horizonte de oxidación, de color pardo intenso y un horizonte de reducción de color gris, verdoso o azulado. Los suelos gley se producen en zonas de topografía horizontal y drenaje difícil, y se localizan preferentemente en la parte posterior o cola de la ría, donde representan una fase avanzada de terrestificación del marsch.

Como resultado del proceso de formación de la marisma descrito anteriormente, el suelo invariablemente contiene una mayor proporción de arcilla y limo que los sedimentos marinos o intermareales.

La composición mineral va desde los suelos muy arenosos, pasando por los limosos hasta los muy arcillosos, dependiendo de las condiciones de formación de las marismas y origen del material depositado. Las proporciones relativas de arena, limo, arcilla y turba determinarán el espacio poroso del suelo. El espacio poroso en las turbas varía entre entre 75 y el 90% en la turba, y entre 50 y 60% en arcilla (Chapman, 1976). Los suelos arenosos tienen menor espacio poroso pero también la menor resistencia al movimiento del agua debido a que tienen menor proporción de coloides y superficie de adsorción que la arcilla y la turba.

El contenido orgánico muestra un incremento con la elevación de la marisma. El origen de esta materia orgánica es doble: en primer lugar, las plantas que crecen en la marisma proporcionan desechos de las partes aéreas senescentes que se incorporan a la superficie del suelo, mientras que las partes muertas de rizomas y raíces añaden materia orgánica a diferentes profundidades. En segundo lugar, la materia orgánica particulada derivada de las aguas costeras es atrapada dentro del suelo por la sedimentación de partículas (Long & Mason, 1983).

La composición inorgánica del agua de mar es la influencia predominante en la composición iónica del agua del suelo en los niveles bajos y medios de la marisma, extendiéndose esta influencia en los niveles altos durante los períodos secos que siguen a las mareas vivas. La significación de la inundación mareal puede ser apreciada si se compara el agua de mar con el agua de los ríos. El agua de mar tiene aproximadamente mil veces mas concentración de solutos inorgánicos y una proporción diferente de los iones. Los iones predominantes en orden decreciente son Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} y Mg^{2+} . Cuando se examina la tolerancia de las plantas a la salinidad, la atención se suele poner en los dos iones más importantes, el Na^+ y el Cl^- , pero otros muchos iones pueden ser elevados por encima de los niveles encontrados en los suelos no salinos; el Mg^{2+} está presente en concentraciones 500 veces mayores que en los ríos y el Br normalmente presente como un elemento traza en ríos se puede encontrar en concentraciones de 65 g m^{-3} (Long & Mason, 1983), concentraciones que pueden inducir efectos negativos en la fisiología de las plantas.

Aunque la inundación del agua de mar sea la influencia dominante, el contenido iónico del suelo podrá ser modificado por el clima y la actividad biológica (Tyler, 1971). La lluvia lava las sales hacia abajo, mientras que la evapotranspiración las concentra. Por otro lado, la composición mecánica del suelo determinará la rapidez con que el agua de mar o la lluvia penetrará en el suelo. La arcilla y la materia orgánica proporciona lugares de intercambio catiónico que amortiguarán las fluctuaciones de salinidad del suelo además de causar una mayor retención de sales. Algunas plantas vasculares extraen sal de los niveles inferiores del suelo y los excretan de los tallos y hojas a la superficie del suelo. Para ilustrar este aspecto, la tabla 2 presenta un ejemplo de la variación de la salinidad en profundidad en suelos de la marisma baja y alta de Mundaka, que difieren en el grado de inundación mareal y en la textura del suelo. En el punto 1, de la marisma baja inundada diariamente y con alto contenido en arena, la diferenciación en perfiles no es clara, mientras que en el 4, de la marisma alta, inundada esporádicamente y con alto contenido en arcilla, se produce un claro gradiente en el contenido de sales, que se concentran en los perfiles más profundos por efecto de la lluvia.

Tabla 2. Variación de la conductividad del extracto de pasta saturada de suelo (mS) en profundidad, a lo largo de un transecto, desde la marisma baja (puntos 1 y 2) hasta la alta (puntos 3 y 4).

	M. baja		M. alta	
	1	2	3	4
0-5 cm	25,0	27,4	12,4	28,8
5-15 cm	25,4	29,4	18,7	35,2
15-25 cm	25,3	30,6	22,5	44,3

No solamente el Na y el Cl son abundantes en los suelos de las marismas; el K, Mg y Ca son muy altos en comparación con las concentraciones encontradas en los suelos tierra adentro. Al igual que el Na estos cationes son más abundantes cuando el contenido de arcilla aumenta.

La salinidad puede tener un efecto antagonista en la asimilación de nutrientes a través de la competencia por los lugares de absorción de las raíces. Por ello, se pueden producir deficiencias en algunos nutrientes, principalmente el K, inducidas por la salinidad incluso aunque la concentración de estos elementos en el suelo esté por encima de las concentraciones a las que se hacen aparentes los síntomas de deficiencia (Othman, 1980)

Los suelos reductores de las marismas actúan como sumideros de los metales pesados, almacenando cantidades importantes de Zn, Fe y Mn (Long & Mason, 1983).

Mientras que el agua de mar aporta los iones esenciales para los organismos, el N y el P se encuentran en concentraciones 4 ó 5 veces inferiores (Piggot, 1969; Valiela & Teal, 1974; Jefferies & Perkins, 1977). Los niveles de P extraíble en los suelos de marismas se encuentran en el límite inferior del rango sugerido para los suelos interiores. Aunque el agua de mar puede aportar pequeñas cantidades de P disuelto, la principal fuente de este elemento parece ser el sedimento suspendido, por lo que la sedimentación de partículas en las marismas pueden aumentar la cantidad de P (Nixon, 1980). El aporte de P puede ser incrementado por la contaminación de las aguas. Beeftink (1977) encontró un declive lineal del P hacia el mar asociado con las fracciones de arcilla de los suelos de la marisma a lo largo del estuario contaminado Scheldt en el S.W. de Holanda. Este mismo efecto se ha observado en la ría de Mundaka, donde un notable aporte de fosfato y amonio procedente de vertidos urbanos en la cabecera es susceptible de incorporarse al metabolismo del estuario (Gobierno Vasco, 1986).

Las marismas también obtienen cantidades significativas de N de la sedimentación de partículas, principalmente en forma de N orgánico, también las bacterias y algas verde-azuladas añaden N al suelo. Una buena parte del N llega a la ría de Mundaka en forma de nitrato originado por el arrastre y lavado de la cuenca (Gobierno Vasco, 1986) asociado a la carga detrítica del río. El N está en el suelo de la marisma predominantemente en forma orgánica, y va descomponiéndose lentamente produciendo las formas inorgánicas disponibles para las plantas, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$ y $\text{NH}_4\text{-N}$, que pueden presentar una considerable variación estacional (Aziz & Nedwell, 1979). El hecho de que el N es limitante en las marismas se pone de relieve al comprobar el fuerte incremento en la productividad de las plantas superiores con la adición de fertilizantes (Valiela & Teal, 1974).

No existen evidencias claras de que la zonación de las plantas en la marisma alta esté correlacionada con la variación del pH, sin embargo, es posible una relación causal indirecta, ya que, siendo el N y el P limitantes de la producción primaria, la disponibilidad de estos elementos disminuye incluso con pequeños incrementos de pH por encima de la neutralidad (Waisel, 1972).

El alto contenido en arcilla, limo y materia orgánica, la inundación repetida y el hecho de constituir una superficie plana hacen que la marisma experimente un anegamiento del suelo frecuente o continuo. La salinidad, además, incrementa el embebimiento del suelo al disminuir la presión de vapor de agua, impidiendo la evaporación, y afectando a la organización de las partículas arcillosas produciéndose una desestructuración del suelo con una débil conductividad hidráulica (Long & Mason, 1983).

La presencia del oxígeno es esencial para la respiración de las raíces. Mientras que en la marisma alta la presencia en el suelo de una capa de aireación es normal, en la marisma baja el nivel freático está muy cerca del suelo, existiendo la posibilidad de fluya hacia arriba e incluso se mezcle con la que procede de la marea. Durante la sumergencia la cantidad de O_2 en las capas superiores se reduce, aumentando en gran medida la de CO_2 . El potencial redox, varía desde 250 mV en los suelos que contienen oxígeno detectable, hasta -500 mV o

menos en los suelos fuertemente anaeróbicos (Armstrong, 1976). Una vez que el suelo ha perdido todo el O_2 , la velocidad de difusión a partir de la atmósfera externa es insuficiente para mantener un aporte a los microorganismos aerobios y a parece una nueva población de microorganismos anaerobios al establecerse unas condiciones químicamente reductoras (Etherington, 1976). Por ejemplo, a medida que baja el potencial redox, el Fe^{3+} es reducido a Fe^{2+} , el SO_4^{2-} a S^{2-} , por acción microbiana, siendo el S^{2-} tóxico para las plantas (Armstrong *et al*, 1985). Las bacterias desnitrificadoras disminuyen el contenido de N aniónico en estas condiciones (Etherington, 1976). A parte de la disminución de O_2 , y aumento de CO_2 , el metano y el etileno estarán presentes, siendo éste último un inhibidor del crecimiento radicular (Othman, 1980).

3.5. Adaptaciones de las plantas halófilas

Las plantas que viven medios intermareales experimentan en relación con las que habitan lugares terrestres no salinos una serie de adaptaciones diferenciales que les permiten subsistir frente a dos factores que impiden el desarrollo y la subsistencia de otras especies: la salinidad y el anegamiento o sobresaturación hídrica y anoxia del suelo. Frente a estos dos problemas, las respuestas anatómicas y fisiológicas de las plantas son variadas y muy marcadas, como se comenta brevemente a continuación (Rozema *et al*, 1985).

La salinidad induce un efecto osmótico evidente: genera potenciales osmóticos muy negativos en el suelo, es decir, con respecto a la planta se comporta, paradójicamente, como un suelo fisiológicamente seco. Otro efecto es el tóxico, ya que las altas concentraciones iónicas, principalmente de sodio, producen desajustes en los procesos fisiológicos ligados al desarrollo de la planta. Muchas plantas, en su mayoría pertenecientes a la familia de la quenopodiáceas, como *Salicornia*, *Suaeda*, *Artbrocnemum*, *Halimione*, desarrollan hojas carnosas hinchadas de agua con un elevado contenido salino, siendo lo que se denomina especies acumuladoras. Algunas, como *Halimione*, almacena altas concentraciones de sales en las hojas, que se desprenden en la época otoñal, constituyendo una buena regulación de la salinidad creciente en la época estival.

Otras especies, como *Spartina*, *Limonium*, *Glaux*, *Armeria*, no almacenan los solutos, sino que presentan glándulas de secreción de sales en las hojas.

Debido a la salinidad la disponibilidad del agua en el suelo es baja, y las plantas se adaptan bajando considerablemente el potencial hídrico incluso hasta -50 atmósferas de presión en los lugares altamente salinos. Para ello acumulan en sus células iones inorgánicos (sodio, cloro, potasio, nitrato, etc) y compuestos orgánicos sintetizados osmóticamente activos (prolina, glicina-betaina, etc).

Especies como las gramíneas *Elymus* y *Festuca* presentan características xeromórficas, con enrollamiento de las hojas para evitar pérdidas de agua; otras como *Limonium*, *Juncus* y *Spartina* presentan esclerofilia (mecanismos de resistencia a la sequía).

Con respecto al anegamiento, y los problemas de anoxia que conlleva, algunas plantas como *juncus maritimus* desarrollan un aerénquima radical que permite la difusión del aire desde las hojas a las raíces. Cuando la anoxia es prolongada incluso se pueden inducir a nivel fisiológico la aparición de vías fermentativas para impedir la intoxicación. La anoxia también provoca un déficit en la asimilación de nutrientes, por lo que las plantas desarrollan mecanismos de mayor eficacia en la captación de éstos.

La fenología de la planta también es importante para adaptarse a la variación cíclica de la salinidad y anegamiento, por ejemplo, restringiendo el crecimiento y la producción de se-

millas a las épocas más favorables, y permaneciendo con un menor gasto metabólico durante los periodos desfavorables.

3.6. La ocupación de la marisma por el agrosistema

Como en el resto de los estuarios del País Vasco, la extensión original de la marisma de Mundaka ha sido considerablemente recortada históricamente. Hacemos aquí referencia a una de las cuestiones determinantes en la actual configuración de la marisma, cual es el arrebato de áreas de la zona supramareal y el uso tradicional de éstas para la instalación de prados y cultivos.

El proceso de colonización de la marisma ha sido descrito por Meaza & Ugarte (1988). Las desecaciones masivas coinciden con la fase de expansión agrícola a finales del siglo XVIII, teniendo mucho que ver con las directrices de la Ilustración Vasca. Al tiempo que se ampliaban las tierras de cultivo se conseguía asimismo erradicar una buena parte los focos irradiantes de fiebres palúdicas. Las parcelas eran repartidas entre los vecinos bajo la forma de arrendamientos. El proceso de privatización definitiva del terreno ganado a la marisma se produjo en las sucesivas fases desamortizadoras del siglo XIX.

La zona supramareal se aísla mediante la construcción de lezones o munas de tierra, con lo que la entrada de agua mareal es impedida y el ciclo hídrico y el régimen salino son consecuentemente alterados. Para drenar las aguas continentales durante la bajamar se hacen aberturas de drenaje en los diques (tximbos), desagües con sistema de válvula. El aislamiento de los sectores interiores de marisma se completa con la construcción de diques de menor entidad en los límites de las parcelas.

El suelo de las marismas, tiene una textura excesivamente limo-arcillosa, lo que dificulta las labores de cultivo. Por ésto se realizan trabajos de mejora, consistentes en la aireación y desalinización del suelo, la aportación de arena para cambiar la textura y la adición de fertilizantes (estiércol). El fuerte dinamismo de estas zonas impone un mantenimiento continuado de los lugares ganados mediante la reconstrucción de diques destruidos por las riadas, el arreglo de las compuertas de drenaje y la mejora de suelos.

Sin embargo la progresiva atracción de la mano de obra hacia los vecinos núcleos urbanos e industriales, provocó un claro retroceso del área ganada a la antigua marisma dado que las labores de mantenimiento se fueron viniendo abajo. Como consecuencia de ello, las áreas más expuestas a los embates de la marea y riadas ha vuelto a la situación anterior, es decir, se ha dado un proceso de sucesión ecológica en un período de tiempo muy corto y lo que ahora encontramos son comunidades de plantas halófilas, en lo que hasta los años 56-57 fueron tierras cultivadas. Evidentemente, todo este proceso histórico tendrá un gran peso en la composición y fisonomía de las actuales comunidades vegetales halófilas, principalmente en la marisma alta.

4. ECOLOGIA DE LAS PLANTAS HALOFILAS DE LA MARISMA DE MUNDAKA

4.1. Metodología

4.1.1. SECTORIZACION DEL AREA DE ESTUDIO

Para la delimitación del área de estudio se empleó el siguiente material cartográfico:

- Hoja cartográfica del Servicio Cartográfico del Ejército, escala 1:50000
- Hojas cartográficas de la Diputación Foral de Vizcaya, escala 1:50000

• Pares estereoscópicos aéreos de la D.F.V., del año 1963 (escala aproximada 1:23000 en blanco y negro), del año 1982 (escala aproximada 1:18000 en blanco y negro), del año 1983 (escala aproximada 1:18000 en color) y del año 1987 (escala aproximada 1:20000 en blanco y negro). Además se utilizaron ampliaciones (escala aproximada 1: 6000) a partir de los fotogramas en blanco y negro del año 1982.

A partir de las hojas cartográficas de escala 1:5000 de la Diputación Foral de Vizcaya, en los que figuran los hitos topográficos más sobresalientes del llano de la marisma y curvas de nivel cada 5 metros, se calcula que la marisma se extiende en todo momento bajo la cota de los 5 metros, no existiendo lugares cuya altura sobrepase los 4,40 metros (límite máximo de las mareas más vivas del año, cerca de la población de Gernika), por lo que, aún teniendo en cuentas las limitaciones derivadas de imprecisiones a nivel microtopográfico, es posible determinar la altura máxima de la marisma en este nivel.

A partir de este límite de los 4,40 m.s.m.y hacia abajo se delimitó el área de estudio de la vegetación halófila de la marisma de Mundaka, dejando aparte los carrizales de *Phragmites australis* y espadañares de *Thypha* sp presentes en la cola del estuario, con una clara influencia de agua dulce.

Una vez delimitada el área de estudio se utilizaron los fotogramas aéreos y ampliaciones de los mismos para definir los tipos de vegetación en relación con la fisiografía de la marisma.

El área ocupada por las diferentes formaciones vegetales existentes en la marisma de Mundaka se calculó sobre la base cartográfica del mapa 1:5000. En la tabla 3 figura la superficie perteneciente a cada una de las unidades diferenciadas.

Tabla 3. Area (Has) correspondientes a los diferentes tipos fisiográficos y de vegetación en el ámbito de la marisma de Mundaka. La numeración corresponde a la de la figura 5.

	superficie (Has)	% del total
1. Planicies de <i>Spartina maritima</i>	10,4	2,0
2. Marisma baja-media de <i>H. portulacoides</i> y <i>P. maritima</i>	38,7	7,5
3. Marisma alta de <i>H. portulacoides</i> y <i>J. maritimus</i>	60,0	11,6
4. Marisma alta de <i>E. pycnanthus</i> y <i>J. maritimus</i>	80,0	15,4
5. Terrenos ganados a la marisma (cultivos, industria)	307,2	59,2
6. Dragados arenosos	22,3	4,3
TOTAL	518,6	Has

4.1.2. TOMA DE DATOS

4.1.2.1. Datos bióticos

Teniendo en cuenta las particularidades de la zona de estudio se optó por un muestreo de tipo estratificado. Para ello, se delimitaron previamente las zonas de muestreo que aparecen en la figura 7 por medio de los fotogramas aéreos detallados anteriormente. Tales zonas

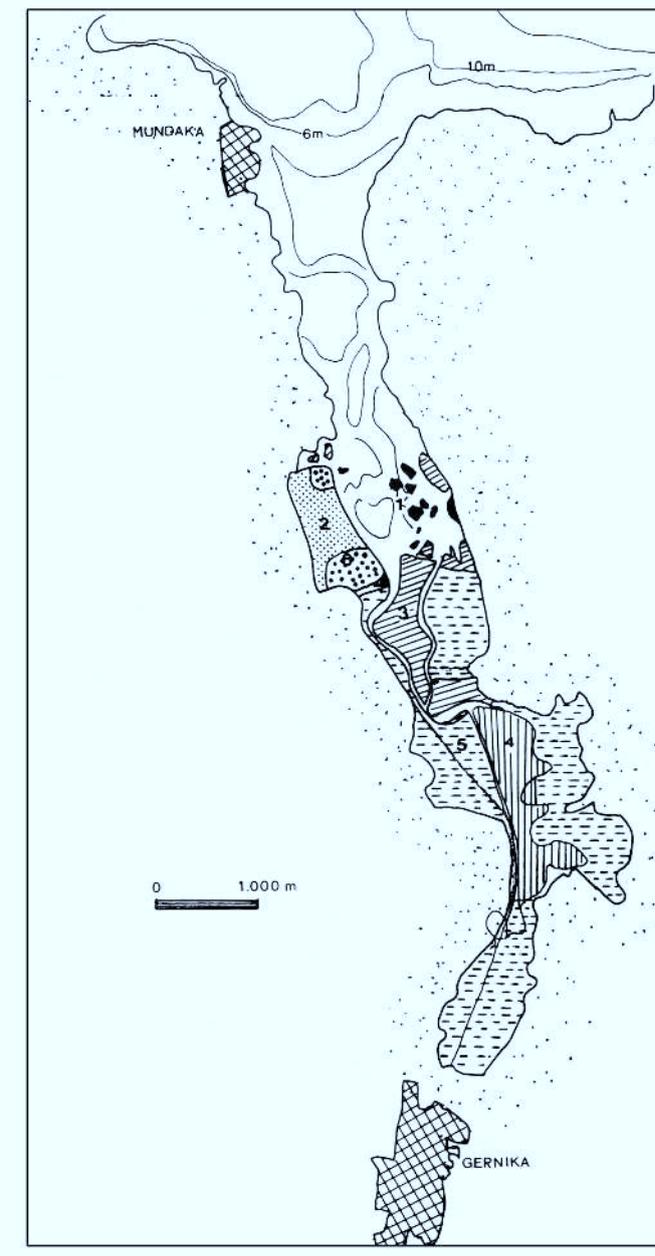


Figura 5. «Fisiografía y formaciones vegetales en la marisma de Mundaka. 1, planicies con *Spartina maritima*; 2, marisma baja con *Halimione portulacoides* y *Puccinellia maritima*; 3, marisma alta con *H. portulacoides* y *Juncus maritimus*; 4, marisma alta con *Elymus pycnanthus* y *J. maritimus*; 5, áreas ganadas a la marisma con cierto aprovechamiento (agrícola o industrial); 6, dragados arenosos sobre marisma baja.

susceptibles de muestreo fueron identificadas y catalogadas con mayor detalle tras unas salidas al campo. Dentro de cada una de estas unidades se trataron de identificar los gradientes más claros que explicasen la máxima diferenciación biótica y abiótica y por lo tanto la máxima información. El modo de muestreo fue, en este sentido, en forma de transectos de longitud y n.º de unidades de muestreo dependientes del área muestreada.

El tamaño y la forma de la unidad de muestreo empleada fue definida después de varios ensayos teniendo en cuenta el no interferir con el pattern de distribución de las especies. Así, un tamaño de 1 x 1 m era pequeño en los casos en que la vegetación estaba compuesta por especies de porte arbustivo, por otro lado un tamaño de 2 x 2 m, como el utilizado en otros estudios de vegetación halófila costera (Gray & Bunce, 1972; Rubio & Figueroa, 1985; Carnevale *et al*, 1987) resultaba grande al enmascarar gradientes altitudinales a pequeña escala que determinan fuertes cambios en la composición florística, aspecto muy frecuente en los mosaicos habituales en la marisma de Mundaka. Definitivamente se fijó una unidad cuadrada de 1 x 1 dispuesta 2 veces perpendicularmente al gradiente mareal, con lo que la superficie total fue de 2 x 1 m.

El valor de importancia utilizado en los inventarios de vegetación ha sido la cobertura visual según una escala de 0 a 5, o proporción del terreno ocupado por la proyección vertical de la especie en consideración (Greigh-Smith, 1983). Como la unidad de 1 x 1 m se disponía dos veces la escala de coberturas variaba de 1 a 10, por lo que la precisión en la estima de la abundancia era mayor. Comparativamente con otras estimas de la abundancia, como la densidad, la frecuencia, la cobertura tiene la ventaja de la rapidez del cálculo y refleja bastante bien la biomasa de cada especie.

La diversidad ha sido definida como una propiedad estructural de las comunidades que tiene por origen una causa funcional: las interacciones de las especies en el seno del ecosistema. Como medida de la diversidad específica se ha utilizado la fórmula de Shannon-Wiener, que es fácil de aplicar, a la vez que en ella intervienen poco las especies menos abundantes, es decir, las más susceptibles a los errores del muestreo. Esta se indica como:

$$H = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

donde n_i es el n.º de individuos de la especie i , N es el n.º total de individuos y S es el n.º de especies.

4.1.2.2. Datos abióticos

En cada una de las unidades contiguas de muestreo se tomaron muestras de tierra a 10 cm de profundidad en cantidad suficiente para el análisis de distintas variables. Las muestras eran introducidas en bolsas de polietileno y llevadas al laboratorio en un intervalo de 2 a 4 horas después de la recogida. Las muestras eran inmediatamente preparadas para su análisis, o bien, refrigeradas a 4º C durante un periodo no superior a 2 semanas.

Para el estudio de las comunidades se escogieron aquellas variables de carácter sintético de rápida determinación, capaces de dar una visión de la variación del estado del suelo. Así, la materia orgánica, el pH y la humedad suelen aparecer positivamente correlacionados en las marismas con el N total, el fósforo extraíble y el contenido en arcilla, mientras que la conductividad eléctrica del extracto de pasta saturada es una medida indirecta de la salinidad, correlacionada con el contenido de Na, K y Mg solubles y extraíbles (Gray

& Bunce, 1972; Gonzalez Bernaldez *et al.*, 1976; Basset, 1978; Richards, 1982; Ungar *et al.*, 1979).

La humedad se determinó como porcentaje sobre peso de tierra fresca, tras desecación a 105° C en estufa durante 24 horas de el suelo fresco, tal como Se traía de la marisma (Chapman, 1976). El resto de la tierra era desecada al aire durante el tiempo conveniente, después se homogeneizaba y pasaba por un tamiz de de 0,5 mm de luz de malla.

La materia orgánica se midió como pérdida de peso de suelo seco por incineración en crisoles de porcelana en un horno tipo mufla, a 450° C; para evitar una volatilización extremadamente rápida, la Tª máxima se alcanzaba en progresión durante 2 horas. El resultado era expresado en forma de porcentaje de peso sobre suelo seco (Chapman, 1976), tras ser medidas gravimétricamente con una precisión de 1 mg en una balanza Sartorius.

El pH del suelo se midió con un monitor Orión y un electrodo Orion combinado de cristal sobre un extracto de relación 1:2,5 de tierra / agua destilada (pH actual) y 1:2,5 tierra / solución KCl 1N (pH potencial), después de agitar mecánicamente la solución durante 20 minutos; la medida se regulaba con soluciones tampón estandar de pH 4 y 7 (Lopez Ritas & Lopez Mérida, 1978).

La salinidad del suelo se midió indirectamente por conductividad eléctrica del extracto de pasta saturada (Richards, 1982) con un monitor Instran 10 y un electrodo específico con constante de célula 0,99, tras centrifugación durante 10 minutos.

Para el cálculo de los perfiles ecológicos se ha tenido también en cuenta la combinación lineal de estas variables fisico-químicas que, tras un análisis en componentes principales, determinan una ecuación que resume la variación de aquellas. Como señalan Herrera *et al.* (1987) estas combinaciones constituyen entelequias no practicables en el terreno dada su complejidad e imposibilidad de medición directa, pero permiten una interpretación sintética de la especies indicadoras, y, en su caso, esta ecuación puede sustituirse por el factor o factores que más información mutua poseen y que más contribuyen a la ecuación en cuestión. Solo se escogió el primer eje del análisis (66% de la varianza), desestimándose el segundo por la escasa varianza que explicaba y su correlación única con la conductividad. Las variables fueron transformadas en el caso necesario para conseguir distribuciones de frecuencias cercanas a la normalidad. Esta primera componente puede identificarse con el gradiente altitudinal y se ha denominado “grado de edafogénesis” al estar relacionada con las variables que determinan el procesos de maduración del suelo (materia orgánica, pH y humedad), como queda expresado por los factores de carga de estas variables en el análisis de componentes principales (tabla 4).

Tabla 4. Factores de carga, o correlaciones, de las variables edáficas con los dos primeros ejes del ACP.

	Eje 1	Eje 2
Conductividad	0,392	0,914
ph KCl	-0,882	0,299
M. orgánica	-0,947	-0,058
Humedad	-0,912	-0,044

La marisma de Mundaka ha sido intervenida desde tiempos históricos, habiendo sido transformada en prados e incluso cultivos que se extendieron hasta hace relativamente poco tiempo, y que llegaron a ocupar una gran extensión de la marisma actual (ver área de estudio). El abandono en mayor o menor grado de estas áreas trabajadas sobre todo en la década de los 60, ha conducido a nuevas colonizaciones de la flora halófila. A partir del examen de los pares fotográficos aéreos es posible establecer una secuencia en una escala de tiempo relativamente corta, desde los años 60 hasta ahora, pero de gran importancia en la evolución de los usos y en la configuración actual de la marisma (movimiento de arenas, dragados, encauzamientos, abandono de zonas cultivadas). Así, se estableció un factor de "perturbación humana" medido como tiempo de abandono de los cultivos y recolonización halófila, en una escala de 1 a 3; 1: la zona aparece actualmente igual que en los años 60, 2 : zonas intervenidas en los años 60; 3: zonas intervenidas en los años 70.

También se anotó el grado de clareo, principalmente por influencia mareal, que mide la superficie descubierta según una escala subjetiva de 1 a 4. 1: hasta un 10% de superficie descubierta, 2: hasta un 15%, 3: hasta un 30%, 4: más del 30%.

A partir de los mapas cartográficos de la zona a escala 1:5000, se estableció la distancia al mar o salida de la ría de cada uno de los puntos muestreados con referencia al punto más interno de la flecha de arena de la playa de Laida.

4.1.3. IDENTIFICACION DEL MATERIAL BIOLOGICO

Los ejemplares recogidos a lo largo de las campañas de muestreo se determinaron taxonómicamente en el laboratorio empleando una lupa binocular Nikon de 20 aumentos y ayudado para ello de las claves de identificación de Flora Europea (Tutin *et al.*, 1964-1980) y de las monografías sobre alguno de los géneros (Castroviejo & Coello, 1980). Las plantas de las marismas presentan a menudo problemas de identificación debido al polimorfismo y adaptaciones fenotípicas, e incluso variaciones genotípicas, fenómeno que ha sido relacionado con la selección de las poblaciones de estas especies durante el desarrollo de las marismas (Gray *et al.*, 1979). Concretamente, los ejemplares del género *Salicornia* encontrados en la marisma de Mundaka presentaban variaciones aparentemente ligadas al medio donde se encontraban. Sin embargo no se apreciaron diferencias marcadas en la torulación y número de los segmentos, así como la disposición y tamaño de las flores, por lo que fueron incluídas dentro del taxón *Salicornia ramosissima*, a la espera de otros estudios de tipo cariológico, enzimológico o ecofisiológico que aclaren la posición taxonómica de las poblaciones encontradas en la marisma.

Algunas poblaciones de *Aster tripolium* se caracterizaban por la ausencia de lígulas, pudiendo encontrarse individuos adyacentes con lígulas en condiciones aparentemente iguales, lo que refleja la variabilidad de esta especie. El género *Elymus* presenta problemas de identificación por la hibridación natural de las especies que lo conforman; las características de los ejemplares recogidos se ajustaban al taxon *E. pycnanthus*. Otras especies de gran variabilidad son *Puccinellia maritima* e *Inula crithmoides*.

Los ejemplares recogidos eran identificados, prensados y catalogados para confeccionar un herbario.

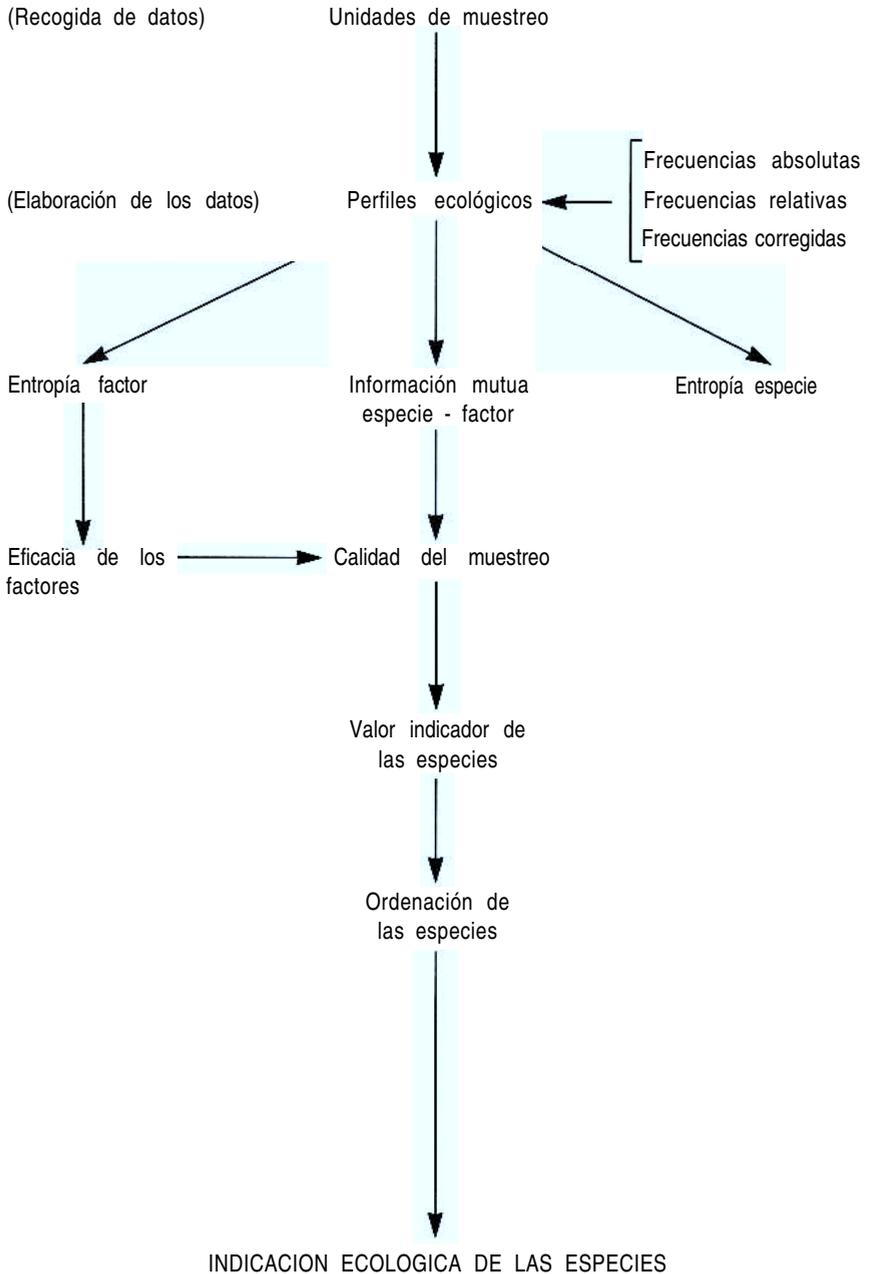
4.2. Relación de las especies halófilas con los factores ambientales mediante el análisis de los perfiles ecológicos

Se tomaron un total de 132 inventarios fitoecológicos en los que se detectaron un total de 42 especies. El listado de especies, junto con el código con el que se han identificado en los análisis posteriores figuran en la tabla 5.

Tabla 5. Especies censadas en el estudio de las comunidades de la marisma de Mundaka y código con el que se han identificado en los diferentes tratamientos.

Zn	<i>Zostera noltii</i> Hornem.
Sm	<i>Spartina maritima</i> (Curtis) Fernald
Sr	<i>Salicornia ramosissima</i> J. Woods.
AP	<i>Arthrocnemum perenne</i> (Miller) Parl.
Af	<i>Arthrocnemum fruticosum</i> (L.) A. J. Scott.
HP	<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen.
Pm	<i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl.
Tm	<i>Triglochin maritima</i> L.
Sm	<i>Spergularia media</i> (L.) Presl.
Jm	<i>Juncus maritimus</i> Lam,
Jg	<i>Juncus gerardi</i> Loisel.
At	<i>Aster tripolium</i> L.
IC	<i>Inula crithmoides</i> L.
Lv	<i>Limonium vulgare</i> Miller
EP	<i>Elymus pycnanthus</i> (Godron) Melderis
Suma	<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort
Gm	<i>Glaux maritima</i> L.
OI	<i>Oenanthe lachenalii</i> L.
sv	<i>Samolus valerandii</i> L.
Ce	<i>Carex extensa</i> Good.
PC	<i>Plantago coronopus</i> L.
Pom	<i>Polygonum maritimum</i> (L.) L
Plm	<i>Plantago maritima</i> L.
PS	<i>Paraphok strigosa</i> (Dumort.) C.E. Hubbard
Fru	<i>Festuca rubra</i> L.
Scma	<i>Scirpus maritimus</i> L.
Ah	<i>Atriplex hastata</i> L.
Bh	<i>Baccharis halimifolia</i> L.
Pa	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Stendel
Ao	<i>Althaea officinalis</i> L.
Se	<i>Senecio aquaticus</i> Hill.
Som	<i>Sonchus maritimus</i> L.
Asp	<i>Armeria</i> sp Willd.
Jbu	<i>Juncus bufonius</i> L.
S w	<i>Sagina apetala</i> Ard.
Tar	<i>Taraxacum officinale</i> Weber
Hla	<i>Holcus lanatus</i> L
Cca	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.
c o	<i>Carex otrubae</i> Podp.
VsP	<i>Vicia</i> sp L.
Pla	<i>Plantago lanceolata</i> L.
Mli	<i>Medicago littoralis</i> Rhode ex Loisel.

Figura 6. Fases del método de los perfiles ecológicos utilizadas en este estudio (modificado de Daget & Godron, 1982).



En este apartado se va a tratar el modo en que el medio influye en la vegetación halófila, partiendo del concepto de los perfiles ecológicos. En resumen, el método de los perfiles ecológicos permite estudiar, sobre la base de unos inventarios fitoecológicos, el comportamiento de cada especie vegetal en relación con cada uno de los factores del medio (Izard & Romane, 1980). En la figura 6 se expresa en procedimiento de análisis seguido en este estudio.

4.2.1. PERFILES ECOLOGICOS

El término de perfil ecológico fue aplicado por Gounot (1958) para designar el comportamiento de una especie en función de un factor (descriptor o parámetro ecológico) traducido por la distribución de las frecuencias absolutas o relativas de esa especie en las diferentes clases del factor ecológico. Se designarán factores ecológicos a todas las características del medio físico o biótico susceptible de actuar sobre la distribución de las especies en la naturaleza (Gounot, 1969).

En la práctica, el perfil ecológico es un conjunto de índices de frecuencias (absolutas, relativas, corregidas) de una especie ligada a las diferentes clases del factor considerado (Daget, 1976).

El comportamiento de una especie en relación a un factor del medio se traduce generalmente por una cierta "amplitud ecológica" también designada "plasticidad" a ese descriptor. Esta plasticidad incluye un "óptimo ecológico" que pueden definir las condiciones más favorables para el desarrollo de la especie (Guillerm, 1969).

A partir de un conjunto de censos se definen el perfil ecológico de conjunto y las diferentes modalidades de perfiles de frecuencias de las especies, como a continuación se detalla:

Perfil ecológico de conjunto

El perfil ecológico de conjunto para un factor dado proporciona el n.º de censos efectuados en cada clase de ese factor.

Las clases en que ha sido dividido cada factor y el perfil de conjunto se expresan en la tabla 6.

Tabla 6. Clases en que se ha dividido cada factor y perfil de conjunto.

Clases del factor: (intervalo)	1 <	2 <	3 <	4 <	5 <	
M.O. (%)	1,4	11,1	20,8	30,4	40,1	49,8
pH H ₂ O	5,20	5,98	6,76	7,54	8,32	9,10
pH KCl	5,19	5,94	6,78	7,62	8,46	9,30
Cond (mS)	0,3	11,2	22,1	33,0	43,9	54,8
Humedad (%)	14,6	28,5	42,4	56,3	70,1	84,0
ACP 1	-2,65	-1,66	-0,67	0,32	1,31	2,30
Distancia (m)	0	600	1200	1800	2400	>2400
Clareo (%)	0	5	15	30	100	
P. humana	antes 1960	años 60	años 70-80			

Perfil de conjunto
(n° de censos por clase)

Clases del factor	1	2	3	4	5
M.O.	27	60	29	14	5
pH H ₂ O	9	47	34	28	14
pH KCl	18	55	25	25	9
Conductividad	20	28	50	32	2
Humedad	11	39	45	29	8
ACP 1	13	26	47	33	13
Distancia	16	61	13	26	15
Clareo	76	34	18	4	
P. humana	35	40	57		

Perfil de frecuencias de las especies

La amplitud ecológica de las especies con respecto a un factor puede expresarse en forma de perfiles de frecuencias absolutas (n.º de presencias o ausencias de la especie estudiada en función de dicho factor), de frecuencias relativas, o de frecuencias corregidas.

Los perfiles de frecuencias absolutas pueden inducir a error, ya que su significación depende del muestreo. Las frecuencias relativas suponen una mejora con respecto a las absolutas, ya que tienen en cuenta el n.º de censos efectuados en cada clase, es decir, el perfil de conjunto. Sin embargo, el perfil de las frecuencias relativas da frecuencias débiles para las especies raras, y frecuencias elevadas para especies presentes un gran n.º de veces. Para disminuir los desvíos entre las frecuencias raras y de las especies frecuentes, es preciso corregir las frecuencias relativas de cada especie dividiéndolas por la frecuencia relativa media de la especie en el conjunto de los censos. Este nuevo índice de frecuencia, llamado frecuencia corregida (C(k)) se escribe:

$$C(k) = \frac{U(k) / R(k)}{U(E) / NR} \quad \text{o lo que es lo mismo,}$$

$$C(k) = \frac{U(k) NR}{R(k) U(E)} \quad \text{donde,}$$

C(k) = índice de frecuencia corregida

U(k) = nº de presencias de la especie considerada en la clase K

R(k) = nº de censos efectuados en la clase K

U(E) = nº de presencias de la especie en el total de los censos

NR = nº total de censos

El perfil ecológico de frecuencias corregidas que tienen en cuenta la frecuencia media de la especie en el conjunto de los censos permite dilucidar la similitud ecológica del comportamiento de las especies que no aparecen cuando se examinan los perfiles ecológicos de las frecuencias absolutas.

Para separar los perfiles corregidos de 2 especies se puede aplicar como límite mínimo para la determinación de los perfiles el valor 1 porque los índices de frecuencia inferiores a este valor traducen una ligazón negativa con la clase del factor considerada (Daget, 1976).

Del total de las 42 especies censadas se han escogido para el análisis de los perfiles ecológicos de frecuencias corregidas un total de 24 en función de su representación en este muestreo (aparecían 3 o más veces).

Los perfiles de frecuencias corregidas de las especies con respecto a cada uno de los factores se presenta en las figuras 7 a 15.

4.2.2. ESPECIE INDICADORAS

El óptimo ecológico de una especie puede definir las condiciones del medio más favorables para su desarrollo. La especie puede, por lo tanto, caracterizar este dominio ecológico que corresponde a una o varias clases de un factor; se dice que es indicadora para ese factor ecológico. La especie se dice preferente si es más frecuente o más abundante en el intervalo así definido. Será indiferente si está igualmente abundante en todas las clases de un factor. Conviene señalar que una especie no es indicadora para un solo factor del medio sino para un intervalo ecológico plurifactorial (Guillem, 1969).

La combinación del cálculo de la información compartida (Godron, 1968; Gauthier et al, 1977) y otros parámetros de información con el de los perfiles de frecuencias corregidas se ha usado ampliamente para determinar las características indicadoras de las especies vegetales (Herrera et al, 1987). En este sentido, los perfiles ecológicos no son más que una etapa del análisis de la ecología de las especies.

La aplicación de las nociones de entropía e información (Godron, 1966, 1968) en la interpretación de los datos ecológicos será tratada mediante los conceptos de:

1. Entropía relativa a una especie: Entropía - especie
2. Entropía relativa a un factor ecológico: Entropía - factor
3. Información mutua especie - factor.

4.2.2.1. Entropía - especie

En la teoría de la información, la noción de entropía ha sido utilizada para expresar el grado de incertidumbre de un evento; bajo este precepto, la entropía es sinónimo de información.

El n.º de presencias o ausencias de cada especie permite calcular la incertidumbre o entropía relativa a esta especie, que será igual a la suma de las entropías correspondientes a su presencia y ausencia:

$$H(E) = \frac{U(E)}{NR} \log_2 \frac{NR}{U(E)} + - \frac{V(E)}{NR} \log_2 \frac{NR}{V(E)}$$

$U(E)$ = n.º de presencias de la especie E en el total de los censos.

$V(E)$ = n.º de ausencias de la especie E en el total de los censos

NR = n.º de censos

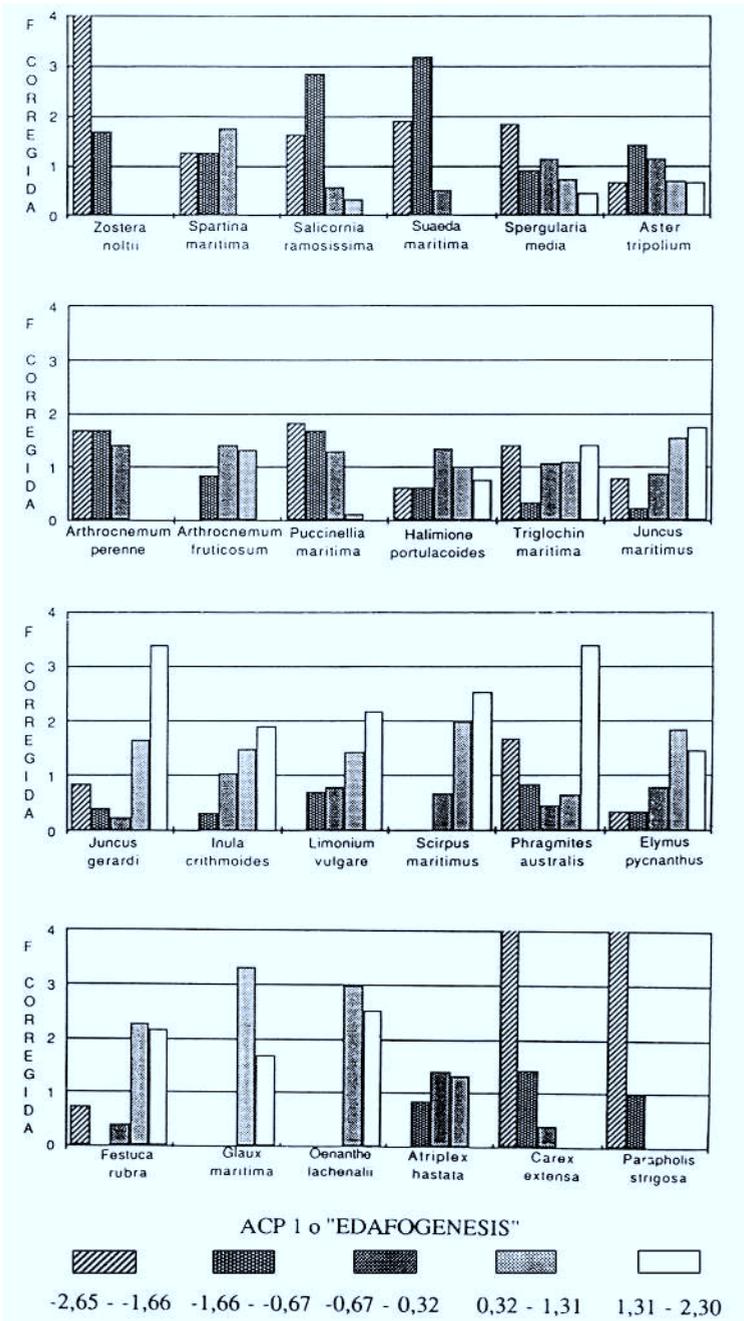


Figura 7. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor ACP 1 o edafogénesis.

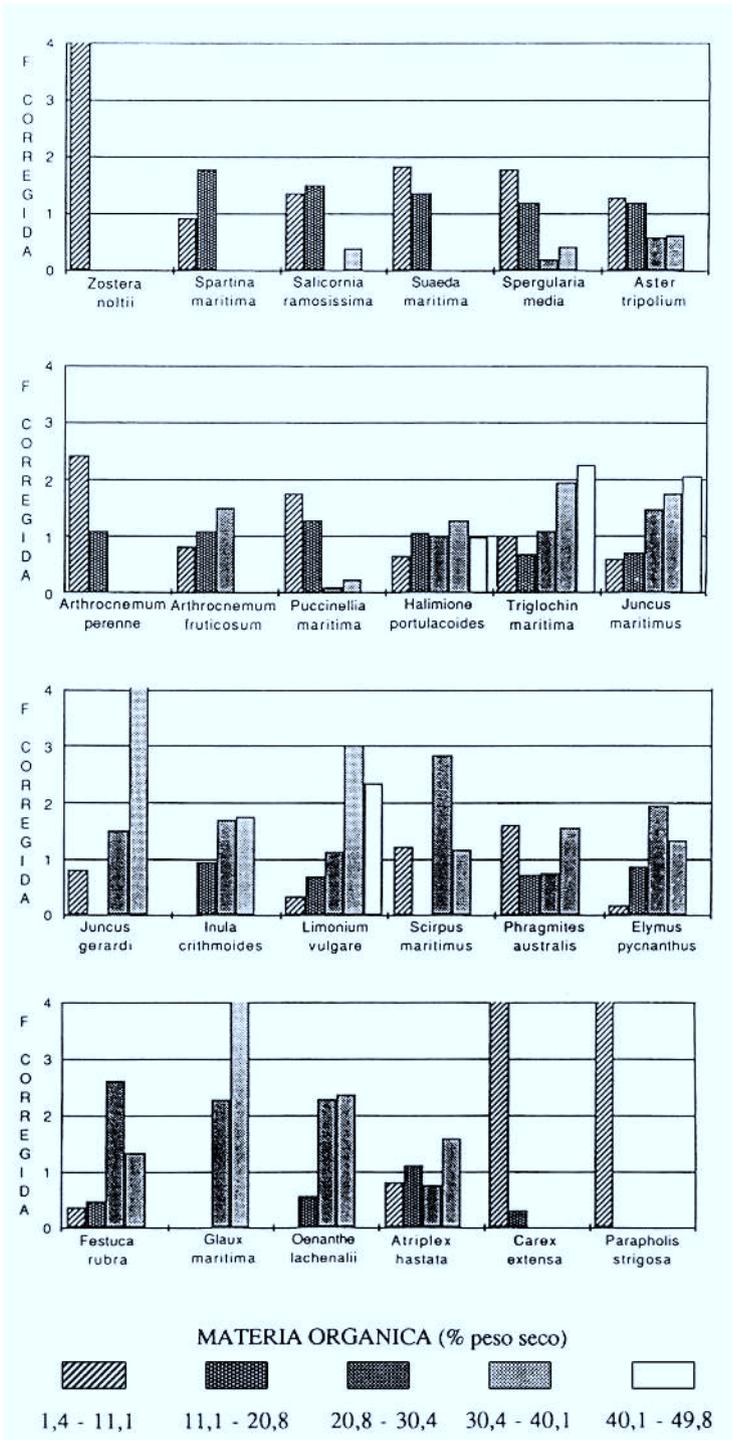


Figura 8. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor materia orgánica (% peso seco).

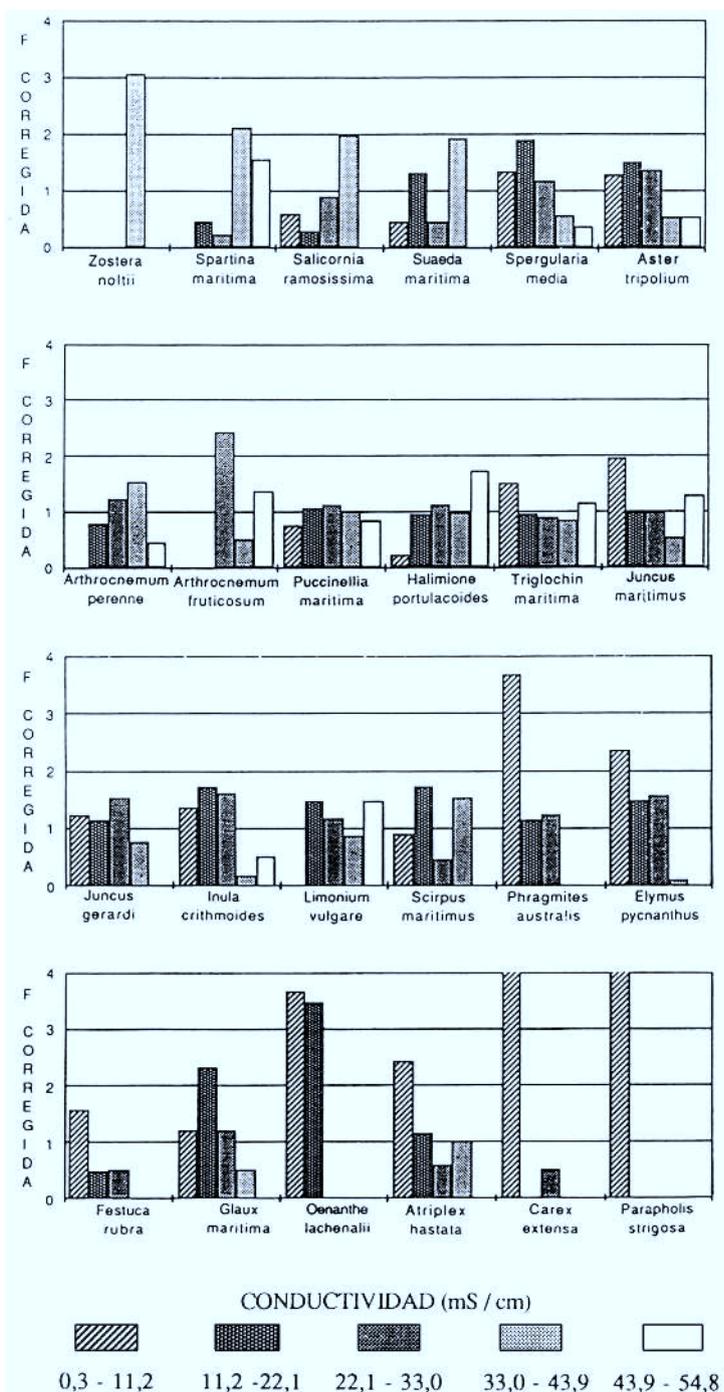


Figura 9. Perfiles ecológicos de frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor conductividad (mS) en el extracto de pasta saturada.

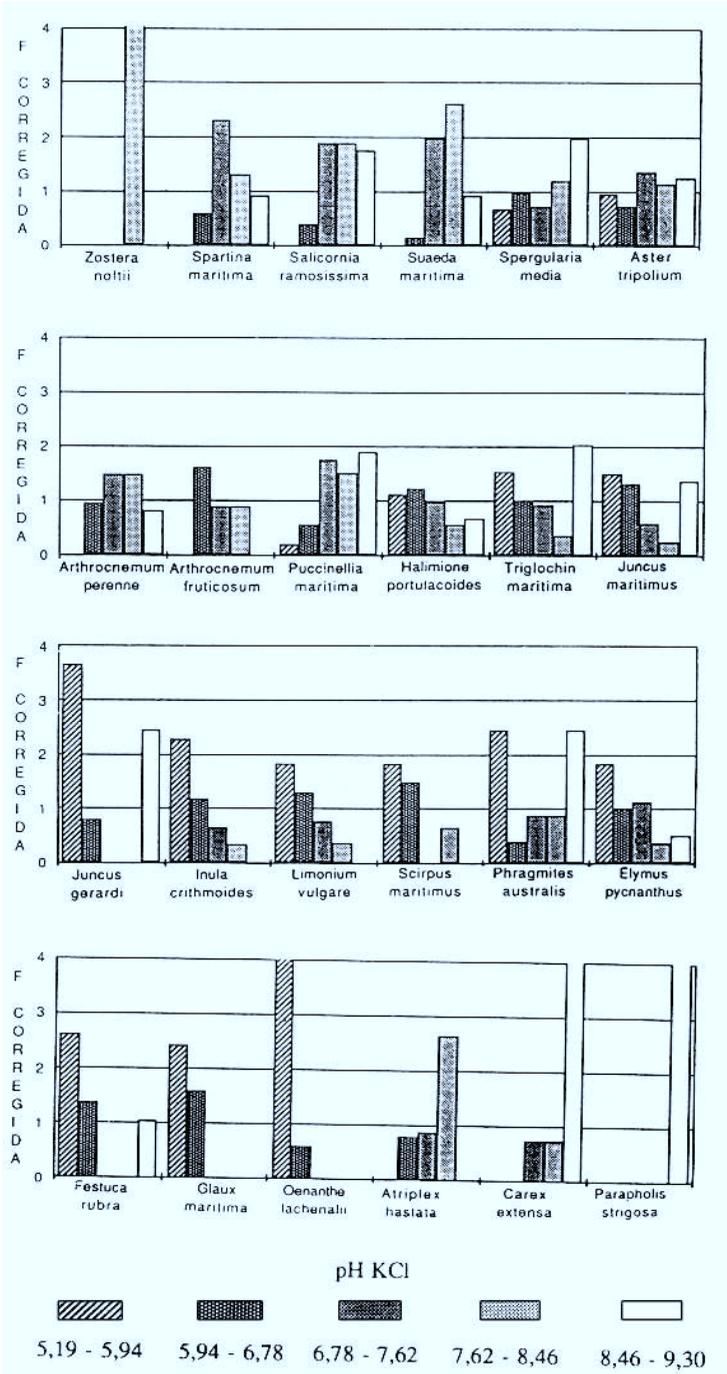


Figura 10. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al facto pH en KC1.

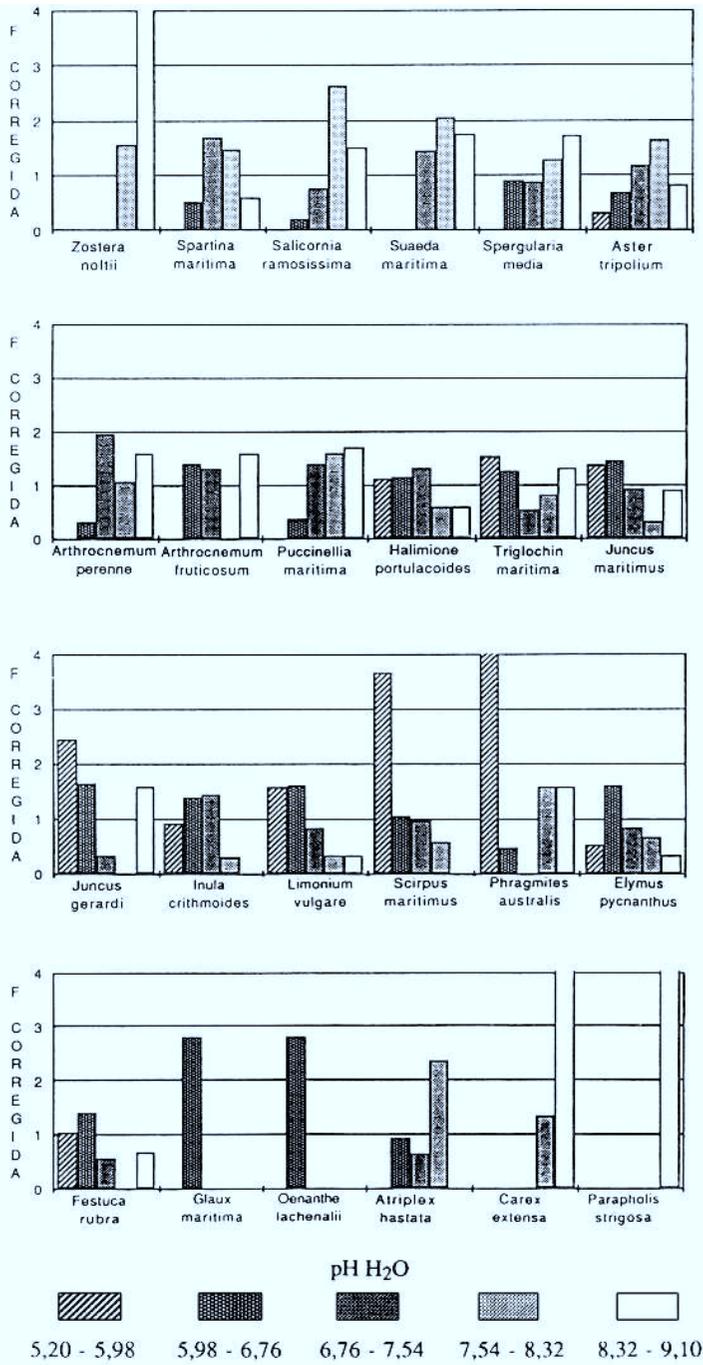


Figura 11. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor pH en H₂O.

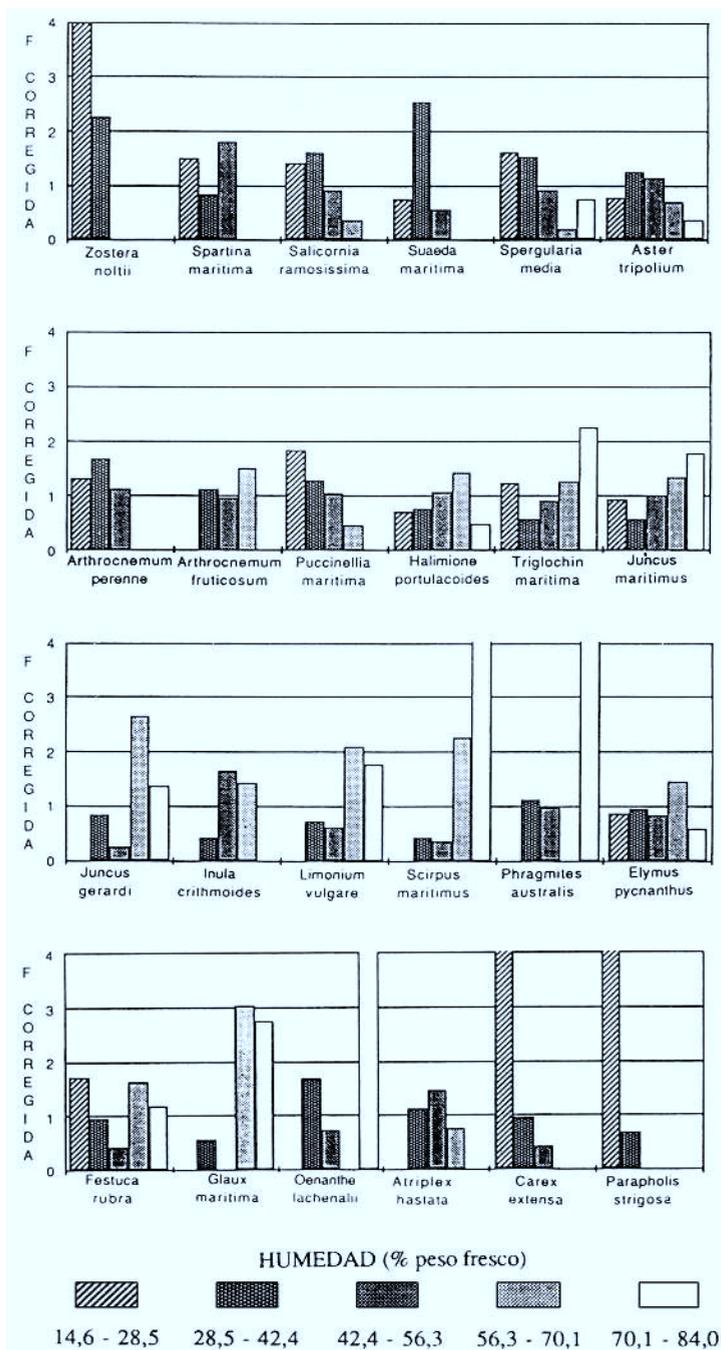


Figura 12. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor humedad de suelo (% peso fresco).

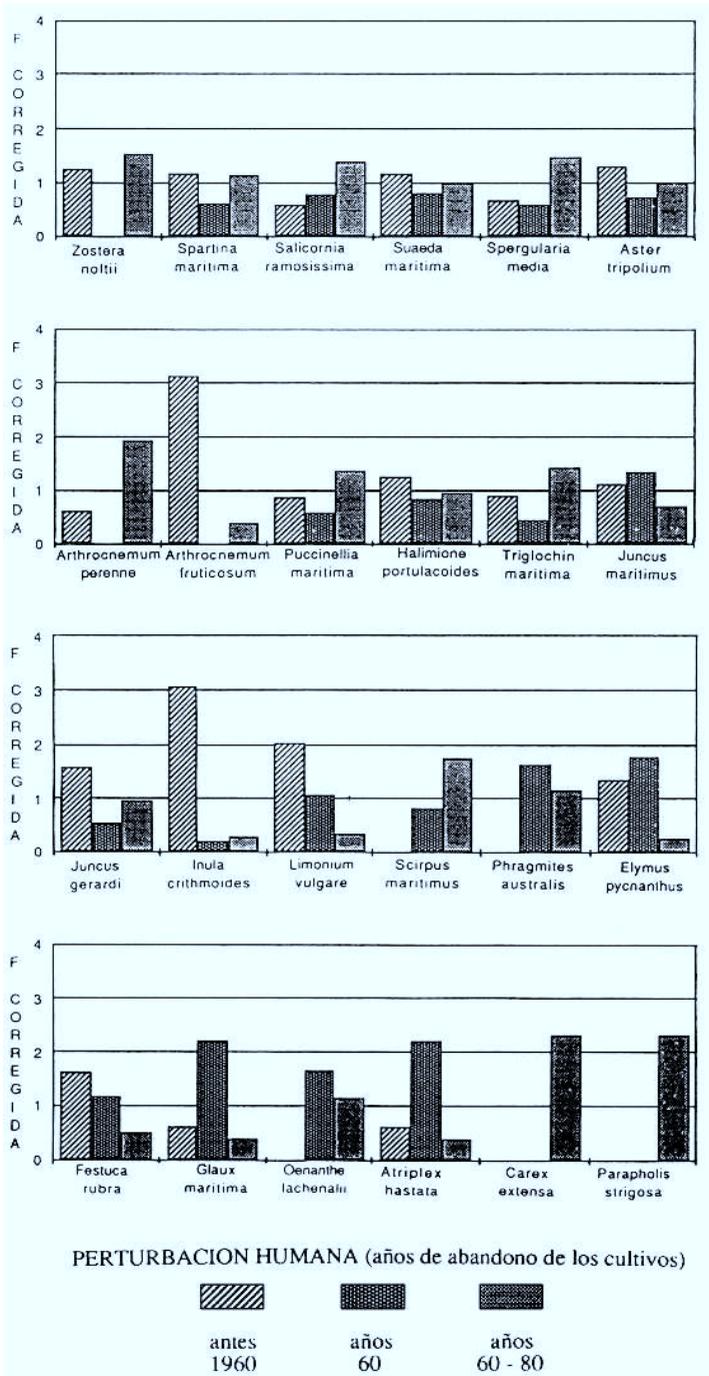


Figura 13. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor perturbación (tiempo de abandono de los cultivos y recolonización).

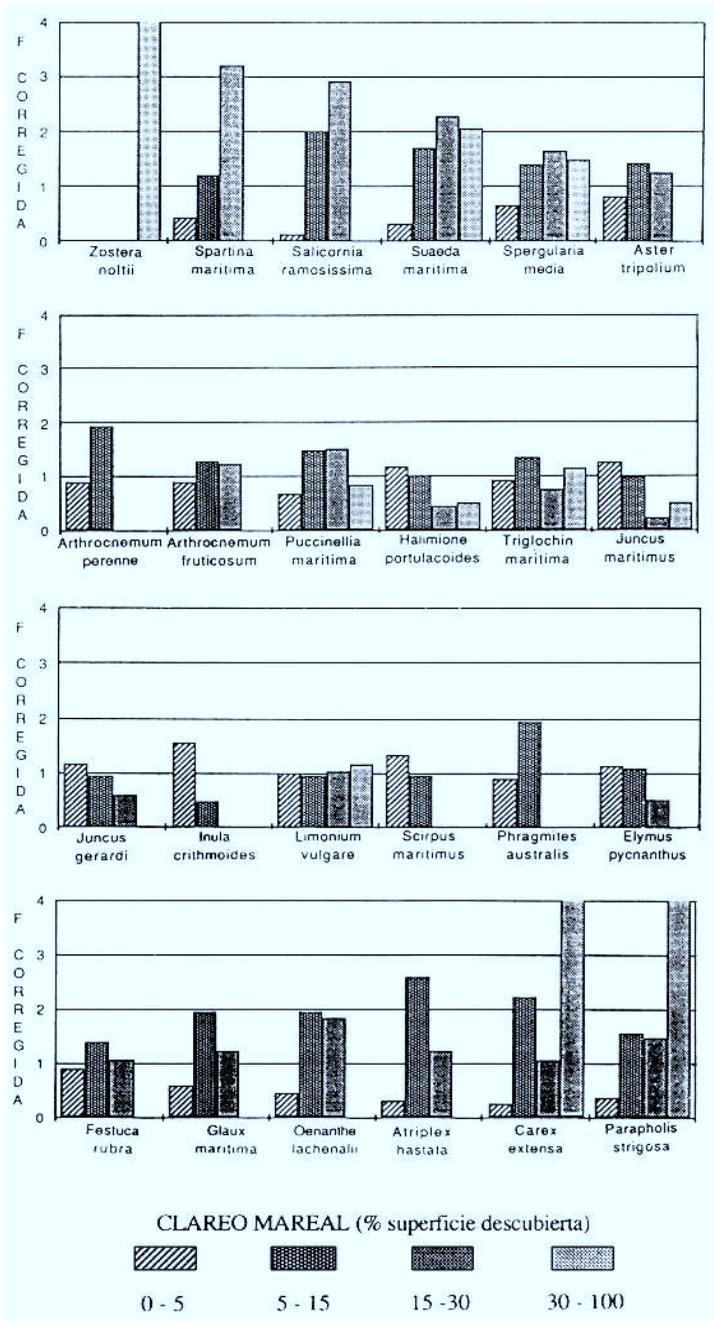


Figura 14. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas (/100) de 24 especies con respecto al factor grado del clareo.

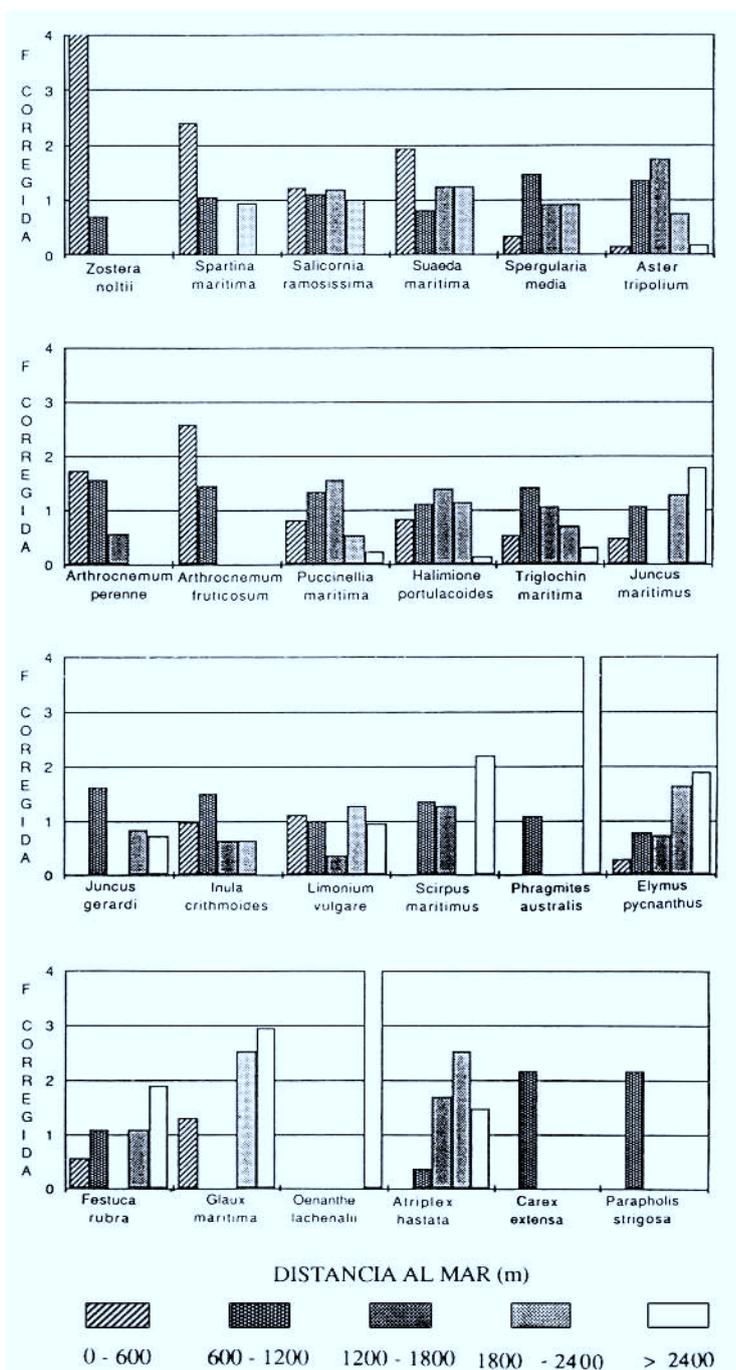


Figura 15. Perfiles ecológicos de las frecuencias corregidas de 24 especies con respecto al factor distancia a la salida del estuario.

La entropía - especie varía de 0 a 1, pues solo hay dos eventos posibles: la presencia o la ausencia. Si una especie está presente o ausente en todos los censos, la entropía, $H(E) = 0$, y si la especie está presente o ausente en la mitad de los censos la entropía es máxima, $H(E) = 1$ bit (la entropía se expresa en bits ya que su medida se refiere a un sistema de enumeración binario).

El diagrama de la figura 16 muestra la variación de la entropía en función de las frecuencias relativas de las especies. Las especies con una entropía más elevada (mayor de 0,700 bits) han sido, como se desprende de la figura 16, *Halimione portulacoides* (1,000), *Juncus maritimus* (0,999), *Aster tripolium* (0,932), *Puccinellia maritima* (0,875), *Limonium vulgare* (0,754) y *Triglochin maritima* (0,760). La máxima información (1 bit) la presentan las especies que se encuentran en la mitad de las muestras (*H. portulacoides* y *J. maritimus*) para las que la presencia y la ausencia son equiprobables (habrá por lo tanto mayor indeterminación).

4.2.2.2. Entropía relativa a un factor ecológico

A partir del perfil ecológico de conjunto para un factor, es posible calcular la entropía de este descriptor, designada como entropía - factor.

Para un factor L, la entropía es igual a:

$$H(L) = \sum_1^{NK} \frac{R(K)}{NR} \log_2 \frac{NR}{R(K)}$$

NK = n.º de clases

R(K) = n.º de censos efectuados en la clase K

NR = n.º total de censos

La indeterminación relativa de un factor es grande cuando los censos están uniformemente repartidos en sus diversas clases, es decir, sus estados son equiprobables.

La entropía factor varía de 0 a $\log_2 NK$, por lo que no está comprendida entre 0 y 1, sino que depende del n.º de clases del descriptor y del n.º de inventarios efectuados en cada una de sus clases (Guillerm, 1969), así cuanto mayor sea el número de clases, mayor es la entropía asociada a ese factor.

El valor máximo de la entropía-factor, que corresponde al mejor muestreo posible para ese factor, es decir el mismo n.º de censos en todas las clases, es igual al log, del n.º de clases:

$$H(L)_{\text{máx}} = \text{Log}_2 NK$$

Es difícil que el valor de la entropía - factor correspondiente a un muestreo sea máxima, sobre todo si las clases de la variable se determinan después de haber realizado el muestreo.

Teóricamente cuanto más grande sea el n.º de clases la precisión de los resultados es mayor, pero en la práctica un n.º excesivo de clases conduce a una repartición de los perfiles irregular, lo que los hace difícilmente interpretables puesto que la distribución de una especie en estas clases está mucho más ligada al azar que a un determinado comportamiento ecológico.

Al contrario, un n.º excesivamente pequeño de clases puede producir un enmascaramiento del óptimo ecológico de una especie, o la asignación de un mismo óptimo a dos especies que muestran una distribución disjunta si se tienen en cuenta un mayor n.º de clases.

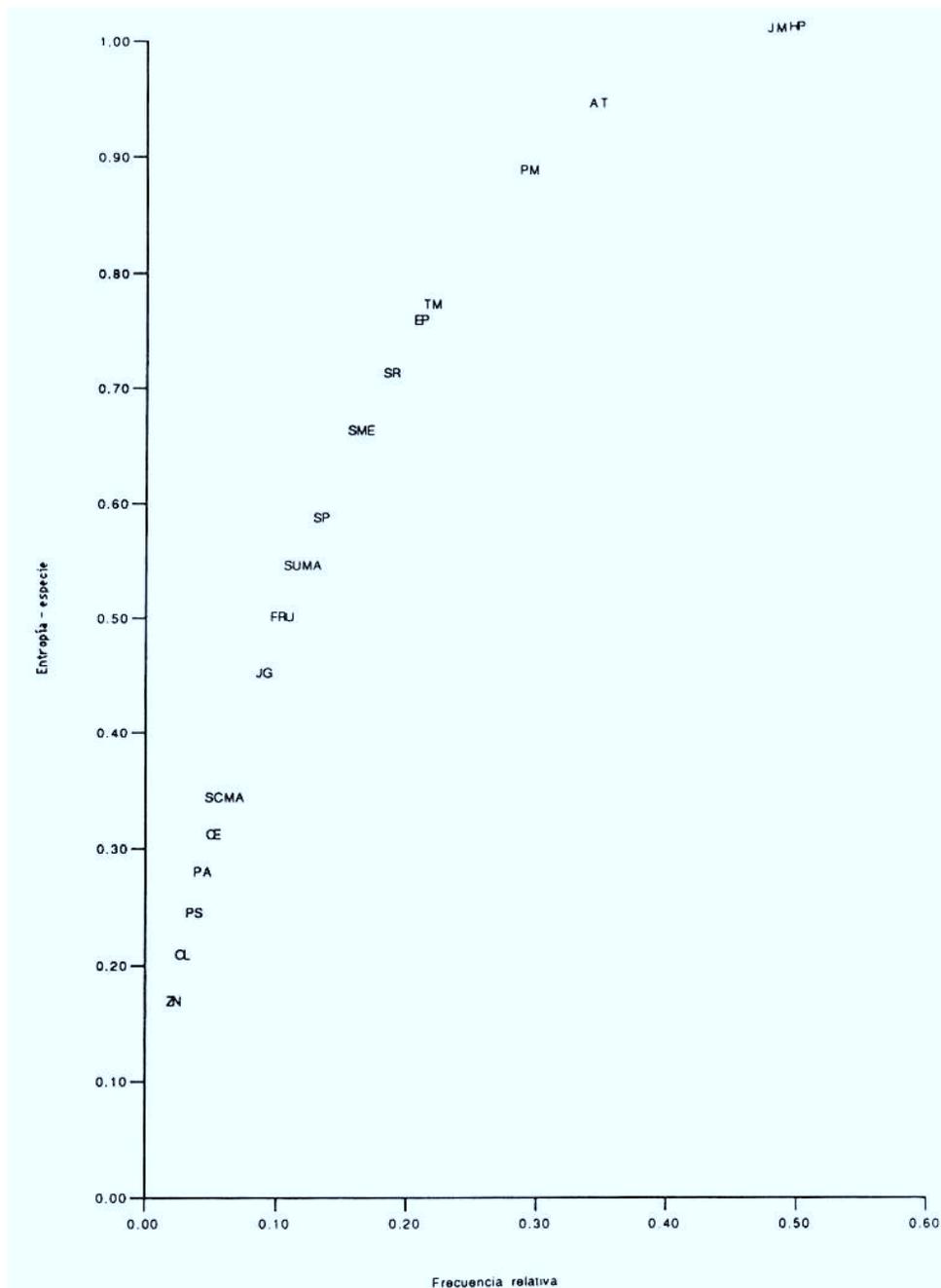


Figura 16. Variación de la entropía en función de la frecuencia relativa de las especies.

En este estudio se ha calculado el n.º de clases teniendo en cuenta la irregularidad de los perfiles resultantes y mediante el cálculo de los parámetros de información, entropía factor y razón entropía factor / entropía factor máxima; esta relación es lo que se denomina calidad del muestreo:

$$Q(L) = \frac{H(L)}{H(L) \text{ máx}}$$

En la tabla 7 se recoge un resumen de la información referente a los factores censados. Puede deducirse que la entropía relativa a cada factor es en algún modo dependiente del n.º de clases diferenciadas, siendo mayor cuantas más clases hayan sido definidas; de la misma manera la calidad del muestreo dependerá de la entropía asociada a cada factor. El factor mejor muestreado ha sido la perturbación humana, sin embargo, al poseer un bajo valor de información mutua media, no ha resultado ser un factor eficaz.

La calidad del muestreo ha sido buena en general, habiendo sido el factor clareo el peor censado debido a que la mayor parte de los censos se aglomeraban en la clase modal 1 (la mayor parte de los inventarios se presentaban en una vegetación tupida, que cubría el 95% de la superficie del suelo).

Tabla 7. Entropía - factor, informaciones mutuas medias de las 26 especies mejor representadas, entropía factor máxima y calidad de muestreo de los factores estudiados.

Factor	nº clases	Entropía	Inform. m. especie-factor	Entropía factor máxima	Calidad del muestreo
M.O.	5	1,901	0,066	2,322	0,819
pH KCl	5	1,994	0,066	2,322	0,859
pH H ₂ O	5	2,117	0,065	2,322	0,912
Hdad	5	2,073	0,053	2,322	0,893
Cond.	5	2,005	0,049	2,322	0,863
ACP 1	5	2,151	0,071	2,322	0,926
P. hum.	3	1,553	0,039	1,585	0,980
Clareo	4	1,507	0,041	2,001	0,753
Dist.	5	2,043	0,058	2,322	0,880

4.2.2.3. Información mutua especie - factor

La cantidad de información que proporciona una especie en relación a un factor ecológico puede ser estimada a partir de los perfiles ecológicos de presencia y ausencia de la especie; esta información se denomina información mutua entre la especie y un factor (Godron, 1968).

Para una especie E y un factor L, se escribe de la siguiente manera (Daget *et al.*, 1970):

$$I(L,E) = \sum_1^{NK} \frac{U(K)}{NR} \log_2 \frac{U(K)}{R(K)} \frac{NR}{U(E)} + \sum_1^{NK} \frac{V(K)}{NR} \log_2 \frac{V(K)}{R(K)} \frac{NR}{V(E)}$$

La información mutua para una especie y un factor ecológico da una estima del valor indicador de la especie para el conjunto de las clases de ese factor (Guillermo, 1969). Las especies en que la información mutua especie - factor es elevada tienen una distribución localizada en ciertas clases de la variable ecológica, éstas serán las especies características; Cuando la probabilidad de presencia de la especie es la misma para cada clase, $I(L,E) = 0$.

La media de la información mutua provista por las especies examinadas difiere de una variable a otra. Un valor elevado es un índice del papel discriminante del factor estudiado.

El cálculo de la información mutua especie - factor permite determinar cuales son, entre los factores ecológicos analizados, aquéllos que juegan un papel importante en la distribución de las especies, es decir, dilucidar cuales son los factores activos.

En la tabla 8 se presenta la información mutua especie-factor de 26 especies con las que se ha obtenido la información mutua media especie/factor. Teniendo en cuenta la información proporcionada por el análisis de los perfiles de las frecuencias corregidas, y el valor de información de la especie con el factor, cabe distinguir las especies indicadoras (aquellas con valor de $I(L,E) > 0,100$ se señalan con *) y la orla de especies que prefieren los estadios bajo, medio o altos de la variable en cuestión. De esta manera, con respecto a algunos de los factores relevantes, como son, el grado de edafogénesis (ACP 1), la materia orgánica y la conductividad, se puede destacar:

Grado de edafogénesis (ACP 1):

Niveles bajos (-2,6 a -0,7): *Salicornia ramosissima* (*), *Puccinellia maritima* (*), *Suaeda maritima* (*), *Spergularia media*, *Carex extensa*, *Parapholis strigosa*, *Arthrocnemum perenne*, *Aster tripolium*.

Niveles medios (-0,7 a 0,32): *Halimione portulacoides*, *Spartina maritima*, *Arthrocnemum fruticosum*, *Atriplex hastata*.

Niveles altos (0,32 a 2,3): *Juncus maritimus* (*), *Juncus gerardi*, *Limonium vulgare*, *Inula crithmoides*, *Glaux maritima*, *Oenanthe lachenalli*, *Scirpus maritimus*, *Elymus pycnanthus*, *Festuca rubra*, *Phragmites australis*.

Materia orgánica (% peso):

Niveles bajos (1,4 a 20,8%): *Salicornia ramosissima* (*), *Arthrocnemum perenne* (*), *Puccinellia maritima* (*), *Spartina maritima*, *Suaeda maritima*, *Zostera noltii*, *Spergularia media*, *Carex extensa*, *Parapholis strigosa*, *Aster tripolium*.

Niveles medios (20,8 a 40,1%): *Arthrocnemum fruticosum*, *Scirpus maritimus*, *Elymus pycnanthus*, *Festuca rubra*.

Niveles altos (40,1 a 49,8%): *Juncus maritimus* (*), *Limonium vulgare* (*), *Juncus gerardi* (*), *Halimione portulacoides*, *Triglochin maritima*, *Inula crithmoides*, *Glaux maritima*, *Oenanthe lachenalli*.

Conductividad (mS)

Niveles bajos (0,3 a 22,1 mS): *Juncus maritimus* (*), *Aster tripolium* (*), *Elymus pycnanthus* (*), *Carex extensa* (*), *Parapholis strigosa* (*), *Spergularia media*, *Glaux maritima*, *Oenanthe lachenalli*, *Atriplex hastata*, *Phragmites australis*, *Inula crithmoides*, *Festuca rubra*.

Niveles medios (22,1 a 33,0 mS): *Arthrocnemum fruticosum*, *Puccinellia maritima*, *Juncus gerardi*.

Niveles altos (33,0 a 54 mS): *Salicornia ramosissima*, *Suaeda maritima*, *Arthrocnemum perenne*, *Halimione portulacoides*.

Para el resto de los factores, las especies que han resultado ser más indicadoras han sido:

pH en H₂O y pH en KCl: *Salicornia ramosissima*, *Suaeda maritima*, *Puccinellia maritima*, *Carex extensa*, *Parapholis strigosa* (niveles altos, 7,5 - 9,3). *Juncus maritimus*, *Juncus gerardi* (niveles bajos, 5,2-6,4).

Humedad (% peso): *Suaeda maritima*, *Parapholis strigosa* (niveles bajos, 14,6 - 354%).

Distancia a la salida de la ría (m): *Aster tripolium* (media distancia, ± 1200 m), *Juncus maritimus*, *Oenanthe lachenali* (lejano a la salida, > 1800 m)

Perturbación humana (años de abandono): *Arthrocnemum perenne*, *Inula crithmoides* (largo tiempo de abandono, antes de los años 60).

Clareo (%): *Salicornia ramosissima*, *Zostera noltii* (fuerte clareo mareal, >30%).

De estos resultados se deduce que las especies indicadoras se repiten para los diferentes factores, como el pH, la humedad, la materia orgánica y la conductividad, lo que indica de alguna manera el notable grado de variación conjunta que experimentan dichas variables físico-químicas.

De la figura 17 se desprende que el grupo de factores más eficaces han sido el formado por la combinación lineal de las variables (ACP 1, o grado de edafogénesis), la materia orgánica, y el pH en KCl y en H₂O. En este sentido, cabe deducir que la variación ambiental en la marisma tiene una direccionalidad clara que no se dispersa en gradientes secundarios: la materia orgánica sintetiza eficazmente el estado edáfico en los diferentes puntos muestreados. Estos tres factores tienen que ver con el grado de independencia mareal que habría sido mejor definido por el factor altura; desafortunadamente, la ausencia de marcas de nivel medio mareal en la marisma y lo intrincado de la marisma imposibilitaron el censo de este factor.

El pH en KCl ha resultado ser ligeramente más eficaz que el pH en H₂O, quizá debido a que el primero es el pH potencial del suelo, mientras que el segundo es el pH actual, y como tal, se presta a un mayor variabilidad y a una mayor indeterminación.

Gray & Bunce (1972) encontraron que la variación en la vegetación halófila en la bahía de Morecambe (Este de Inglaterra) estaba más ligada a factores edafológicos, como la M.O. o el N total, que a la propia altura y a la salinidad del suelo, deduciendo que las plantas podrían ser más indiferentes a la salinidad o a la altura que ocupaban (es decir pueden presentar una mayor elasticidad estos factores) que al complejo de factores asociados a la formación del suelo. Basset (1977) obtuvo en la Camarga francesa, en una marisma no inundable, resultados semejantes basado en análisis multifactoriales. Otros trabajos relacionados con los medios salobres costeros ponen de relieve también esta preponderancia de los factores nutricionales o del estado trófico del suelo sobre los derivados del estrés salino (González Bernáldez *et al.*, 1978; Carnevale *et al.*, 1987) y en otros, la mayoría, se destaca a la altura como factor principal, siendo la salinidad un elemento sobreimpuesto a éste (Hinde, 1954; Adams, 1968; Tyler, 1971; Hutchinson, 1982; Zahran, 1987).

La distancia al mar es un factor relativamente importante al estar relacionado con la altura. Probablemente un aumento en el n.º de clases hubiera producido un mayor valor I(E,L),

sin embargo, este factor no refleja la topografía al no tener en cuenta el aumento de altura en las márgenes de la ría cercanas a la salida de la ría.

La humedad tiene una mayor información mutua que la salinidad. Como señala Chapman (1976) es improbable que este factor tenga una importancia muy grande en la distribución de las plantas, debido a que en general no es un factor escaso en la marisma. Su elevado valor de I(E,L) es debido a la variación paralela a la de la materia orgánica.

Tabla 8. Información mutua especie-factor de 26 especies con los diferentes descriptores. Se han señalado aquellos valores mayores de 0,100, que denotan el valor indicador de la especie con el factor en cuestión.

Especie	ACP1	Hdad	p H ₂ O	pH KCl	Cond.	M.O.	Dist	P. hum	Clareo
Zn	0,049	0,034	0,047	0,056	0,021	0,054	0,033	0,012	0,131
Sm	0,084	0,074	0,039	0,060	0,062	0,087	0,060	0,007	0,073
Sr	0,160	0,057	0,151	0,124	0,021	0,101	0,038	0,020	0,213
AP	0,094	0,075	0,064	0,038	0,052	0,110	0,089	0,104	0,057
Af	0,016	0,012	0,022	0,038	0,014	0,010	0,038	0,055	0,003
HP	0,071	0,062	0,066	0,051	0,071	0,025	0,095	0,019	0,052
Pm	0,190	0,077	0,132	0,121	0,035	0,148	0,067	0,035	0,046
Tm	0,028	0,033	0,024	0,039	0,026	0,031	0,040	0,038	0,008
Sme	0,018	0,044	0,028	0,014	0,033	0,056	0,054	0,025	0,025
Jm	0,192	0,085	0,139	0,164	0,127	0,146	0,182	0,056	0,093
Jg	0,061	0,063	0,059	0,105	0,009	0,130	0,043	0,011	0,007
At	0,036	0,031	0,067	0,026	0,104	0,044	0,129	0,019	0,048
IC	0,043	0,055	0,044	0,045	0,038	0,056	0,035	0,135	0,055
Lv	0,070	0,094	0,062	0,066	0,038	0,100	0,093	0,000	0,093
EP	0,066	0,013	0,044	0,038	0,105	0,080	0,052	0,099	0,020
Suma	0,145	0,113	0,108	0,122	0,004	0,081	0,034	0,002	0,063
Gm	0,075	0,056	0,071	0,041	0,004	0,082	0,059	0,020	0,012
OI	0,048	0,024	0,046	0,053	0,046	0,021	0,101	0,014	0,012
Ce	0,081	0,082	0,121	0,140	0,118	0,087	0,062	0,067	0,039
PS	0,098	0,103	0,163	0,165	0,110	0,091	0,043	0,047	0,024
Scma	0,045	0,050	0,026	0,032	0,018	0,067	0,038	0,033	0,018
Ah	0,016	0,043	0,013	0,023	0,027	0,008	0,031	0,020	0,031
Pa	0,019	0,042	0,044	0,017	0,070	0,006	0,054	0,022	0,018
Fru	0,082	0,022	0,045	0,088	0,089	0,062	0,025	0,019	0,008
Plm	0,016	0,020	0,017	0,020	0,018	0,014	0,060	0,045	0,006
Bh	0,035	0,034	0,035	0,020	0,034	0,014	0,013	0,011	0,013
Σ	1,838	1,368	1,687	1,710	1,275	1,715	1,415	1,008	1,075
x	0,071	0,053	0,065	0,066	0,049	0,066	0,041	0,039	0,041

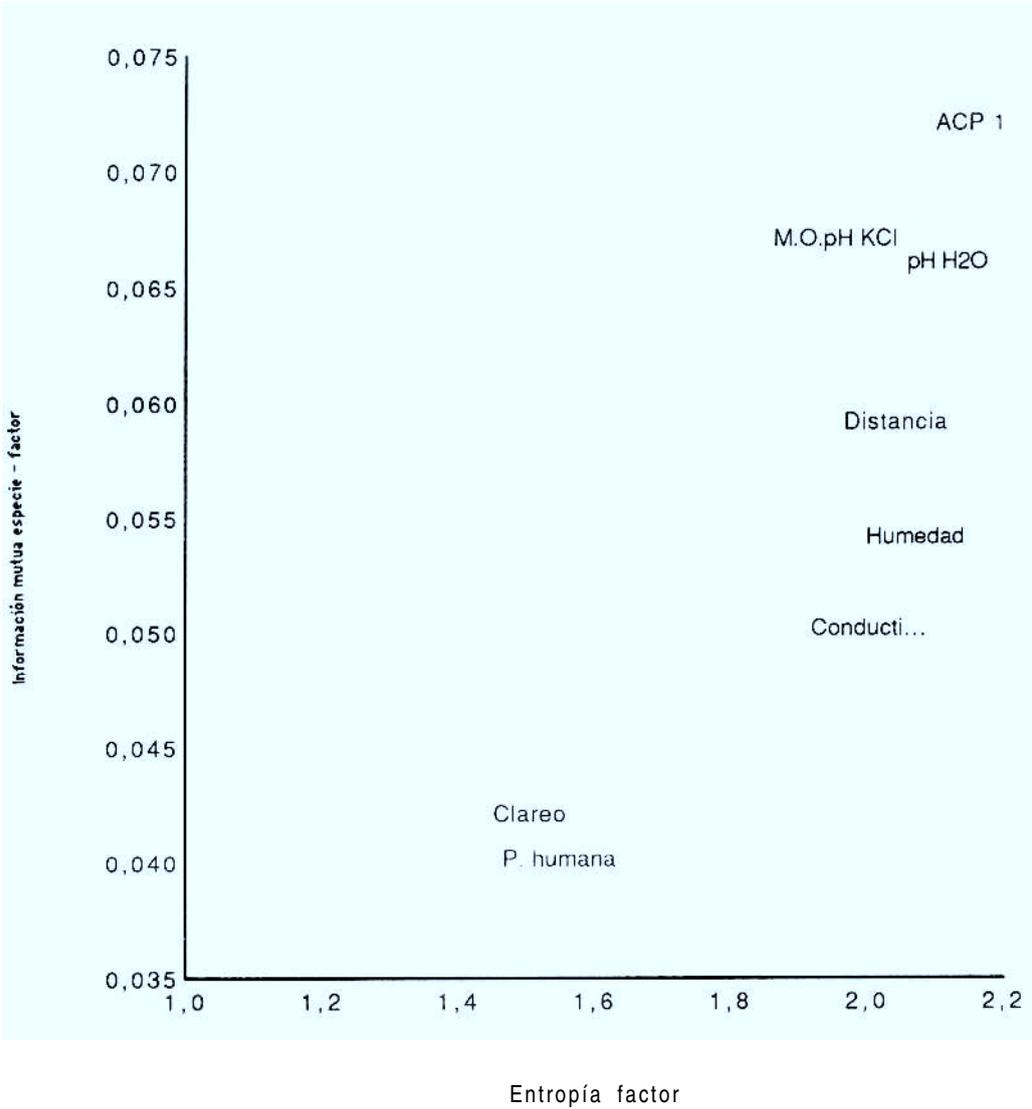


Figura 17. Información mutua media de los factores censados en este estudio.

Otro hecho interesante es la menor entropía e información mutua de la conductividad. En un principio se podría pensar que la salinidad es el factor que debiera discriminar la presencia de las especies. La causa de ésta menor eficacia puede ser la mayor variabilidad a pequeña escala no solo espacial sino temporal de este factor respecto a la M.O., el pH e incluso la humedad, que se comportan como variables más conservativas y menos aleatorias. Probablemente la hipótesis más correcta sea la de que las especies halófilas, habituadas a un habitat donde las condiciones hidrológicas y de salinidad son muy cambiantes, estén adaptadas a estos cambios siendo capaces de desarrollarse en un amplio rango de valores

de salinidad, de ahí que en la marisma de Mundaka el estado trófico del suelo (materia orgánica y pH) tenga un mayor valor predictivo en la organización de la vegetación que la propia salinidad.

La eficacia del resto de los factores es menor, debido a la menor diferenciación en clases y al también menor valor de entropía - factor.

El grado de perturbación medido como tiempo de abandono de las labores de cultivo en zonas antiguamente ganadas a la marisma posee una información mutua baja a pesar de que la calidad del muestreo es buena. Este hecho es relevante en el sentido de que este factor no parece ejercer un papel determinante en la distribución de las plantas halófilas. Todo parece indicar que la sucesión tras la salinización de antiguos cultivos se produce muy rápidamente, como se reflejaba en la rápida colonización de las anuales halófilas *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima* inmediatamente después de la rotura de una muna en las inundaciones de 1983 en la zona de Murueta. Posteriormente la estabilización es relativamente rápida con la entrada de especies perennes ubiquestas de crecimiento clonal muy denso como *Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus* (tienen una entropía máxima) y *Elymus pycnanthus*, que ya no son desplazadas de la marisma media y alta por otras especies, produciendo en general mosaicos de grano grueso de baja diversidad.

Todo esto redundaría en que las diferencias entre las áreas respecto a su grado de perturbación no se refleja en la composición florística, si se exceptúa la preferencia de algunas especies como *Plantago maritima*, *Arthrocnemum fruticosum* o *Inula chritmoides* hacia zonas donde la intervención humana dejó de manifestarse hace más tiempo (área de Kanala).

Bakker (1985) encontró que tras el abandono de una marisma pastoreada, se alcanzaba la dominancia de una sola especie en unos cinco años llegándose a valores de diversidad muy bajos en los siguientes diez años debido a la acumulación de desechos vegetales sin mineralizar; cuando se renovaban las actividades de pastoreo y segado periódico la diversidad volvía a aumentar produciéndose una sucesión retrogresiva, ya que hacían acto de presencia especies de la marisma baja no presentes anteriormente. Este aumento de la diversidad era atribuido a la disminución y mineralización de la cantidad de desechos orgánicos ('litter') y al clareo en la vegetación predominante; en definitiva la perturbación periódica impedía la dominancia total de una sola especie y la vegetación adquiriría la forma de mosaicos de grano fino como expresión de diferencias abióticas a pequeña escala que en un principio eran enmascaradas por la dominancia de especies como *Elymus pycnanthus*.

Es probable que la diferenciación en un mayor n.º de clases modales hubiese proporcionado una mayor información respecto a la preferencia de las especies a un determinado estado del factor considerado, pero podría concluirse que las comunidades vegetales en la marisma de Mundaka se caracterizan por una alta resiliencia en lo que se refiere a su rápida recuperación tras episodios de intervención humana continuada, si bien, esto no significa que la diversidad específica queda restaurada. Ante el desconocimiento de la composición florística anterior a la práctica histórica de cultivos no se puede aventurar si la diversidad específica de la marisma de Mundaka ha disminuido o ha aumentado, pero puede concluirse que la vegetación se ha desarrollado en mosaicos de grano grueso de baja diversidad por el dominio de muy pocas especies y una aparente estabilidad que no permite la entrada de otras especies.

El clareo o grado de superficie descubierta es el factor menos discriminatorio de los censados. Este factor discierne únicamente entre las especies relacionadas con ambientes donde se produce una perturbación mareal considerable (como los ocupados por *Zostera noltii* y *Salicornia ramosissima*) con altos valores para las clases modales 3 y 4 y las que ocu-

pan el nivel a partir de la pleamar, donde la influencia de la marea decae fuertemente teniendo menor peso en la distribución de las especies.

4.2.3. BARICENTRO DEL PERFIL ECOLOGICO

El método que consiste en calcular el baricentro de un perfil ecológico tiene por fin ordenar las especies a lo largo de un solo gradiente ecológico (Daget & Godron, 1982). Este método tiende a traducir la información provista por el conjunto del perfil por medio de un único número, la abscisa y del baricentro de ese perfil y después ordenar las especies según los valores obtenidos. La ecuación del baricentro es la siguiente:

$$g = \frac{\sum_i m_i d_i}{\sum_i m_i}, \text{ en la que,}$$

m_i : índice de frecuencia

d_i : número de la clase correspondiente

El análisis de los perfiles ecológicos establecidos a partir de las frecuencias corregidas indica la amplitud ecológica de cada especie en relación a un factor ecológico, y mediante el cálculo del baricentro del perfil se calcula su preferencia ecológica (Guillerm & Sutisna, 1983).

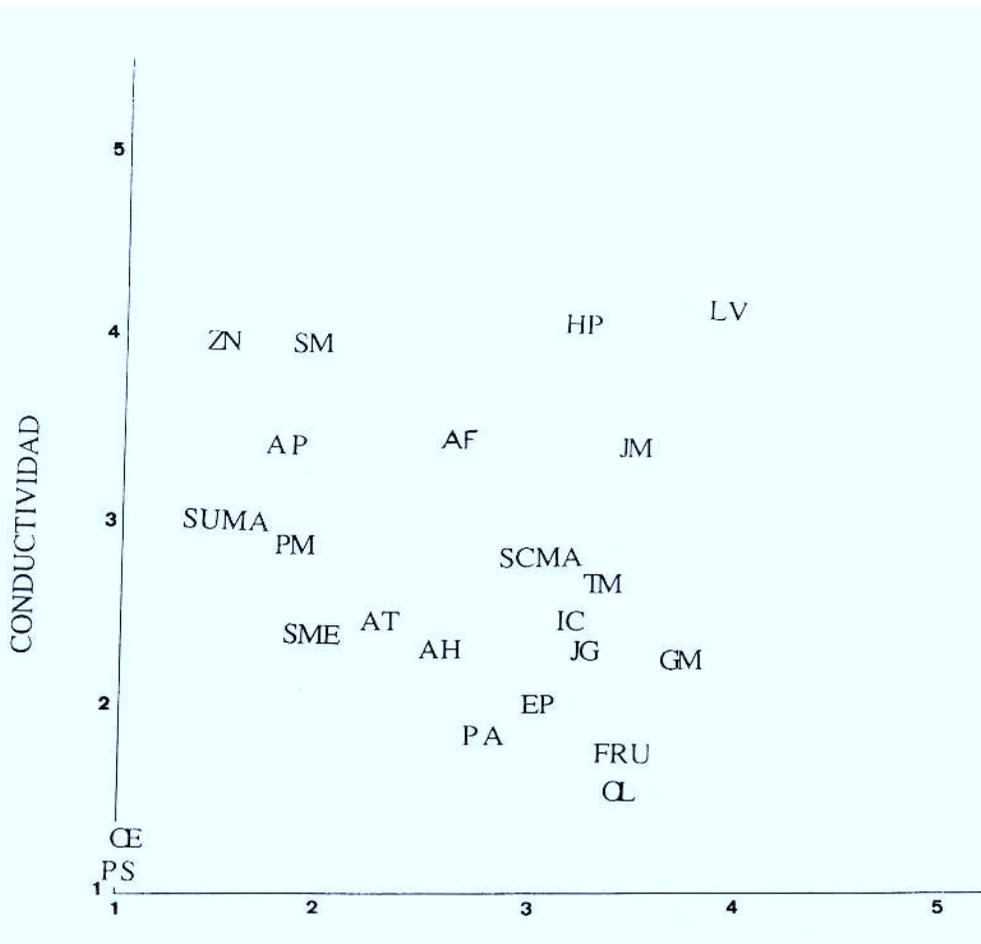
En la figura 18 se representa el baricentro de las especies escogidas en relación al plano formado por los factores materia orgánica y conductividad. Esta representación bivariante sobre estos factores químicos relativamente independientes es más realista que cuando se tiene en cuenta un solo factor, ya que las especies suelen ser indicadoras no solo de un factor sino de varios a la vez. El gráfico permite diferenciar grupos de especies de suelos oligótrofos no salinos (*Carex extensa*, *Parapholis strigosa*) y salinos (*Zostera noltii*, *Spartina maritima*, *Suaeda maritima*, *Salicornia ramosissima* y *Arthrocnemum perenne*) de los eútrofos no salinos (*Festuca rubra*, *Elymus pycnanthus*, *Oenanthe lachenalii*, *Glaux maritima* y *Phragmites australis*) y salinos (*Halimione portulacoides*, *Juncus maritimus*, *Limonium vulgare*); quedando algunas especies con requerimientos intermedios, como se observa en el gráfico.

4.2.4. APROXIMACION MULTIVARIANTE AL OPTIMO ECOLOGICO DE LAS ESPECIES

Como señala Gounot (1969), la mayor parte de las especies, si no todas, son indicadoras o preferentes de toda una serie de factores, y no se encuentran a no ser que varios tomen simultáneamente valores situados en un intervalo conveniente. Este intervalo ecológico plurifactorial es llamado por este autor el "dominio ecológico" de la especie, por eso aparecen generalmente subdivisiones en cada grupo unifactorial, que corresponden a diferencias de comportamiento de las especies en relación a otros factores (Corre, 1977).

Los valores de frecuencia corregida de las especies en relación con los factores abióticos pueden ser analizados mediante un análisis multivariante en el espacio factorial de las especies, con el fin de detectar la preferencia de las especies con respecto a una determinada clase del factor del conjunto de las variables introducidas en el análisis. El fondo metodológico de esta aproximación multivariante fue desarrollada por Romane (1972) para un análisis factorial de correspondencias.

En la figura 19 se representa el resultado gráfico del ACP, expresándose las coordenadas de las especies mejor representadas (20) en relación con los dos primeros ejes de análisis (ejes que explican un 55% de la varianza total, 37% y 18%, respectivamente). Las especies con mayores factores de carga para el primer eje han sido, en la parte positiva, *Juncus*



MATERIA ORGANICA

Figura 18. Diagrama de baricentro de las especies escogidas respecto a las clases de los factores materia orgánica del suelo y conductividad.

maritimus y *Limonium vulgare*, mientras que en la parte negativa destacan *Puccinellia maritima* y *Salicornia ramosissima*. En lo que se refiere al segundo eje, *Arthrocnemum fruticosum* y *Halimione portulacoides* aportan unos factores de carga muy positivos, como viene indicado por su situación en el gráfico, caracterizándose *Carex extensa* y *Parapholis strigosa* con unos valores muy negativos para este factor. La interpretación ecológica obtenida a partir de este análisis es semejante al baricentro de dos factores, pero más completa al haber tenido en cuenta el resto de los factores abióticos independientes.

En este sentido las especies con un óptimo ecológico para los suelos con pH alto, baja humedad, así como materia orgánica y conductividad, fuerte clareo, reciente perturbación y proximidad a la salida de la ría, ocupan el primer cuadrante (figura 20), siendo éstas, *Aster tripolium*, *Spergularia media* y *Puccinellia maritima*, mientras que *Carex extensa*, *Parapholis strigosa* caracterizan los suelos con menor salinidad. En el segundo cuadrante, se incrementan la humedad y la materia orgánica, hasta alcanzar valores medio-bajos, la conductividad (niveles medios), baja el pH (neutro-alcálico), apareciendo las especies ligadas a la cercanía de la salida de la ría: *Spartina maritima*, *Suaeda maritima*, *Salicornia ramosissima*, *Arthrocnemum perenne*. El tercer cuadrante está definido por *Halimione portulacoides*, *Inula crithmoides* y *Limonium vulgare*, especies indicadoras de suelos muy salinos, con una retención de agua alta, porcentaje de M.O. elevado y fuerte bajada del pH. Finalmente, en suelos que tienden a la desalinización, con alto contenido en M.O. y muy húmedos, situados en la cola del estuario, muy independizados de la influencia mareal destacan *Juncus maritimus*, *Scirpus maritimus*, *Juncus gerardi*, *Elymus pycnanthus*, *Triglochin maritima* y *Phragmites australis*, éstas dos últimas con preferencia hacia los suelos menos salinos.

En resumen podemos asociar el primer eje, el más decisivo del análisis, con un gradiente de eutrofia ligado a la independencia mareal (determinado por los factores M.O., pH, humedad, distancia), y el segundo eje a un gradiente de salinidad (definido por la conductividad). Sobre la base del espectro de dispersión de las clases de los diferentes factores, la perturbación y el clareo, cuya dispersión es pequeña en comparación con los otros factores, son los descriptores menos decisivos, lo cual coincide con los resultados del análisis de la información mutua especie - factor, mientras que los factores físico-químicos y la distancia muestran una amplia dispersión que se relaciona con la mayor información mutua que aportan estos factores.

4.3. Estudio de las comunidades vegetales mediante el análisis factorial

4.3.1. INTRODUCCION

El uso de técnicas multivariantes para la detección de gradientes ecológicos es habitual en el estudio de la vegetación. Austin (1976) sugiere que la ordenación tiene dos objetivos: la búsqueda de tendencias o pautas de variación en la composición y la reducción de la dimensionalidad. En cualquier caso se trata de entender las pautas complejas de las comunidades naturales en relación con los ambientes que se observan en el campo. Un test apropiado de entender la ordenación es la predicción: dada una ordenación satisfactoria, se debería poder predecir (a) a partir de la composición de una muestra localizable en la ordenación las características probables de ese ambiente (b) de la posición de los lugares en el plano la probable composición de la comunidad en ese punto.

En la controversia sobre la utilización de las técnicas multifactoriales para la ordenación de los datos se ha apuntado en diferentes ocasiones algunas deficiencias a las que se encuentran sujetos procedimientos normalmente utilizados como el Análisis de Correspondencias (AC o AFC) y el Análisis en Componentes Principales (ACP) (Austin & Noy-Meyr, 1971; Gauch, 1973; Austin, 1976); entre éstos destaca el llamado efecto de arco (efecto Guttman) debido al cual los ejes sucesivos guardan entre sí una relación no ortogonal, lo que se traduce en una pérdida o mal interpretación de de la información ecológica.

Este defecto se debe a que la respuesta de las especies en relación a un determinado factor ambiental suele ser en forma de una curva de Gauss (Austin, 1976), es decir, la respuesta de la especie al factor considerado es de tipo no lineal, por el contrario, los métodos de ordenación asumen la monotonidad y a menudo la linealidad (Austin & Noy-Meyr, 1971).

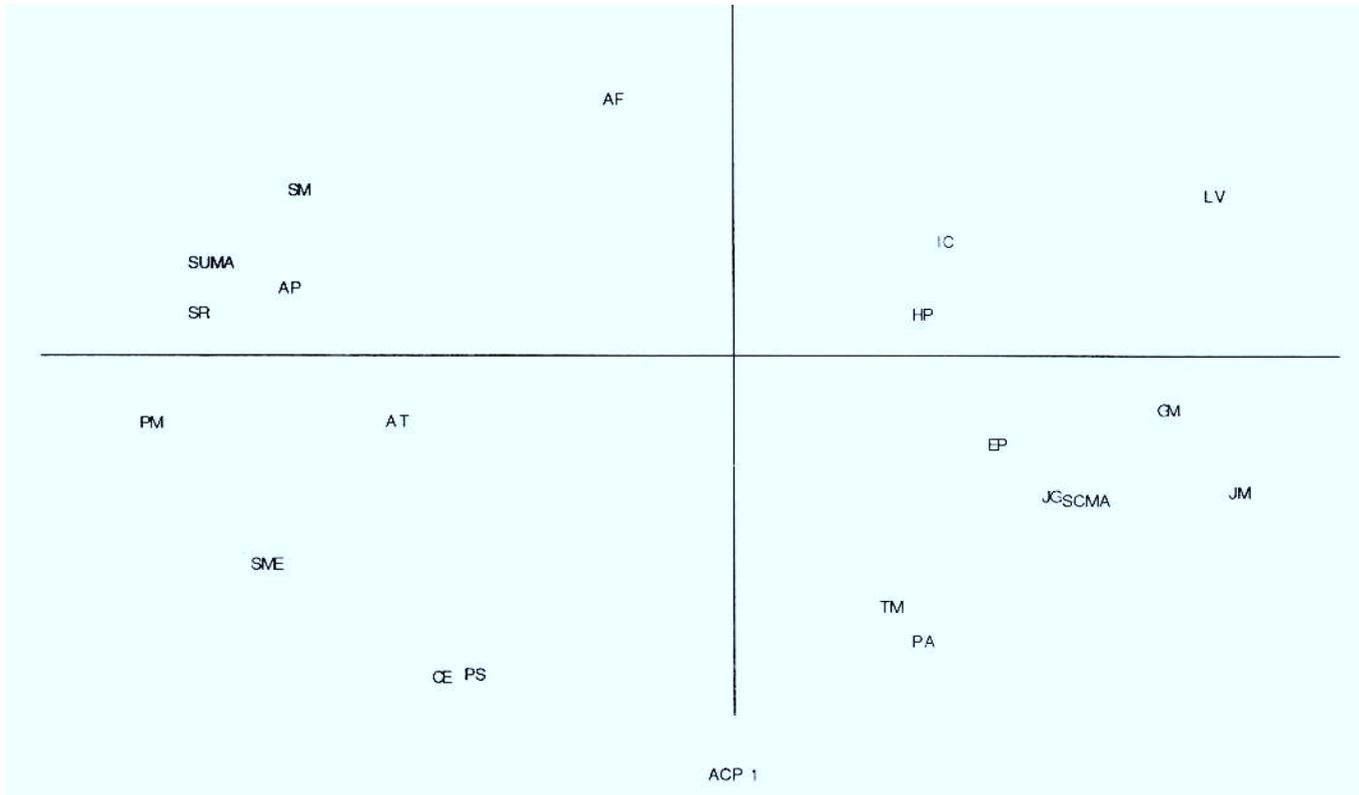


Figura 19. Representación gráfica de las especies en el plano 1-2 del análisis de componentes principales sobre la base de las frecuencias corregidas de las especies con los factores abióticos analizados.

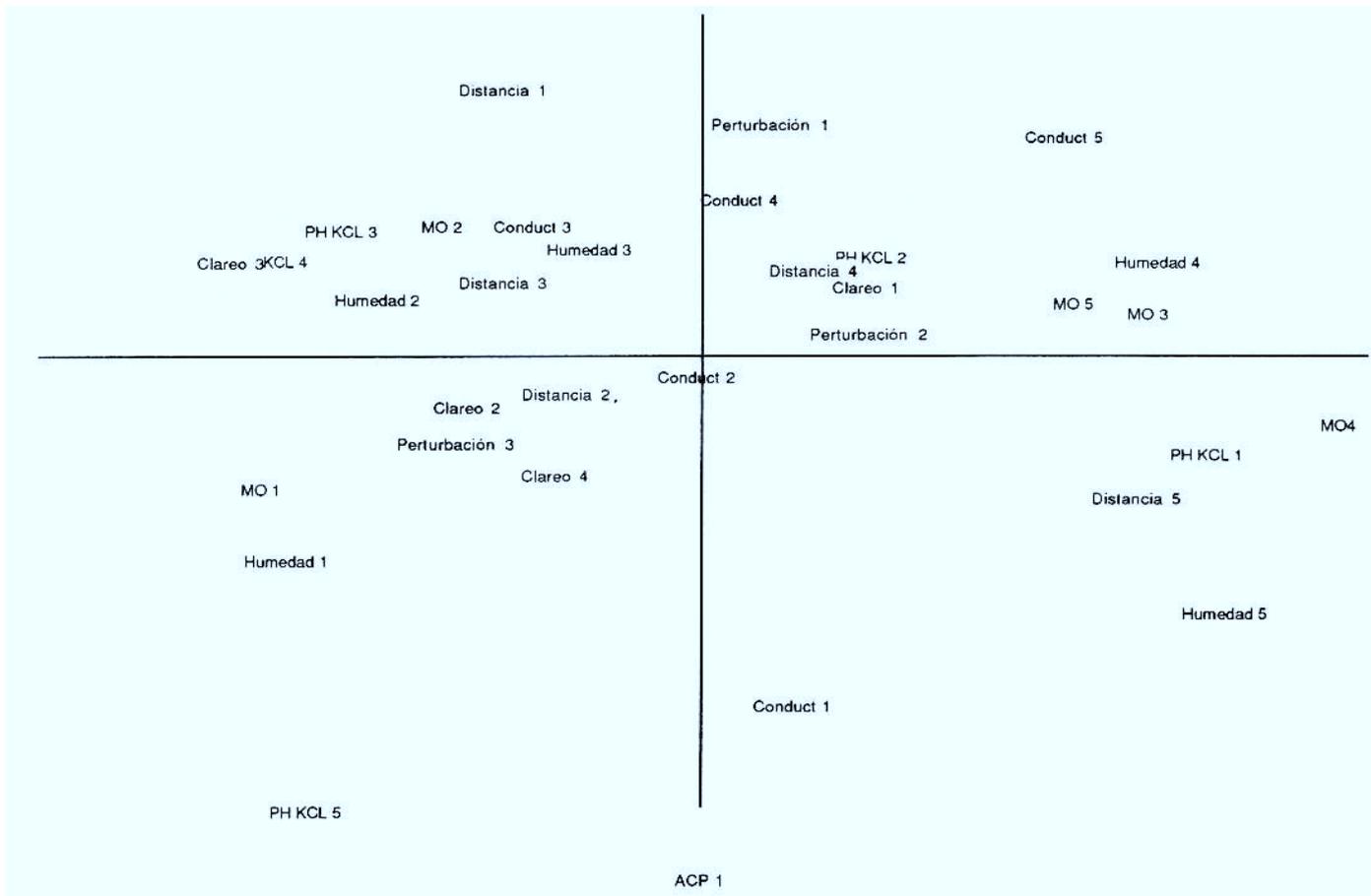


Figura 20. Plano 1-2 del ACP en el que se representan las clases de los factores abióticos

A veces es posible amortiguar la distorsión mediante transformaciones que más aproximen a la normalidad la función de densidad de los datos bióticos pero a menudo suele ser insuficiente debido a la incompatibilidad con el modelo lineal matemático. En el ACP, que está basado en una distancia métrica euclídea, la matriz de correlación de todas las variables se descompone usando un análisis de vectores propios ('eigenvectors'), y los datos estandarizados se proyectan en los primeros planos resultantes. Estos ejes lineares explican sucesivamente la máxima varianza residual posible. El AFC es similar al ACP excepto en que aquella descompone una matriz de asociación basada en la distancia métrica χ^2 . En ambos métodos el procedimiento empleado está basado en un modelo lineal subyacente (Wartenberg *et al.*, 1987).

Hill & Gauch (1980) desarrollaron otro método a partir del AC, que suprime el efecto de curvatura y uniformiza la escala de las distancias ecológicas, denominado 'Detrended Correspondence Analysis' (DCA), que ha sido y es muy utilizado en los estudios ecológicos. Recientemente Wartenberg *et al.* (1987) han puesto en duda las mejoras del DCA al considerar el efecto de arco, no un artefacto matemático (Hill & Gauch, 1979), sino realmente una propiedad importante e inherente de los datos que ha de tenerse en cuenta en la discusión del análisis de tales datos, por lo que aconsejan el uso de las técnicas tradicionales reportando el arco sin escala en dos dimensiones. Peet *et al.* (1988) han rebatido tal razonamiento y ponen de nuevo de relieve las mejoras del DCA en la interpretación de los ejes del análisis.

En el presente estudio se ha recurrido al AFC, y se ha tratado de detectar el llamado efecto de arco, bien como un artefacto matemático, o como una propiedad ecológica de los datos. Los datos florísticos han sido tratados mediante un AFC, ya que, al tener más en cuenta la presencia que la abundancia de la especie, permiten una mejor separación en el plano de las especies y grupos florísticos que la que proporciona el ACP (Romane, 1972; Gonzalez Bernaldez *et al.*, 1976), en el que las especies poco presentes tienen un valor propio pequeño para el eje considerado, quedando en el centro del análisis, y restando valor ecológico al mismo.

Para definir los grupos ecológicos se aplicó un análisis de clasificación jerárquica según el método de los vecinos recíprocos con búsqueda en cadena (Clapier, 1983) que trabaja sobre los resultados del análisis factorial. Para evitar una dispersión grande de los datos florísticos en el AC, éstos fueron transformados mediante $\log_{10}(1+x)$. El paquete estadístico utilizado fue el SPAD (Lebart & Morineau, 1982) del Centro de Cálculo de la U.P.V.

4.3.2. RESULTADOS

En primer lugar, la totalidad de los inventarios realizados (132) y especies encontradas (42) fue sometida a un Análisis Factorial de Correspondencias para detectar las tendencias de variación ambiental a partir de la ordenación de los inventarios y especies en el espacio n-dimensional que produce dicho análisis.

El porcentaje de la varianza acumulada por los tres primeros ejes del análisis fue del 27,42%. Teniendo en cuenta que la especie *Zostera noltii* definía el eje I con una contribución relativa del 100%, la representación del resto de las especies e inventarios resultaba distorsionada, ya que quedaban relegadas al plano II-III. Este efecto es debido al carácter disjuncto de *Zostera noltii* con respecto al resto de las especies, al habitar lugares en los que únicamente se puede encontrar esta especie: los lechos arenoso-limosos de carácter reductor inundados diariamente por la marea alta; el análisis de correspondencias tiene más en cuenta la ocurrencia del evento (presencia de la especie) que el valor numérico con que se identifica (abundancia de la especie), de ahí que las distancias en el espacio multifactorial au-

menten en el caso de especies solitarias como *Zostera noltii*. Debido a la obviedad de este resultado, se repitió un nuevo análisis del que se excluyó esta especie, así como aquellas especies cuya ocurrencia no se producía más que una sola vez (Gauch, 1982) (9 especies en total). La matriz resultante constaba de 129 inventarios y 34 especies.

La figura 21 representa el modelo bidimensional del Análisis Factorial de Correspondencias con los grupos de vegetación definidos por el dendrograma que determinan una ordenación jerárquica de los datos. El porcentaje de la varianza absorbida por los tres primeros ejes de análisis ha sido del 27,39% (10,36%, 8,61% y 8,42% para los ejes I, II y III, respectivamente). Esta baja explicación de la varianza es habitual en la representación de los datos bióticos en los que se han tenido en cuenta la presencia o ausencia de las especies o valores semicuantitativos de su abundancia; las plantas se distribuyen de forma discontinua en el espacio, lo que provoca que las matrices de datos tengan muchos ceros, es decir, la relación de éstas con un determinado factor ambiental no sea lineal. Esto conduce a que la varianza residual en los análisis con este tipo de datos sea notable.

La figura 22 representa las especies en el plano factorial I-II. En la tabla 9 se expresan las contribuciones relativas de las especies en los tres primeros ejes del AFC, pudiéndose comprobar que *Spartina maritima* es la especie que más contribuye a la construcción de los dos primeros ejes del análisis. En segundo lugar destacan *Salicornia ramosissima* y *Juncus maritimus* con contribuciones altas para el eje I. Además de *Spartina maritima*, las especies *Arthrocnemum perenne* y *Puccinellia maritima* tienen un gran peso en el eje II, mientras que el eje III queda definido por las especies *Scirpus maritimus* y *Phragmites australis*.

En este nuevo análisis se separan a los inventarios con *Elymus pycnanthus*, *Festuca rubra*, *Scirpus maritimus* y *Juncus maritimus* en la parte izquierda del eje I, y los caracterizados por *Spartina maritima* y *Salicornia ramosissima* en la derecha, ocupando la el origen de coordenadas los puntos caracterizados por *Halimione portulacoides* y *Puccinellia maritima*. El eje II separa en su parte positiva las unidades caracterizadas por la presencia de *Spartina maritima*, *Festuca rubra* y *Elymus pycnanthus*, quedando en la parte negativa los caracterizados por *Salicornia ramosissima*, *Arthrocnemum perenne* y *Puccinellia maritima*.

En la tabla 10 se expresan los coeficientes de correlación de las variables edáficas medidas con los tres primeros ejes de este análisis de correspondencias. Para conseguir unas condiciones adecuadas de normalidad las variables que lo requerían han sido tratadas según la transformación más adecuada a su función de densidad, haciendo que los valores de asimetría y curtosis de las variables transformadas tendiesen a 0 (Sokal & Rohlf, 1979) (tabla 11).

El primer eje del análisis está relacionado con todas las variables edáficas, con altos coeficientes y buena significación, excepto la diversidad, menos correlacionada. En vista de esto y la disposición de los inventarios y especies de las figuras 21 y 22, se puede interpretar este primer eje como un gradiente altitudinal: las especies ocupan diferentes franjas en relación a la influencia mareal.

Teniendo en cuenta la alta relación de este eje con las variables medidas, se puede añadir que este cambio altitudinal viene acompañado por una transformación en las condiciones del suelo; la mayor correlación se produce con la materia orgánica del suelo, en el sentido de un mayor enriquecimiento a medida que se produce la independencia mareal. La disminución del estrés salino y de anegamiento, y de los episodios de perturbación mareal, permiten la instalación de un mayor n.º de especies con una mayor biomasa aérea y subterránea.

El eje II no está relacionado con ninguna de las variables edáficas medidas, pero si lo está, negativamente con la diversidad por lo que puede interpretarse como un gradiente de

complejidad estructural de la vegetación halófila (Haeck et al., 1985); este eje separa inventarios con pocas especies de otros más heterogéneos. No obstante, la estrecha relación entre los dos primeros ejes del análisis que en teoría debieran ser ortogonales, induce a pensar que el resultado adolece de un efecto de "arco", comentado en la metodología, producto de la discontinuidad de las especies en el espacio y la relación no lineal con los factores abióticos.

Tabla 9. Contribuciones relativas de las especies en los tres primeros ejes del AFC. Se han excluido las especies que únicamente aparecen una vez.

	F I	F II	F III
Sm	0,45	0,52	0,01
Sr	0,22	0,11	0,01
AP	0,14	0,21	0,00
Af	0,00	0,03	0,00
HP	0,00	0,03	0,02
Pm	0,16	0,21	0,00
Tm	0,02	0,00	0,04
Sme	0,02	0,07	0,00
Jm	0,22	0,04	0,01
Jg	0,02	0,00	0,00
At	0,06	0,07	0,00
lc	0,02	0,00	0,02
Lv	0,01	0,00	0,01
EP	0,17	0,06	0,18
Sum	0,14	0,06	0,01
Gm	0,07	0,02	0,06
OI	0,08	0,04	0,03
sv	0,02	0,01	0,01
Ce	0,01	0,01	0,00
PC	0,01	0,00	0,00
Pom	0,00	0,00	0,00
Plm	0,00	0,00	0,00
PS	0,00	0,01	0,00
Fru	0,16	0,06	0,15
Scma	0,03	0,00	0,71
Ah	0,02	0,00	0,02
Bh	0,02	0,01	0,00
Pa	0,04	0,00	0,27
Ao	0,05	0,01	0,03
Se	0,05	0,02	0,01
Som	0,04	0,02	0,02
Ar	0,02	0,01	0,01
Jbu	0,00	0,01	0,00

Tabla 10. a.- Regresiones lineales entre las medidas ambientales y los tres primeros ejes de AFC, en paréntesis el porcentaje de la varianza explicado. r: coeficiente de regresión, p: probabilidad. (n = 128). b.- Correlación entre los ejes, I, II y III del AFC. ** p < 0,001. c.- Matriz de correlación entre las variables. * p < 0,05; *** p < 0,001.

a)

Medida ambiental	Eje I (10,36%)		Eje II (8,61%)		Eje III (8,42%)	
	r	p	r	p	r	p
pH H ₂ O	0,353	0,0001	0,183	0,0370	0,127	0,1530
pH KCl	0,386	0,0001	0,179	0,0420	0,100	0,2610
Conductividad	0,365	0,0001	0,069	0,4370	0,117	0,1880
Cenizas	0,406	0,0001	0,151	0,0870	0,050	0,5700
Humedad	0,330	0,0001	0,125	0,1600	0,194	0,0280
Diversidad	0,203	0,0210	0,317	0,0003	0,133	0,1360

b)

Eje I	1				
Eje II	0,245**	1			
Eje III	0,029	0,035	1		
	Eje I	Eje II	Eje III		

c)

pH H ₂ O	-0,17***				
pH KCl	-0,08	0,98***			
M.O	0,31***	-0,82***	-0,80***		
Humedad	0,29***	-0,75***	-0,71***	0,81***	
Diversidad	-0,36***	-0,02	0,02	-0,07	-0,04
	Conductividad	pH H ₂ O	pH KCl	M.O.	Humedad

Tabla 11. Transformaciones utilizadas y parámetros de normalidad para cada una de las variables estudiadas en este apartado.

Variable	Transformación	Curtosis	Asimetría
pH H ₂ O	L o g ₁₀ x	-0,563	0,131
pH KCl	L o g ₁₀ x	0,619	0,268
M. orgánica	vx	0,283	0,698
Conductividad	-	-0,439	0,355
Humedad	-	-0,448	0,005
Diversidad S-W	-	-0,409	-0,314



Foto 10. En algunos lugares la zonación de las plantas puede ser muy evidente a medida que se incrementa la independencia mareal. La segregación entre las especies puede ser tan marcada que otros factores como la competencia interespecífica parecen jugar un papel relevante. En la fotografía, un primer plano con *Halimione portulacoides*, una segunda franja de *Arthrocnemum perennis* y al fondo *Salicornia ramosissima* con *Suaeda maritima* y *Spartina maritima*.

El tercer eje del análisis (figura 23 para las especies y figura 24 para los inventarios) separa los puntos con *Scirpus maritimus* y *Phragmites australis* en la parte negativa, y *Elymus pycnanthus* y *Festuca rubra* en la positiva. La veracidad de este eje parece clara si se tiene en cuenta la ausencia de correlación con ninguno de los dos primeros. Este eje está correlacionado con la humedad (tabla 10).

En el plano I-III del AFC pueden identificarse una primera tendencia altitudinal, y una segunda hidrológica. Los lugares caracterizados por *Scirpus maritimus* y *Phragmites australis* se localizan en zonas con cierta influencia de agua dulce, principalmente en los bordes de la marisma alta, donde es frecuente la escorrentía superficial y subterránea de pequeños arroyos y del agua de lluvia. *Elymus* y *Festuca* ocupan zonas donde se produce una mayor desecación, como las munas o diques y bordes de marisma alta bien drenados.

Esta interpretación es congruente con la propia zonación de la vegetación en el campo, ya que, a parte de la influencia mareal principal y la zonación de las plantas en relación a ésta, la marisma de Mundaka, al estar encajonada entre dos alineaciones montañosas de fuerte pendiente, favorece la existencia de interfases localizadas en los márgenes de la marisma, donde la influencia mareal es rebajada por entradas de agua dulce más o menos permanentes en las que se desarrollan estrechas franjas caracterizadas por los helófitos mencionados. Teniendo en cuenta lo anterior, la representación en el plano I-III aparece como una solución más realista de los gradientes de variación ambiental en la marisma.

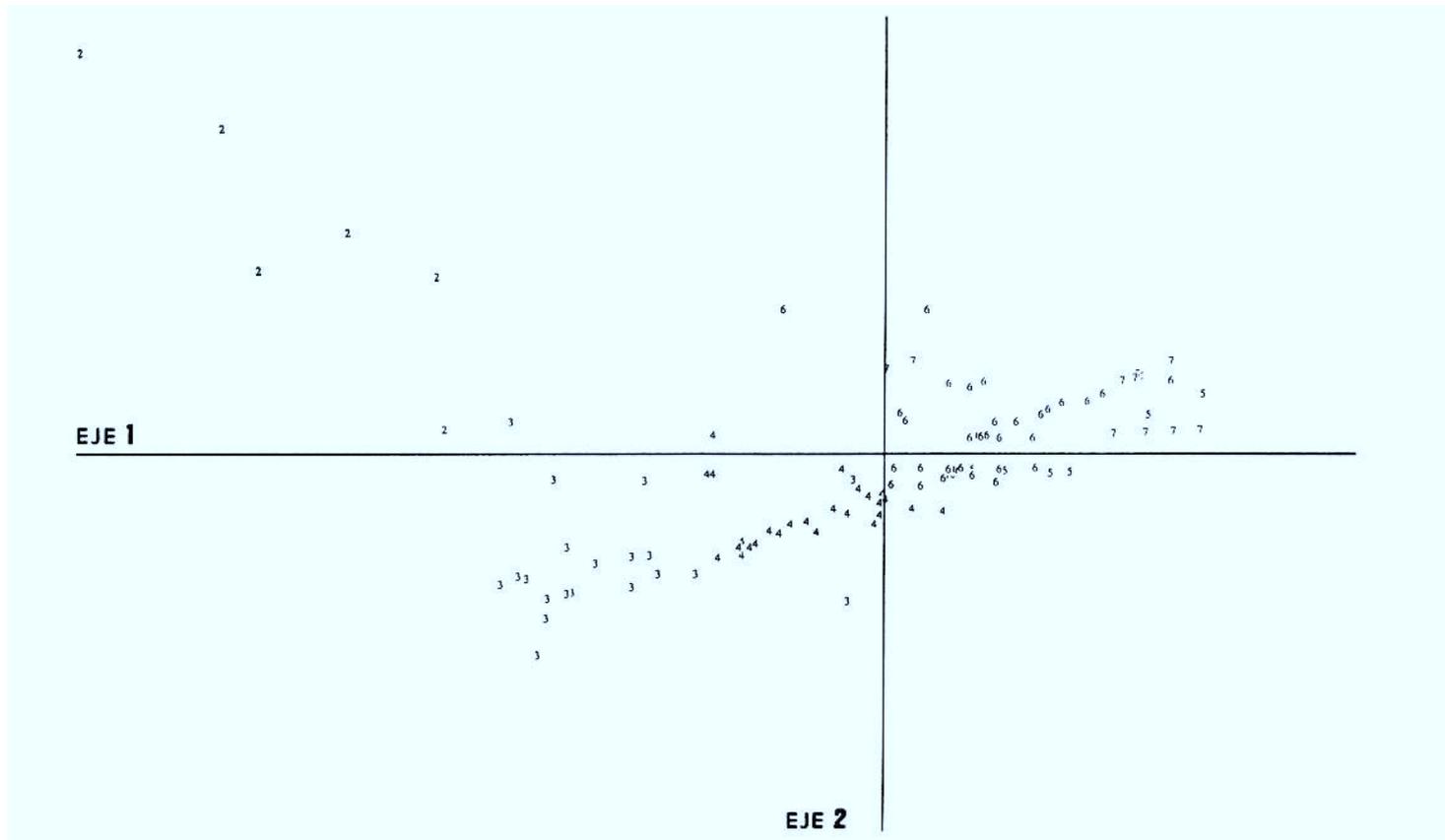


Figura 21. Proyección de los grupos (separados en el dendrograma) en el plano I-I del AFC. 2, grupo de *Spartina maritima*; 3, grupo de *Salicornia ramosissima*; 4, grupo de *Halimione portulacoides* y *Puccinellia maritima*; 5, grupo de *Scirpus maritimus*; 6, grupo de *Juncus maritimus*; 7, grupo de *Elymus pycnanthus*.

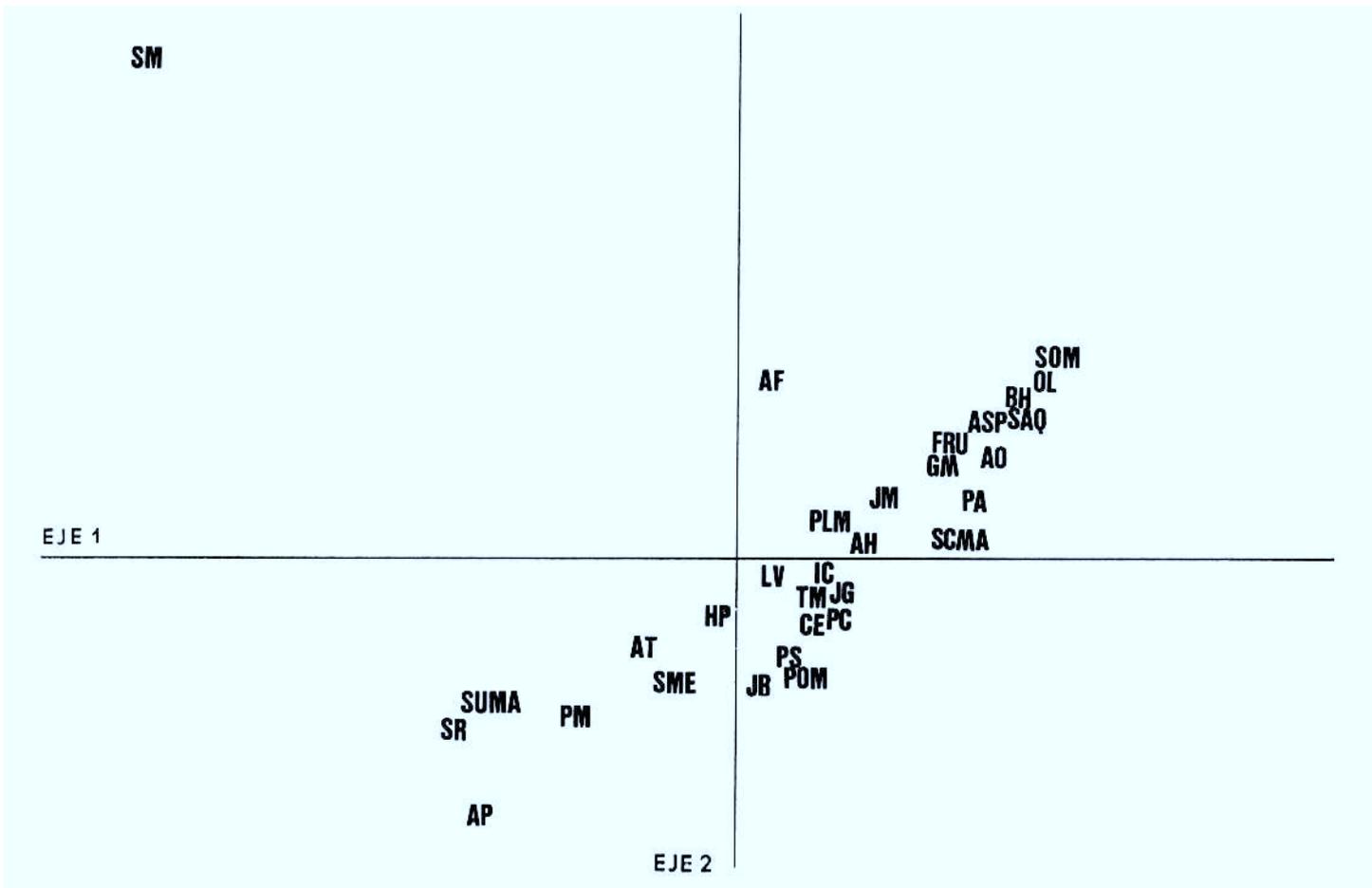


Figura 22. Proyección de las especies más representativas en el plano formado por los ejes I y II del AFC.

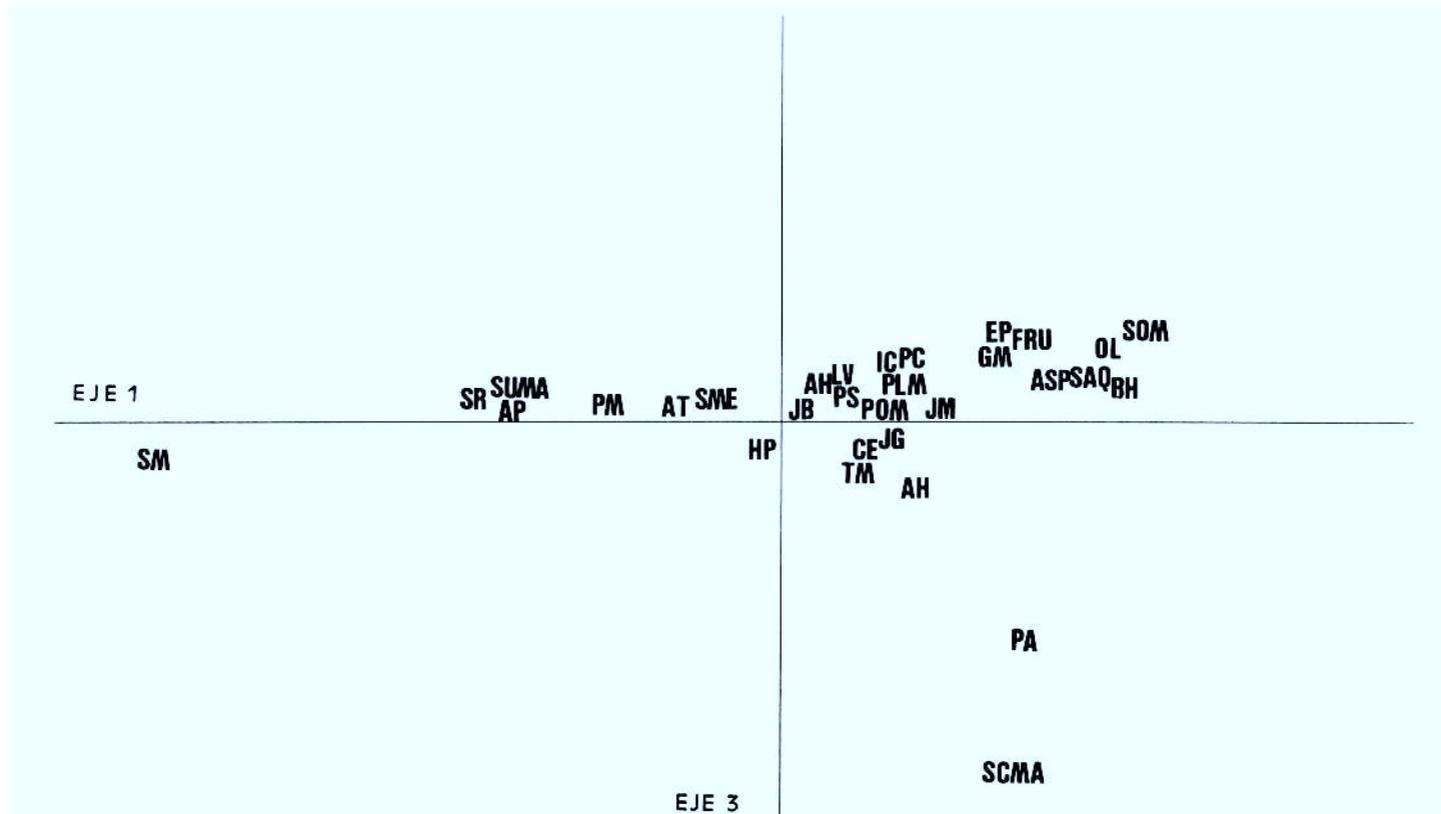


Figura 23. Proyección de las especies más representativas en el plano formado por los ejes I y III del AFC.

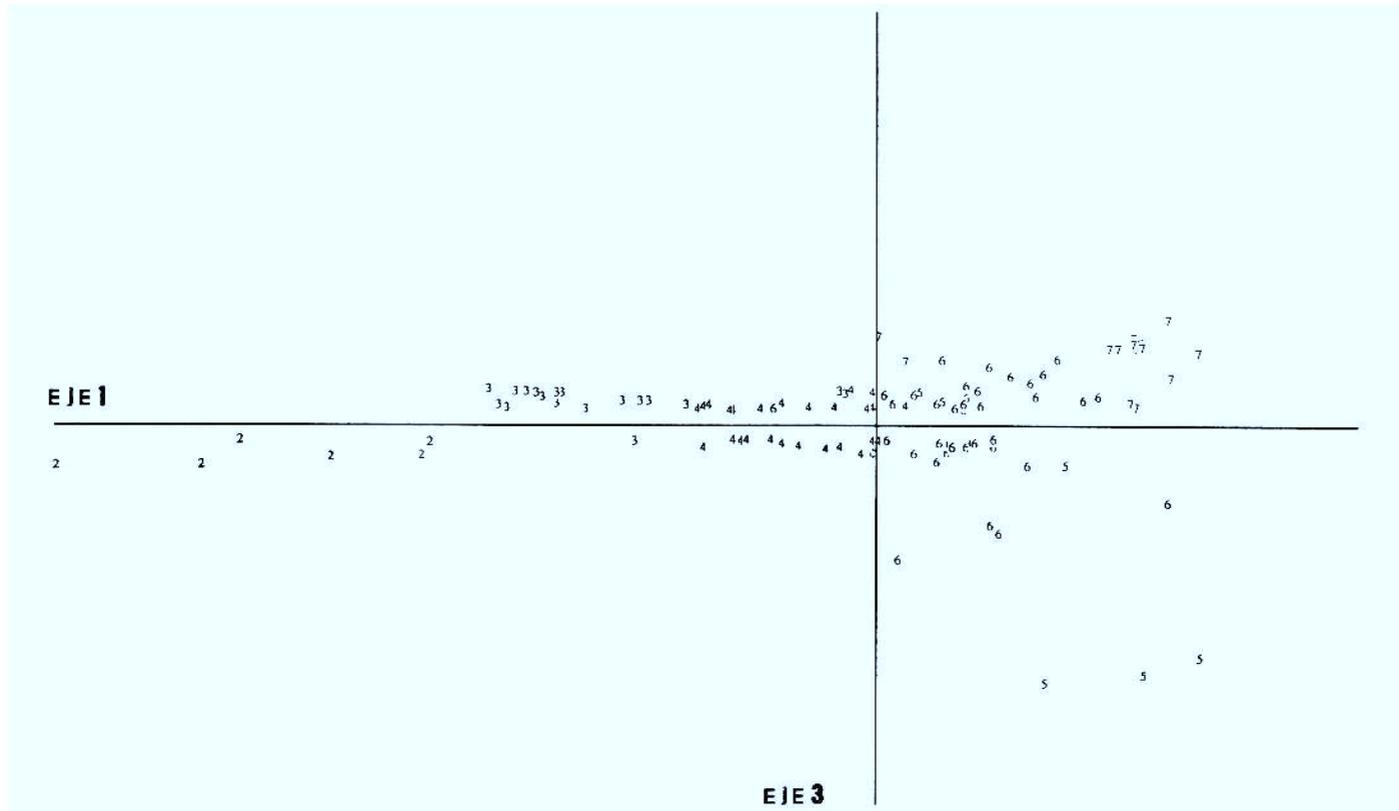


Figura 24. Proyección de los grupos (separados en el dendrograma) en el plano I-III del AFC. 2, grupo de *Spartina maritima*; 3, grupo de *Salicornia ramosissima*; 4, grupo de *Halimione portulacoides* y *Puccinellia maritima*; 5, grupo de *Scirpus maritimus*; 6, grupo de *Juncus maritimus*; 7, grupo de *Elymus pycnanthus*.

SIMILITUD (%)

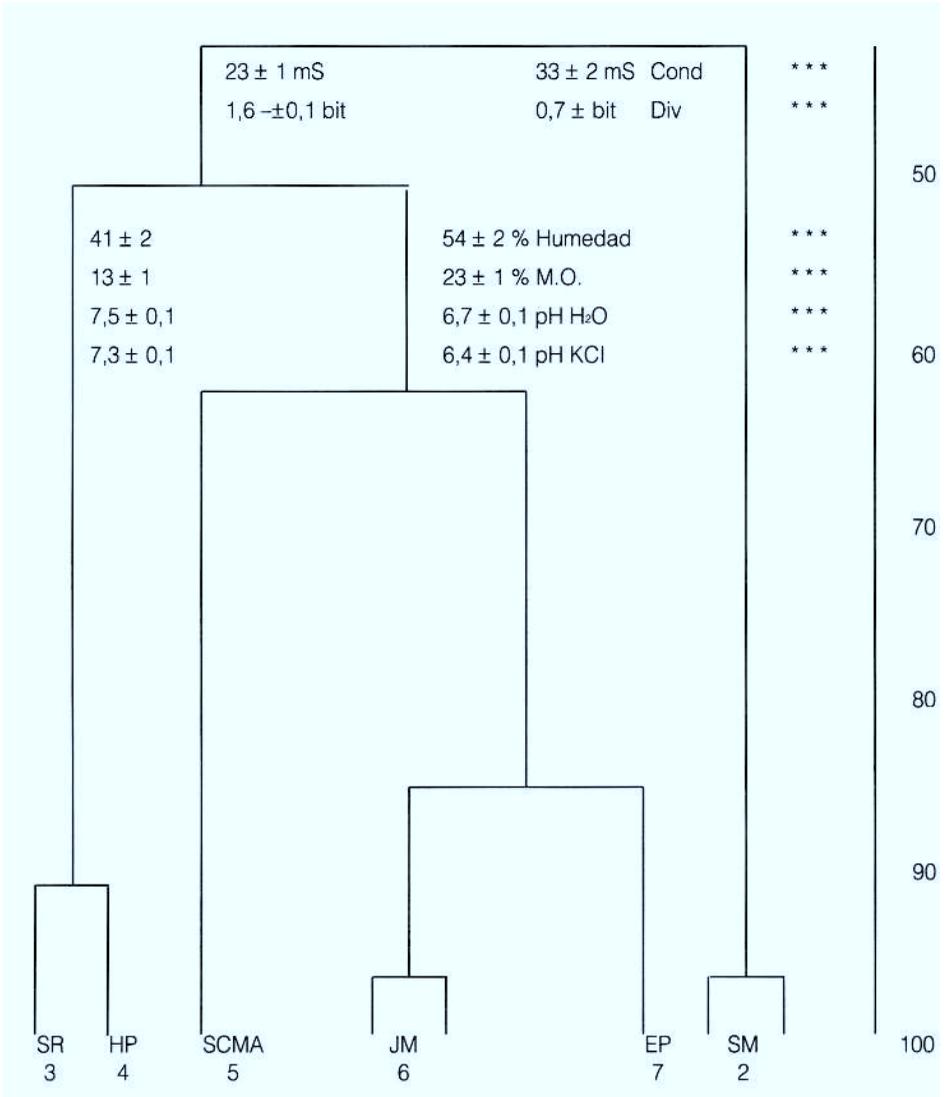


Figura 25. Dendrograma resultado del análisis de clasificación jerárquica ascendente a partir de los ejes del análisis de correspondencias. Los inventarios son agrupados a un nivel de similitud adecuado para destacar los grupos florísticos denominados por las especies características (código y numeración empleada anteriormente). La separación florística (ramas del gráfico) se relaciona con diferencias significativas (t de Student, ** p < 0,001) en las variables cuyas medias ± e.s. se señalan.

Tabla 12. Cobertura total (Σ) y media (\bar{x}) de las especies analizadas en los 7 grupos de vegetación definidos por el AFC y el dendrograma. Se han excluido las especies con una sola presencia.

Grupos	ZN		SM		SR		HP		SCMA		JM		EP	
	1		2		3		4		5		6		7	
Especies	Σ	\bar{x}												
Zn	28	9,3												
Sm			92	9,2	14	0,7	2	0,07			4	0,08		
Sr			9	0,9	99	4,95	10	0,32			8	0,17		
AP					71	3,55	23	0,74						
Af							3	0,10			44	0,94		
HP			9	0,9	20	1,0	187	6,03	7	1,4	195	4,15		
Pm			4	0,4	69	3,45	111	3,58			10	0,21		
Tm			1	0,1	2	0,1	29	0,94	1	0,2	58	1,23	4	0,25
Sme					15	0,75	38	1,23			5	0,11		
Jm							38	1,23	6	1,2	278	5,91	70	4,388
Jg							5	0,16			72	1,53	4	0,25
Ai			8	0,8	31	1,55	81	2,61	2	0,4	35	0,74	2	0,12
IC							6	0,19			30	0,64	6	0,38
Lv					7	0,35	18	0,58			41	0,87	12	0,75
EP							6	0,19			52	1,11	132	8,25
Suma			5	0,5	36	1,8	8	0,26			7	0,15		
Gm											8	0,17	18	1,12
OI													13	0,81
sv											5	0,11	2	0,12
Ce							15	0,48			13	0,28		
PC							4	0,13			1	0,02		
Pom							1	0,03						
Plm											9	0,19		
PS							15	0,48			8	0,17		
Fru							2	0,06			26	0,55	68	4,25
Scma									42	8,4	13	0,28		
Ah							2	0,06			6	0,13	1	0,06
Bh											1	0,02	9	0,56
Pa							4	0,13	14	2,8	23	0,49		
Ao									4	0,8	10	0,21	6	0,389
Se													5	0,31
Som													6	0,38
Ar													1	0,06
Jbu							8	0,26						

Tabla 13. Porcentaje (%) de cobertura de cada especie (a) respecto al resto de las especies en cada grupo (b) respecto a sí misma en todos los grupos.

Espec	ZN		SM		SR		HP		SCMA		JM		EP	
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
Zn	100	100												
Sm			71,9	82,1	3,8	12,5	0,3	1,8			0,4	3,6		
Sr			7,0	7,1	27,2	78,6	1,6	7,9			0,8	6,3		
AP					19,5	75,5	3,7	24,5						
Af							0,5	6,4			4,6	93,6		
HP			7,0	2,1	5,5	4,8	3,0	44,7	9,2	1,7	20,3	46,7		
Pm			3,1	2,1	18,9	35,6	18,0	57,2			1,0	5,1		
Tm			0,8	1,0	0,5	2,1	4,7	30,5	1,3	1,0	6,0	61,0	1,1	4,2
Sme					4,1	25,9	6,2	65,5			0,5	8,6		
Jm							6,2	9,7	7,9	1,5	29,0	70,9	19,5	17,9
Jg							0,8	6,2			7,5	88,9	1,1	4,9
At			6,2	5,0	8,5	19,5	13,1	50,9	2,6	1,3	3,6	22,0	0,6	1,26
IC							1,0	14,3			3,1	71,4	1,7	14,3
Lv					1,9	9,0	2,9	23,1			4,3	52,6	3,3	15,4
EP							1,0	3,2			5,4	27,4	36,8	69,5
Suma			3,9	8,9	9,9	64,3	1,3	14,3			0,7	12,5		
Gm											0,8	30,8	5,0	69,2
OI													3,6	100
SV											0,5	71,4	0,6	28,6
Ce							2,4	53,6			1,4	46,4		
PC							0,6	80			0,1	20		
Pom							0,2	100						
Plm											0,9	10		
PS							2,4	65,2			0,8	34,8		
Fru							0,3	2,1			2,7	27,1	18,9	70,8
Scma									55,3	76,4	1,4	23,6		
Ah							0,3	22,2			0,6	66,7	0,3	11,1
Bh											0,1	10,0	2,5	90,0
Pa							0,6	9,8	18,4	34,1	2,4	56,1		
Ao									5,3	20,0	1,0	50,0	1,7	30,0
Se													1,4	100
Som													1,7	100
Ar													0,3	100
Jbu							1,3	100						

La afinidad de todas las especies con las especies dominantes de cada uno de los 7 grupos de vegetación se ha examinado mediante tablas de contingencia (2 x 2). Los círculos negros indican ligazón positiva y los abiertos negativa (un círculo, p < 0,05; dos p < 0,01; tres, p < 0,001).

Tabla 14. Resumen de las características ambientales de los 7 grupos ecológicos.

Grupos		1	2	3	4	5	6	7
nº inventarios		3	10	20	31	5	47	16
Humedad edáfica (%)	\bar{x}	33,45	44,58	38,24	43,31	61,30	54,08	49,59
	mín	26,79	26,62	14,60	16,77	29,60	17,12	24,26
	máx	40,81	54,10	53,86	70,97	77,60	74,91	83,01
Materia orgánica (%)	\bar{x}	9,48	13,48	11,58	13,45	25,57	23,17	22,30
	mín	7,76	7,83	5,55	1,63	9,80	1,41	13,13
	máx	10,41	16,44	19,37	31,45	39,02	48,78	30,64
pH en H ₂ O	\bar{x}	8,23	7,25	7,65	7,36	6,40	6,74	6,71
	mín	8,00	6,40	6,70	5,90	5,80	5,20	5,70
	máx	8,40	8,00	8,70	9,00	7,00	8,70	7,80
pH en KCl	\bar{x}	8,13	7,11	7,44	7,14	6,06	6,53	6,27
	mín	8,00	6,20	6,50	5,60	5,60	5,10	5,20
	máx	8,30	7,90	8,60	9,20	6,60	8,80	7,60
Conductiv. (ms)	\bar{x}	33,27	33,25	27,38	22,89	22,46	24,99	14,17
	mín	29,70	25,30	18,30	0,40	10,90	0,30	0,80
	máx	35,90	25,30	39,60	41,40	33,50	53,80	26,60
Diversidad	\bar{x}	0,00	0,68	1,62	1,71	1,00	1,59	1,60
	mín	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	máx	0,00	2,29	2,65	3,24	1,48	3,20	3,42

El análisis de clasificación jerárquica ascendente sobre los ejes del AFC permite la separación de 6 grupos de vegetación un nivel de similitud adecuado (figura 25). A éstos se ha añadido el grupo de *Zostera noltii*, perfectamente diferenciado en el primer AFC realizado, por lo que suman 7 en total. En la figura 25 se han señalado los factores físico-químicos y estructurales relacionados con la separación de las diferentes ramas del cluster: en la primera dicotomía se separa el grupo de *Spartina maritima* del resto, proceso analítico relacionado con diferentes medias en la conductividad del suelo, mayor en el grupo de *Spartina*, y de diversidad, menor en este grupo. En el segundo caso, la separación de los grupos de *Halimione* y *Salicornia* (propias de suelos algo menos evolucionados) frente al resto (de suelos más maduros) está relacionada con diferencias significativas en los contenidos de materia orgánica, humedad y pH (en todos los casos las diferencias estadísticas mediante un test de la t de Student son $p < 0,001$).

Los grupos han sido definidos en función de las especies dominantes.

El objetivo de esta clasificación es detectar regiones dentro de la ordenación que podrían ser identificadas en el campo, si bien esto no implica que la variación en esta vegetación sea discontinua, al contrario, y como se desprende de las representaciones gráficas del AFC, la afinidad entre las especies conduce a una continuidad e imbricación en el espacio factorial ocupado por éstas.

Tabla 15. Análisis de la varianza de las variables medidas en los 7 grupos ecológicos. Las transformaciones utilizadas son las mencionadas anteriormente.

Fuente de variación	grados de libertad	suma de cuadrados	cuadrados medios	F
Conductividad (mS)				
Entre grupos	6	2975,56	495,93	4,41
Intragrupal	125	14042,48	112,32	p = 0,0004
Total	131	17018,04		
Humedad (%)				
Entre grupos	6	5991,25	998,54	6,51
Intragrupal	125	19165,21	153,32	p = 0,0004
Total	131	25156,46		
Materia orgánica (%)				
Entre grupos	6	48,21	8,3	8,34
Intragrupal	125	120,37	0,96	p = 0,0001
Total	131	168,57		
pH KCl				
Entre grupos	6	0,11	0,019	8,12
Intragrupal	125	0,29	0,002	p = 0,0001
Total	131	0,41		
pH H₂O				
Entre grupos	6	0,086	0,014	7,36
Intragrupal	125	0,23	0,002	p = 0,0001
Total	131	0,32		
Diversidad				
Entre grupos	6	16,83	2,83	3,93
Intragrupal	125	89,18	0,71	p = 0,0012
Total	131	106,01		

En la tabla 12 se expresa la cobertura total y media de las especies en cada uno de los grupos de vegetación, mientras que en la tabla 13 se expresa el porcentaje de cobertura de cada especie respecto al total de las especies en cada grupo de vegetación y respecto a sí misma en todos los grupos, para de esta manera identificar la preferencia sociológica de las especies con un determinado grupo florístico. En el mismo sentido, se indica el grado de ligazón (significativamente positiva o negativa, según el valor de Chi^2) de las especies que integran los grupos, con las especies que definen y dominan numéricamente estos grupos, como resultado de una tabla de contingencia (2x2) teniendo en cuenta el nº de presencias y ausencias de los pares de especies en los inventarios.

Las características edáficas de cada grupo han sido especificadas en la tabla 14, que serán comentadas al hablar de cada grupo. En la tabla 15 se presentan los resultados del

Tabla 16. Diferencias entre los 7 grupos ecológicos a un nivel de significación del 5% (*) (test de Scheffe para comparación múltiple de medias muestrales a partir del análisis de la varianza).

Materia orgánica	pH KCl
1	1
2	2
3	3
4	4 *
5 * * * *	5* * * *
6 * * * *	6* * * *
7 * * * *	7 * * * *
1 2 3 4 5 6 7	1 2 3 4 5 6 7
pH H ₂ O	Humedad
1	1
2 *	2
3	3
4	4 *
5 * * * *	5* * * *
6 * * * *	6* * * *
7* **	7* *
1 2 3 4 5 6 7	1 2 3 4 5 6 7
Conductividad	Diversidad
1	1
2	2
3	3 *
4 *	4 * *
5	5
6 *	6* *
7 * * * * *	7* *
1 2 3 4 5 6 7	1 2 3 4 5 6 7

análisis de la varianza entre las variables de los grupos ecológicos definidos, pudiéndose comprobar que existen diferencias significativas entre las variables fisico-químicas y estructurales de las comunidades. En la tabla 16 se indican las diferencias intergrupales a un nivel del 95%, pudiéndose comprobar que las mayores diferencias se refieren a los valores de M.O. y pH en KCl, siendo menores las diferencias referentes a la conductividad y a la diversidad de los grupos florísticos.

4.3.3. GRUPOS ECOLOGICOS

Grupo de *Zostera noltii*

A pesar del escaso nº de inventarios es posible identificar en el conjunto de los censos efectuados un grupo caracterizado por *Zostera noltii*, Esta es una comunidad homogénea, casi exclusivamente formada por la especie citada, así como ciertos rodófitos (*Gracilaria*

sp.) ocasionalmente, Debido al aislamiento con que se presenta (y al escaso número de veces recogida) no presenta ligazón con el resto de las especies dominantes. La especie que da nombre a esta comunidad pertenece a la familia de las zosteráceas, es una especie perenne que se perpetua gracias a un rizoma, se caracteriza por tener un aspecto filiforme y por unos tallos de bajo porte, a menudo raquíuticos, de color verde que van adquiriendo un tono marrón al llegar el periodo frío.

En la marisma se presentan en forma de manchas dispersas que están sometidas a una inundación diaria, situadas por debajo del nivel ocupado por el resto de los grupos, sobre lechos arenosos o limo-arenosos en los que es frecuente la aparición de un perfil oscuro debido a la acumulación de SFe muy cerca de la superficie; el característico olor de los sedimentos es debido a la liberación de SH₂ a la atmósfera. Estas comunidades se sitúan por encima de las formaciones de *Zostera marina*, especie sumergida la mayor parte del tiempo, que no ha sido encontrada en la marisma, siendo muy abundante en la cercana marisma de Santoña (la causa probable de esta ausencia puede ser el trasiego periódico de los fondos y laterales del canal arenoso principal para permitir el paso de los barcos del astillero).

Se han descrito hábitos anuales y perennes para esta especie (Jacobs, 1982); en la marisma de Mundaka esta especie presenta un lento crecimiento continuo a lo largo de todo el año, que culmina con la floración y un máximo de biomasa aérea (58 gm² en Septiembre), por debajo de los valores reportados para otras marismas europeas [110 gm² biomasa total, en Holanda (Vermaat *et al.*, 1987)]. Este lento crecimiento y baja producción puede evidenciar unas condiciones de estrés permanente que impiden el desarrollo potencial de esta especie.

Beeftink (1977) señala que la presencia de esta especie indica un estado de cambio continuo, cíclico, en el que las manchas son formadas en un lugar y destruidas en otro simultáneamente; de ahí que no se pueden considerar estados iniciales en las series sucesionales sino las propias series de de la sucesión (Den Hartog, 1970). Según Ranwell (1974) la presencia de *Zostera noltii* está favorecida en áreas donde se produce un estrecho balance entre las fuerzas de erosión y sedimentación.

La distribución de esta especie es desde el Sur de Noruega y las Islas Británicas hasta Mauritania y aparece localmente en el Mediterráneo y Mar Muerto (Beeftink, 1977).

Los sustratos que ocupa son de tipo limo-arenoso, con escasa acumulación de materia orgánica debido a la pobre biomasa y al retrabajamiento mareal de los sedimentos (9,48 ± 0,86 % sobre peso seco), al mismo tiempo, el pH se mantiene alto (8,13 - 8,23), la humedad es baja en comparación con la de los otros grupos (tabla 14) (33,45±4,06 % sobre peso seco) debido a la textura gruesa que permite un rápido drenaje. Por la misma razón la acumulación de sales no es excesiva y la conductividad del extracto de pasta saturada es semejante a la del agua de mar (33,27 ± 1,85 mS). Es habitual en los márgenes del canal principal de la ría inundados diaria pero no permanentemente.

Grupo de *Spartina maritima*

Comunidad con una fisonomía de tipo graminoide, muy pobre en especies, a menudo formada por manchas monoespecíficas del hemiciptófito *Spartina maritima*. La especie principal es una gramínea perenne, cuyos tallos aéreos permanecen a lo largo de todo el año, y se fija a los blandos sustratos que habita gracias a un potente sistema rizomatoso. Llega a alcanzar unos 60 cm de altura en los lugares donde el embate mareal no es intenso, y el máximo de biomasa se produce en el mes de agosto (435 gm⁻²), momento en que se encuentra en el periodo de floración. Confiere a la comunidad una coloración verde oscura que se torna marróncea en épocas más frías.



Foto 11. *Spartina maritima* forma extensas manchas monoespecíficas en los fangos inestables de la marisma baja afectada directamente por la marea.



Foto 12. Sobre los sustratos inestables con un contenido arenoso notable, en el límite inferior de las pleamares vivas, aparecen comunidades efímeras de las anuales *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima*. En la fotografía con *Spartina maritima*.

En la marisma de Mundaka esta comunidad forma extensas manchas de contorno circular en los fangos limo-arenosos entre San Cristobal y Kanala.

Suele aparecer acompañada esta especie de otras especies como *Salicornia ramosissima*, *Puccinellia maritima*, *Halimione portulacoides*, *Aster tripolium* o *Suaeda maritima*, y de algas verdes arrastradas por la marea o fijadas al sedimento (*Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Gracilaria* sp.), de hecho en el cluster se aprecia dentro de este grupo un subgrupo más diverso formado por cuatro inventarios que suponen una transición hacia el siguiente grupo de anuales. Debido a su distribución disjunta presenta un grado de asociación negativa ($p < 0,001$) con *Juncus maritimus*, y algo ($p < 0,05$) con *Elymus pycnanthus*.

Ocupa los llanos fangosos ('tidal flats') de la marisma baja inundada diariamente, por debajo del nivel medio de la pleamar bordeando las plataformas consolidadas donde se encuentran la mayor parte de las especies halófilas.

En la marisma de Mundaka encuentra una buena representación, 10,4 Has, es decir, el 2,1% del total de la superficie ocupada por la vegetación en la marisma (incluida vegetación halófila y terrenos ganados a la marisma). Esta especie prefiere los suelos con un alto contenido limoso, desarrollándose peor sobre los suelos arenosos, donde presenta un crecimiento menor.

El papel geomorfológico de *Spartina maritima* en el desarrollo de las marismas ha sido estudiado por Figueroa *et al.* (1985) en la desembocadura del Tinto y el Odiel, en Huelva, donde midieron una sedimentación de hasta 5 cm en zonas con *Spartina maritima*, y de unos 2 cm en zonas similares sin vegetación.

Aparte de su papel primordial en los primeros estadios de formación de la marisma esta especie también aparece relacionada con los procesos de erosión de los escarpes de la marisma alta ('slumping') (Long & Mason, 1983). Así, en la zona de Kanala, donde se produce actualmente un proceso de erosión, probablemente relacionado con la rotura de antiguas munas y con los cambios en las corrientes a partir de los dragados de arena para ensanchar el canal practicados por los astilleros, se desarrollan manchas de *Spartina maritima* donde la energía mareal disminuye y deposita el material arrastrado.

Según Beeftink (1977) *Spartina maritima* se encuentra en sustratos con una salinidad del 20 - 32 g/l. En la tabla 14 se señalan los valores de conductividad en los que ha sido encontrada esta agrupación, próximos a la euhalinidad. No obstante *Spartina maritima* parece desarrollarse mejor en zonas donde la inundación y perturbación mareal es menor, cercanas a las desembocaduras de riachuelos secundarios (arroyo Errekaetxe en Axpe-Busturia), que además de rebajar la salinidad aportan probablemente un exceso de amonio y fosfatos por vertidos urbanos (Gobierno Vasco, 1986). Aunque suele aparecer en las entradas mareales a la marisma alta, esta especie es aparentemente desplazada por otras, como *Halimione portulacoides*.

El examen de la secuencia de fotogramas aéreos no revela cambios apreciables en la disposición y superficie de estas manchas, por lo que se puede deducir un cierto equilibrio entre la expansión de esta especie y la influencia mareal capaz de desarraigar las plantas de los lugares más expuestos.

En relación a las formaciones de *Zostera noltii*, ocupa áreas más elevadas, tienen mayor diversidad específica, una mayor proporción de materiales finos en el suelo, mayor cantidad de materia orgánica y humedad, menor pH, y una salinidad próxima a la del agua de mar, como es de esperar en medios diariamente inundados (tabla 14). Los sedimentos de *Spartina maritima* presentan un perfil anóxico más o menos superficial (a partir de los cinco prime-

ros cm) debido al anegamiento periódico de estos lugares. En una de las manchas de esta especie sobre substrato arcillo-grueso se midieron potenciales de oxido reducción de unos -270 mv (muy por debajo de los niveles en que el suelo está convenientemente aireado).

Según Armstrong *et al.* (1985) el género *Spartina* es seguramente el mejor adaptado al encharcamiento de los suelos y a condiciones permanentemente tóxicas: las hojas, tallos y raíces son altamente porosos, tiene una espesa hipodermis en las partes subapicales de la raíz y la habilidad para oxidar fitotoxinas, como los compuestos de Fe(II) y sulfuros, tanto interiormente como en la rizosfera.

Según Beeftink (1977) estas comunidades se extienden desde el Sur de Inglaterra y Suroeste de Holanda hasta la Costa Oeste de Marruecos y, aislada, el las lagunas del Golfo de Venecia. También ha sido descrita en Suráfrica (Pierce, 1983).

Grupo de las anuales *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima*

Se trata de comunidades abiertas caracterizadas por la dominancia de los terófitos efímeros crasicuales *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima* que proporcionan a la comunidad una coloración verde intensa, que se vuelve marrón en septiembre cuando ya han producido las semillas, muriendo a continuación. A menudo estas especies van acompañadas de la planta perenne *Arthrocnemum perenne*, también de la familia de las quenopodiáceas, siendo todas ellas de bajo porte y con hojas y/o tallos suculentos, lo que indica su gran adaptación a los suelos con un alto contenido salino.

Con respecto a la especie dominante, *Salicornia ramosissima*, las especies *Puccinellia maritima* y *Suaeda maritima* tienen un alto grado de asociación positiva ($p < 0,001$), *Aster tripolium* también ($p < 0,01$), y algo menos *Arthrocnemum perenne* y *Spergularia media* ($p < 0,05$).

Normalmente se encuentran sobre planicies de influencia mareal y en escarpes de erosión y progradación y bloques arcillosos desprendidos de los bordes, inmediatamente por encima o al nivel de *Spartina maritima* y por debajo de las pleamares medias. Ellison (1987) dedujo que la perturbación mareal es el mayor impedimento en la instalación de estas plantas anuales en los niveles bajos de la marisma, ya que es capaz de desarraigar la plántula e impedir su desarrollo. Esto parece congruente con lo observado en la marisma de Mundaka, en la que tanto *Salicornia* como *Suaeda* difícilmente colonizan los fangos ocupados por *Spartina maritima*, prefiriendo sustratos más consolidados donde es frecuente el depósito de residuos mareales fácilmente mineralizables que aportan los nutrientes necesarios es estos medios por lo demás oligotróficos.

Otra especie habitual en este grupo es *Puccinellia maritima*, que aunque se distribuye de manera más dispersa que en el grupo siguiente, presenta una afinidad muy alta con la especie *Salicornia ramosissima*.

En la tabla 14 se expresan las características edáficas de este grupo. Tratándose de suelos con un contenido apreciable de arena, y debido a la escasa biomasa radicular de estas especies (que aportarán poco residuo orgánico al suelo) la capacidad de retención de agua disminuye ligeramente con respecto al grupo anterior así como la cantidad de materia orgánica, paralelamente el pH aumenta. Por el mismo motivo la salinidad es también algo menor, En lo que se refiere a la heterogeneidad específica, estas comunidades son muy pobres tal como se desprende del valor de diversidad media y de las tablas 12 y 13 de especies asociadas a este grupo, sin embargo aumenta en relación al grupo anterior dado que a menudo no hay una especie dominante, encontrándose igualmente representadas todas ellas.

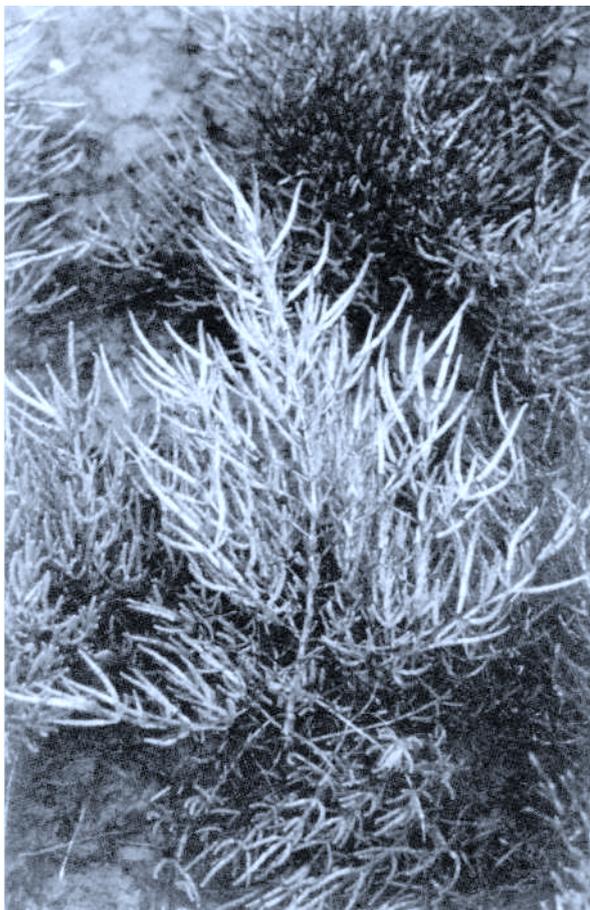


Foto 13. Detalle de *Salicornia ramosissima* en pleno desarrollo, antes de la floración. Obsérvense los tallos carnosos propios de las especies que viven en ambientes muy salinos.

Grupo de *Halimione portulacoides* (con alta representación de *Puccinellia maritima*)

Son comunidades que se asientan en la marca del nivel medio de la pleamar y por encima de éste, ocupando a menudo escarpes de la marisma, pero también superficies bastante extensas donde la marea llega con facilidad. Presentan una fisonomía de tipo fruticoso debido a la dominancia de la especie *Halimione portulacoides*, arbustillo quenopodiáceo que puede alcanzar una talla de unos 60 cm, con hojas carnosas elipsoidales de color verde glauco, que denotan la facultad de esta especie para permanecer en suelos muy salinos, desarrollando unos potenciales osmóticos foliares muy bajos. Presenta una fuerte ramificación que le hace resistente a las perturbaciones mecánicas (marea), siendo un elemento de interés geomorfológico para la marisma, al sujetar activamente el suelo sobre el que se asienta merced a un potente sistema de raíces. Alcanza la máxima biomasa en agosto (entre 1000 y 3000 gm⁻²) y la floración y fructificación se prolongan hasta noviembre.



Foto 14. Las agrupaciones con *Halimione portulacoides* se caracterizan por la presencia mayoritaria de esta especie, no siendo inhabituales otras como *Triglochin maritima*, *Arthrocnemum fruticosum* (a la izquierda en la fotografía), etc, en el nivel de las pleamares vivas. Al fondo, planicie de la marisma alta dominada por *Juncus maritimus*.

Halimione portulacoides se comporta como un gran colonizador ya que ocupa un rango altitudinal grande, pudiéndose encontrar desde zonas arenosas de reciente formación hasta depresiones inundables con condiciones asfixiantes donde registra un bajo porte y crecimiento y escasa producción de flores y semillas, aunque prefiere las superficies bien drenadas, en especial los bordes de canal con una buena circulación del agua.

La otra especie característica, *Puccinellia maritima*, es una gramínea de menor porte que *Halimione*. *Puccinellia maritima* se encuentra en la marisma baja donde el anegamiento del suelo es frecuente, siendo desplazada por *Halimione portulacoides* en las zonas ligeramente más elevadas y aireadas.

A menudo la segregación entre las especies se pone de manifiesto en forma de los mosaicos típicos que forman las dos especies principales. Es frecuente observar almohadillas de *Halimione* rodeadas de *Puccinellia maritima*; esta fisonomía es una característica particular de los ecosistemas que, como las marismas, contienen fuertes gradientes ambientales (salinidad, anegamiento, nutrientes) es espacios muy cortos, como han manifestado diferentes autores (Beeftink, 1977; Ranwell, 1972; Chapman, 1976). Es muy común encontrar *Puccinellia* en el seno de las formaciones de *Halimione*, donde por efecto del pisoteo, por ejemplo, el claro producido es rápidamente colonizado por aquella especie.

Por otro lado, se producen aparentemente procesos ligados al crecimiento clonal y aprovechamiento de los recursos exhibidos por estas especies, que producen las consecuentes interacciones interespecíficas, o competencia, que parecen explicar por sí mismas (Snow &



Foto 15. Detalle de *Arthrocnemum fruticosum*.

Vince, 1984) las fuertes segregaciones que se dan entre estas especies, determinándose la característica imagen de mosaicos de especies segregadas que exhibe esta vegetación halófila.

La composición específica de este grupo definido por el dendrograma puede apreciarse en las tablas 12 y 13 en las que destacan por su abundancia las especies que dan nombre al grupo. *Aster tripolium* es otra de las especies que encuentra su máxima representación en este grupo.

La única especie que muestra una asociación positiva con la especie dominante de este grupo, *Halimione portulacoides*, es *Triglochin maritima* ($p < 0,001$) especie de amplio espectro ecológico. *Festuca rubra* presenta una asociación negativa con *Halimione* ($p < 0,05$).

Se trata de un grupo heterogéneo, formado por nº elevado de inventarios, en los que se han incluido los caracterizados por la presencia de las especies minoritarias *Carex extensa*, *Plantago coronopus*, *Folygonum maritimum*, *Parapholis strigosa* y *Juncus bufonius*, especies



Foto 16. *Triglochin maritima* en flor, especie que aparece en forma de pequeñas manchas dispersas a lo largo de toda la marisma.

asociadas a una fuerte intervención humana, principalmente sobre dragados arenosos localizados en la margen izquierda de la ría: en esta situación la influencia mareal se deja sentir menos y el drenaje de estos suelos no solo disminuye la salinidad, sino que favorece episodios pasajeros de fuerte sequía, por lo que las condiciones predominantes aquí son totalmente diferentes a las que caracterizan a la globalidad del grupo. Solo la presencia ocasional de especies halófilas en estos dragados conduce a la inclusión de estas otras especies halófilas facultativas en este grupo estadístico.

Beeftink (1977) en su revisión sobre las comunidades halófilas de las costas del Oeste y Norte de Europa define a este grupo como una asociación variable de la marisma baja a la que la marea accede fácilmente.

Como puede apreciarse en la tabla de la abundancia de cada especie en relación al grupo y a sí misma, las especies mayoritarias de este grupo son ubiquestas, presentándose a lo largo de un continuo representado por el gradiente mareal, imbricándose con los grupos anteriores y posteriores, por ésto, la identificación en el campo puede resultar dificultosa.

Gray & Randerson (1984) señalan que la exclusión de *Halimione* y la colonización de *Puccinellia* en marismas del Wash (Gran Bretaña) es debida a la presión de los herbívoros (pastoreo), efecto al cual es más resistente esta segunda especie. Si bien la presión del ganado se ha dejado de notar en la marisma de Mundaka, esta hipótesis es factible, ya que, esta segregación surge a menudo en las zonas de paso, donde la perturbación por el pisoteo y la compactación del suelo favorecen la propagación de *Puccinellia* en estas zonas clareadas donde anteriormente se desarrollaba *Halimione*.

Beefink et al. (1978) encontraron en un estudio sobre la dinámica de colonización de *Halimione portulacoides*, que únicamente bajo intensas perturbaciones (anegamiento, bajas temperaturas y herbicidas), *Puccinellia maritima*, *Aster tripolium* y *Suaeda maritima* eran capaces de colonizar las zonas ocupadas por aquella especie.

Aster tripolium, especie compuesta bianual que produce un gran nº de semillas de fácil dispersión coloniza los claros producidos por intervenciones humanas o acúmulos de desechos mareales (generalmente en el nivel medio de las pleamares vivas) aprovechando condiciones de eutrofia (Beefink,1977).

Según Beefink (1977) la distribución de estas comunidades de halófitos perennes se da desde las Islas Lofoten y Sur de Islandia hasta las costas portuguesas.

En lo que respecta a las características estructurales, la diversidad media aumenta ligeramente con respecto a las comunidades de anuales, pero de mantiene en un valor muy bajo, común a este tipo de hábitats. Dada la textura progresivamente más fina y a la mayor biomasa de estas comunidades, la materia orgánica del suelo es mayor y disminuye el pH. La salinidad en los primeros perfiles del suelo disminuye y la humedad se mantiene relativamente alta.

Grupo de *Juncos maritimus* (con alta representación de *Halimione portulacoides*)

La fisonomía de estas comunidades es de tipo junciforme, al estar dominados por el junco marino, *Juncus maritimus*, especie que ocupa el estrato más elevado; alcanza fácilmente 1 metro de altura en los lugares con baja salinidad, donde también presenta la máxima profusión de inflorescencias. Esta especie no se caracteriza por un crecimiento muy rápi-



Foto 17. Juncal monoespecífico de *Juncus maritimus*, detrás una franja de carrizo y al fondo, donde el aporte de agua dulce supera a las entradas freáticas salinas, se origina una saucedada.



Foto 18. Detalle de *Juncus maritimus* en flor.

do, pero puede alcanzar una considerable biomasa (aproximadamente 2000 gm² en agosto). También es muy frecuente *Halimione portulacoides* ocupando el estrato inmediatamente inferior. Los juncales aparecen patentes en la marisma de Mundaka por su tonalidad oscura dentro de una gama de marrones que lo diferencian del resto de las comunidades, que tienen una coloración más verdosa.

Este es el grupo más extenso que ha diferenciado el análisis, con un total de 47 inventarios. El alto nivel a que ha sido diferenciado en el dedrograma no pone de manifiesto la heterogeneidad, que sí se puede apreciar por la dispersión de los puntos en el plano I-II del AFC (figura 21). Dentro de este grupo, se encuentra un subgrupo, diferenciado por el cluster, formado por cuatro inventarios caracterizados por una mayor diversidad, que supone una transición hacia el grupo de *Scirpus maritimus*. Las especies *Festuca rubra* ($p < 0,001$), *Triglochin maritima*, *Inula chritmoides*, *Glaux maritima*, *Carex extensa* ($p < 0,01$), *Oenanthe lachenalii* y *Parapholis strigosa* ($p < 0,05$) presentan una asociación positiva con *Juncus maritimus*. Aquellas cuya presencia coincide con la ausencia de *J. maritimus* son *Puccinellia maritima*, *Arthrocnemum perenne*, *Spartina maritima* ($p < 0,001$), *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima* ($P < 0,01$).

El desarrollo geomorfológico de las marismas conduce en estadios posteriores a la sedimentación activa de partículas, al hundimiento de las zonas retrasadas que finalmente adquieren un perfil cóncavo (Ranwell, 1972; Long & Mason, 1983). Desde el punto de vista geomorfológico, esta agrupación se sitúa preferentemente en las depresiones interiores de la marisma alta, aunque es también frecuente en los bordes erosionados por la acción mareal.

Este grupo caracteriza la mayor parte de la marisma media - alta, en la que la afluencia de las mareas es menor, aunque es ocasionalmente inundada por mareas de alto coeficiente



Foto 19. *Limonium vulgare* en flor, una especie propia de la marisma alta dominada por los junciales.

en periodos equinociales; sin embargo está condicionado por un régimen hidrológico que genera a menudo suelos anegados, reflejo de un drenaje interno deficitario. La mayor biomasa de estas formaciones incide en la cantidad de materia orgánica del suelo, y por ende, no solo en la capacidad de retención de agua, que aumenta considerablemente (tabla 14) sino también en la retención del complejo de cambio y de cationes como el sodio, con lo que la salinidad en estos medios incluso puede aumentar. Bajo tales condiciones se puede producir la descalcificación y acidificación del suelo (Beffink, 1977), por lo que los pH medidos disminuyen casi una unidad con respecto al grupo anterior.

La diversidad media no aumenta en este grupo, como cabría esperar a medida que se produce la independencia mareal; los valores siguen manteniéndose muy bajos, lo que es un reflejo, por un lado de la unidad de muestreo utilizada (2x1 m), y por la disposición de las plantas en el espacio. Como ya se ha comentado para el grupo anterior, la existencia de mo-

saicos monoespecíficos puede detectar cambios en las características edáficas, pero también procesos de competencia y segregación de especies: la especie más representativa de este grupo, *Juncus maritimus*, es un claro ejemplo de especie con un gran poder competidor en el ámbito de la marisma media - alta.

Juncus maritimus presenta un desarrollo clonal en falange, un denso sistema rizomatoso y una altura media superior a la del resto de las plantas halófilas que le permite colonizar con eficacia superficies amplias de la marisma. También es habitual en los terrenos antiguamente ganados a la marisma y en la actualidad abandonados, siendo un buen indicador de niveles freáticos más o menos superficiales. Esta especie, que se desarrolla mejor en medios oligohalinos, es capaz de resistir una alta concentración de sales en el suelo. En estas condiciones su crecimiento es poco marcado y carece de estructuras reproductoras, probablemente porque desvía todo su metabolismo hacia la producción de sustancias osmóticamente activas que contrarresten los potenciales osmóticos extremadamente bajos de la rizosfera. Es fácil encontrar esta especie a pH menores de 6 e incluso próximos a 5.

Tanto de los perfiles ecológicos como de la tabla 13 se desprende que *Halimione portulacoides* es una especie de amplio espectro que alcanza en este grupo su máxima representación, aunque su peso específico sea menor que en el grupo anterior.

Entre los extremos que suponen la presencia mayoritaria de *Halimione* (bordes de plataforma con un drenaje óptimo) por un lado, y la dominancia de *Juncus maritimus* (nivel freático alto, zonas centrales encharcables) por el otro, se desarrollan formaciones mixtas de ambas especies, carácter muy común en la marisma de Mundaka. Desde el punto de vista fito-



Foto 20. *Scirpus maritimus* en flor, asociado a los márgenes más terrestres de la marisma, donde hay una mayor influencia del agua dulce de escorrentía.

sociológico esta formación no tiene validez ya que más bien constituye una fase de transición entre lo que se ha venido a denominar *Bostrichio - Halimionetum* y el *Limonio - Juncetum*.

Otras especies ligadas a este grupo son *Juncus gerardi*, *Limonium vulgare*, *Arthrocnemum fruticosum* e *Inula chritmoides*.

A. fruticosum, quenopodiácea suculenta arbustiva de porte alto (hasta más de 1 metro) e *Inula chritmoides*, especie de la familia de las compuestas, caracterizan los bordes de erosión de la marisma alta en situaciones de buen drenaje. Ambas especies están casi restringidas a los lugares de la marisma donde la intervención humana se ha dejado sentir poco, o bien, hace tiempo que no se produce, como en la zona de Kanala. Tal vez el carácter finícola de estas especies (especies de óptimo mediterráneo según Tutin *et al.*, 1964-80) sea la razón de que bajo unas condiciones añadidas de intervención humana histórica su representación en la marisma sea escasa.

El tamaño del estuario influye en la diversidad del hábitat debido a que las marismas, al igual que los lagos, semejan islas (Shay & Shay, 1986). En este sentido, las marismas pequeñas tienden a contener pequeñas poblaciones de especies, lo que incrementa el riesgo de extinción de éstas. Si se añade el efecto perturbador humano y la colonización de especies adaptadas, el resultado puede ser el de una marisma con una baja diversidad de hábitats y especies.

Juncus gerardi es otro geófito junciforme que aparece a menudo en manchas monoespecíficas sobre zonas con un nivel freático alto dominadas por *Juncus maritimus*, y, como ésta, es capaz de acumular prolina y otros solutos osmóticamente compatibles para combatir la salinidad del suelo (Rozema, 1979). *Juncus gerardi* tiene un hábito vivaz, los tallos comienzan a brotar en Abril culminando su crecimiento en Agosto (alcanza unos 80 cm), al contrario que *J. maritimus*, que crece a lo largo de todo el año. Está muy poco representada en la marisma de Mundaka.

Otra especie habitual en este grupo es *Limonium vulgare*, que se puede encontrar también en la marisma baja. Esta especie da nombre a la asociación de los marjales salinos de la marisma alta (*Limonio - Juncetum*, Onaindía & Navarro, 1986).

Plantago maritima se encuentra muy localizada en áreas clareadas del juncal en la zona de Kanala.

Glaux maritima es otro geófito de bajo porte con apariencia de anual que vive en lugares donde la vegetación es poco densa, ocupando el estrato inferior. El principal factor que restringe su crecimiento es la presencia de plantas vecinas que compiten por la luz. En la marisma de Mundaka es habitual en los lugares de paso entre los juncales de *J. maritimus*, es decir, soporta el pisoteo a pesa de su apariencia endeble, probablemente debido a los hibernáculos subterráneos que le permiten renovar los tallos.

Baccharis halimifolia es una compuesta que alcanza un porte arbustivo o arbóreo (hasta 3 metros), siendo un neófito procedente de las costas americanas de gran vigorosidad en la zona estudiada. Esta especie fue probablemente introducida para la fijación de las dunas que separan las zonas ganadas a la marisma, al igual que *Tamarix gallica*, pero posteriormente parece haberse extendido a amplias zonas de la marisma. Su mayor porte y aparente tolerancia a la salinidad y encharcamiento, unido a una gran producción de semillas que germinan fácilmente, han favorecido la extensión progresiva de esta especie a expensas de otras, en el ámbito de la marisma alta:

Otra especie que se introduce en los marjales de *Juncus maritimus* es el helófito *Phragmites australis*. Esta especie tiene una distribución cosmopolita en todo el Mundo. Ranwell (1972) señala que se encuentra en suelos con una clorinidad del 1 por mil; sin embargo en la marisma de Mundaka es posible encontrarla en lugares que sufren una inundación casi diaria. Estas apreciaciones concuerdan con el alto grado de adaptación de esta especie a las condiciones tan diferentes que puede encontrar en el amplio rango latitudinal que ocupa (Ranwell, 1972).

Grupo de *Scirpus maritimus*

Este grupo florísticamente pobre está caracterizado por el helófito facultativo *Scirpus maritimus* (Ranwell, 1972), a menudo formando manchas monoespecíficas bastantes densas que confieren a la comunidad un aspecto junciforme. Se trata de una especie vivaz, que se mantiene gracias a un denso sistema rizomatoso que emite tallos aéreos a partir desde marzo hasta septiembre, momento en que alcanza su máxima altura y biomasa, coincidiendo con la floración.

Son frecuentes también *Phragmites australis* *Althaea officinalis*, e incluso cuando las condiciones son oligohalinas, entra en contacto con formaciones del helófito *Typha* sp. en la zona de Axpe - Busturia. Es posible encontrar en este grupo especies de amplio espectro como *Juncus maritimus*, *Halimione portulacoides* y *Aster tripolium*. Según Beeftink (1977) las comunidades de *Scirpus* son características de las marismas salobres; en la marisma de Mundaka se encuentra preferentemente en los márgenes de la misma, donde hay una afluencia de agua dulce superficial o freática del karst que delimita la cuenca.



Foto 21. Los herbazales de *Elymus pycnanthus* deben probablemente su origen a los antiguos cultivos tan extendidos en la zona de Arteaga. El abandono del laboreo de estas tierras de la marisma alta fertilizadas y drenadas favoreció la rápida expansión de esta especie.

En estas condiciones el suelo aparece con un alto grado de encharcamiento que se puede traducir en una cierta anaerobiosis la materia orgánica generada en estos sistemas altamente productivos no se descompone debidamente, y el pH disminuye. La conductividad se mantiene en unos niveles relativamente altos como consecuencia de la inundación mareal esporádica y entrada freática se la salinidad.

Phragmites australis a menudo domina densas formaciones en las que *Scirpus maritimus* es minoritaria. Esto se da principalmente en la marisma alta muy esporádicamente expuesta a la marea. Estos carrizales son segados periódicamente para su aprovechamiento como prados de siega e incluso cultivos en la zona de Kortezubi; con el abandono de estas prácticas principalmente tras la crisis del caserío vasco en los años 50-60 el carrizal vuelve a ocupar un área importante en la marisma alta en relación con niveles freáticos superficiales.

Navarro (1980) detectó en esta marisma la asociación *Scirpo (lacustris) - Phragmitetum* caracterizada por las especies que dan nombre a la asociación, y que podría ser asimilable al grupo ecológico descrito aquí.

En la marisma de Santoña, Herrera (1989) describe la asociación *Scirpetum (maritimi) compacti* en la que *Scirpus maritimus subsp. compactus* está acompañado de *Aster tripolium*, dando carácter halófilo a estas comunidades que ocupan áreas encharcadas en la marea alta, principalmente en bordes de canal que surcan los marjales subhalófilos de las colas de las rías.

Según Beeftink (1977) estas comunidades se dan localmente desde el Oeste de Noruega y Gran Bretaña hasta Portugal, también han sido descritas en la Camarga francesa (Basset, 1978).

Grupo de *Elymus pycnanthus*

La fisonomía típica de estas comunidades es la de extensos herbazales dominados por la gramínea *Elymus pycnanthus*, especie de crecimiento denso que alcanza fácilmente los 70 cm de altura. Los tallos son algo rígidos y las hojas son de un color verde glauco. Las inflorescencias aparecen a mediados del verano, alcanzando la máxima representación en agosto-septiembre.

Este grupo está caracterizado por *Elymus pycnanthus* y *Festuca rubra*, a menudo en contacto con los juncales halófilos que ocupan las situaciones de drenaje menos favorecidas. Ambas gramíneas presentan una taxonomía dificultosa (Tutin *et al.*, 1960-80). Estas formaciones se sitúan en el nivel superior al alcance de las mareas vivas por lo que es posible la detección de taxones halófilos y no halófilos, pudiéndose encontrar especies de los géneros *Vicia* o *Taraxacum*, que no se caracterizan por su resistencia a la salinidad. Según Gehu estas comunidades muestran una dependencia absoluta de los depósitos orgánicos más o menos fácilmente mineralizables que depositan las mareas vivas.

Esta comunidad también domina los bordes de la marisma alta donde el mayor drenaje impide situaciones de anoxia prolongada. En esta situación es frecuente la aparición de un perfil superficial de mineralización ausente en el resto de los grupos florísticos descritos.

En las zonas más elevadas de la marisma, donde esta forma una extensa planicie surcada por una tupida red de canales de drenaje a la altura de Kortezubi, *Elymus pycnanthus* se extiende formando extensos herbazales poco diversos. Probablemente la actividad agrícola histórica, la roturación del suelo, los aportes de arena, mejora de la textura y abonado de los terrenos en esta zona tengan que ver bastante con la instalación de estos herbazales, en la actualidad sin aprovechamiento económico. Probablemente la vegetación halófila primitiva que se encontraba en esos lugares tuvo una composición específica diferente de la que pre-

senta en la actualidad, situación fisonómica en la que el enriquecimiento o eutrofia del suelo parece haber jugado un papel decisivo.

Las munas difícilmente inundables de separación entre la marisma y las zonas ganadas para cultivos se caracterizan por un sustrato más arenoso muy apto para estas especies, que encuentran aquí un hábitat óptimo de desarrolló.

Siendo una especie de amplio espectro, *E. pycnanthus* puede colonizar los dragados arenosos oligotróficos que se encuentran en la zona de San Cristobal, donde se constituye en la especie dominante, aunque su crecimiento es marcadamente inferior que en la marisma alta donde el suelo es más rico en nutrientes.

Festuca rubra acompaña a *E. pycnanthus* en los bordes de erosión de la marisma alta. Otras especies habituales son *Inula chritmoides*, *Glaux marítima*, *Atriplex hastata* y muy esporádicamente *Senecio aquaticus* y *Sonchus maritimus*. *Inula crithmoides*, *Juncus maritimus*, *Glaux marítima*, *Festuca rubra* ($p < 0,001$) y *Oenathe lachenalii* ($p < 0,01$) están asociadas positivamente con la presencia de la especie dominante *E. pycnanthus*.

Relación entre los grupos ecológicos y las asociaciones fitosociológicas

La relación de los grupos ecológicos con las asociaciones fitosociológicas descritas para esta y otras marismas de Vizcaya (Onaindia & Navarro, 1986), es estrecha en el caso de los grupos más o menos monoespecificos (Grupo de *Zostera noltii* - *Zosteretum noltii*, Grupo de *Spartina marítima* - *Spartinetum marítimae*) y claramente definidos por las condiciones ecológicas, pero se hace más oscura para los grupos de especies que ocupan la zona media del gradiente mareal, de tal manera que se definen asociaciones que en el área estudiada revelan únicamente relaciones ocasionales entre binomios o grupos de especies muy localizadas (*Puccinellio maritimi* - *Arthrocnemetum perennis* y *Puccinellio maritimi* - *Arthrocnemetum fruticosi*).

Esto es lógico, ya que las asociaciones fitosociológicas constituyen entidades abstractas que surgen del exámen de un gran número de áreas de amplia distribución, entresacándose las especies características que suelen venir acompañadas de un número y representación variable de especies. La repetición exacta de la composición ideal en un área concreta es difícil si se tienen en cuenta las particularidades geomorfológicas e históricas del área estudiada. En este sentido, la validez de los grupos ecológicos definidos en este estudio, debe probablemente circunscribirse a la marisma de Mundaka, ya que las condiciones imperantes en otros estuarios cercanos (es decir la calidad de los gradientes ambientales, más o menos intensos), serán diferentes en cierta medida, además de que la historia de usos en estos lugares ha sido diferente en cada marisma, y consecuentemente la composición de las comunidades responderá a las particularidades ambientales de cada lugar.

En definitiva, se puede argumentar que la distribución de las especies en la marisma de Mundaka depende no sólo de los factores abióticos considerados, y que podrían sintetizarse en la altura o grado de intervención mareal, sino también de los factores bióticos derivados, en este caso de la intervención humana histórica. En este sentido, la inestabilidad estructural que produce este fenómeno desorganizativo en el seno de las comunidades vegetales, potencia la colonización de las especies mejor adaptadas a las perturbaciones. Estas especies (*Halimione portulacoides*, *Juncus marítimus*, *Elymus pycnanthus*), por su forma de crecimiento monopolizan el espacio ecológico común a un mayor nº de especies, lo que en definitiva disminuye la riqueza y diversidad específica del sistema. Como se verá más adelante son precisamente estas especies las que dominan los biotopos generados tras el descuido de las labores de cultivos y mantenimiento de los lezones en la marisma de Mundaka.

5. EVOLUCION DE USOS Y CONSIDERACIONES SOBRE LA GESTION DE LA MARISMA

5.1. Análisis de la evolución de los usos de la marisma

En la zona de estudio el subsistema natural y el subsistema social están intensamente ligados debido a la utilización que el hombre ha hecho de los recursos naturales. Esta explotación ha introducido cambios de consideración en la fisonomía, estructura y dinámica del paisaje de la marisma, como se va a ver a continuación.

En la secuencia de fotogramas aéreos comprendidos entre los años 1963 y 1987, es posible detectar el intenso dinamismo de usos y situaciones intermedias producto del uso-abandono de las áreas con una influencia mareal importante. Este fuerte dinamismo está supeditado principalmente a la naturaleza inestable de los ecosistemas estuáricos, a lo que se suma en el caso de esta marisma, la convergencia de intereses para el aprovechamiento de unos terrenos en principio improductivos, pero objetivo final de una demanda de terrenos para el cultivo.

Una de las principales transformaciones en la marisma alta fue la apertura del canal desde Gernika a Murueta con el fin de permitir la entrada y salida de barcos, a principios de este siglo.

En los fotogramas del año 1963 la práctica totalidad de los terrenos situados por encima del nivel de las pleamares vivas es explotado mediante la parcelación de prados y cultivos. En el fotograma, correspondiente a la salida de Gernika (Foto 24), se observan prados de alta productividad ocupando la marisma alta. Esta situación cambia sustancialmente al examinar la misma zona 24 años después, ya que buena parte de los terrenos situados a la altura del meandro estrangulado en Forua, y en relación más directa con el canal principal, presentan un aspecto de abandono correspondiente a la instalación de prados higrófilos embastecidos y a un carrizal en auge (Foto 27). Este paso se debe a la relajación de la costosa actividad que suponía la reparación de munas y la reapertura de canales de drenaje. Las masas arbóreas incipientes en 1987 son pequeñas formaciones con algún aliso, especie -exigente de un nivel freático alto y permanente, que en este caso estará dulcificado por aportes de agua de escorrentía.

Más hacia el mar (Fotos 23 y 24), a la altura de las sinuosidades del canal original en Artea, ya se detecta en 1963 el abandono del laboreo en la mayor parte de la zona central, entre el meandro y el gran canal central estabilizado con *Pinus radiata* (actualmente talado): ésto queda evidenciado por la profusión de una vegetación de tono oscuro correspondiente a juncales de *Juncus maritimus*, que a una escala de detalle mayor aparecen situados en las zonas de depresión (donde la capa de agua edáfica se hace más superficial) entre los canales de drenaje secundarios, cuyos bordes están ocupados por un pastizal basto de *Elymus pycnanthus*, aprovechando la mayor aireación de estos lugares. Teniendo en cuenta la práctica habitual de abonado a que eran sometidos estos lugares, el enriquecimiento del suelo sería alto, y consecuentemente la recolonización de halófitos sería muy rápida tras la salinización. En esta misma zona, hacia el final del canal artificial, los restos de zonas cultivadas en 1963 ya no lo son en 1987 (Foto 26), momento en que tales terrenos aparecen dominados por juncales y pastizales de *Elymus*, mientras que aquellas zonas donde los rellenos terrosos eran más potentes, la mayor eutrofia y aireación del suelo favorece la entrada de plantas leñosas como el neófito *Baccharis halimifolia*, que forma masas cerradas, no siendo infrecuentes en la actualidad buenos ejemplares de roble. Es fácil pensar que la falta de dedicación a los cultivos se dirigiese inicialmente a los terrenos más inaccesibles, como es este caso, pro-

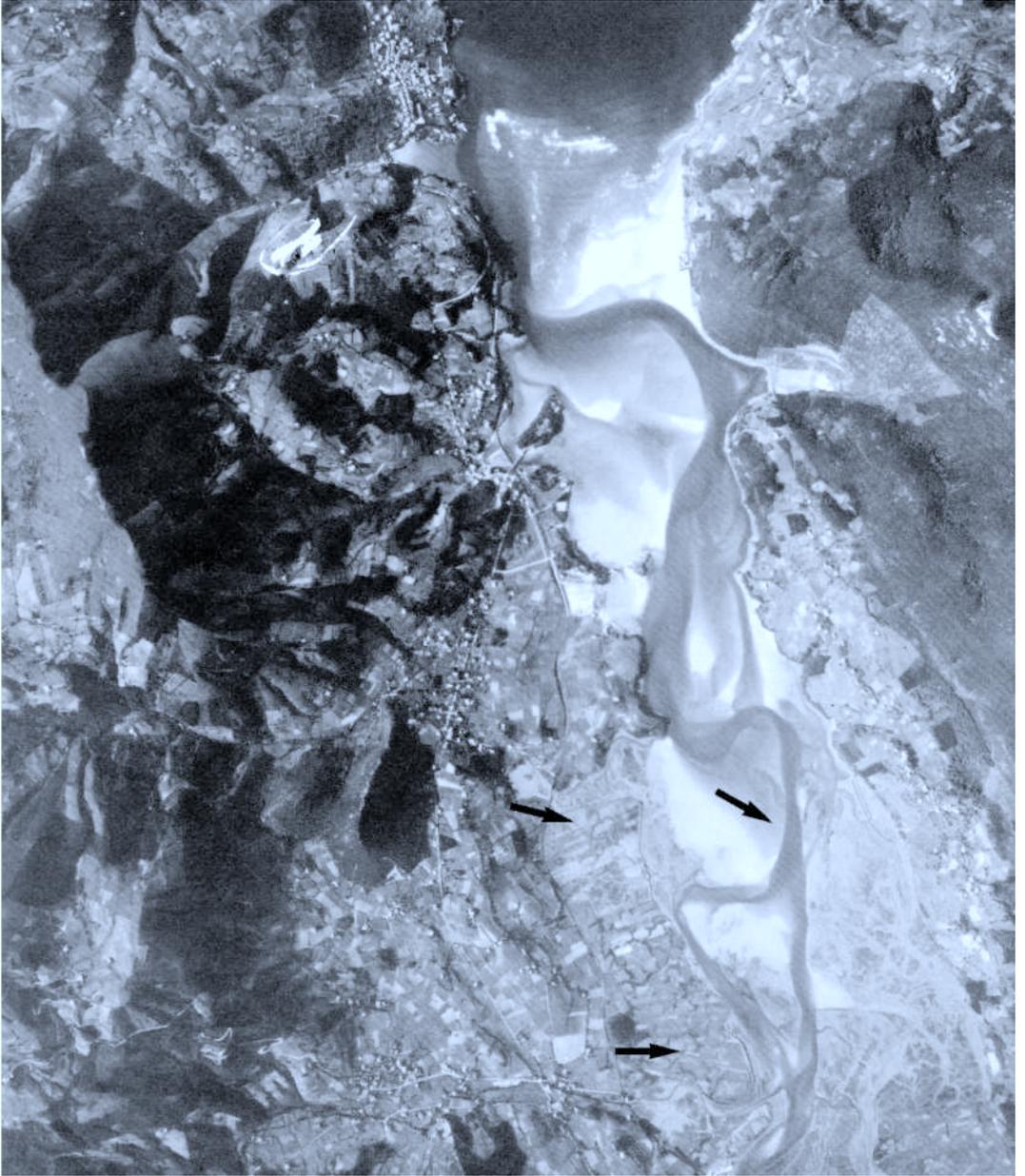


Foto 22. 1963. Zona anterior del estuario. Cultivos en Axpe y San Cristobal. Obsérvense los canales principales de entrada mareal.



Foto 23. 1963. La zona intermedia de la marisma (isla, en el centro) conserva cultivos aunque se observan procesos de abandono. El polder de Anbeko (derecha), área de producción prático-la, en el que se intercalan prados higrófilos y juncuales.

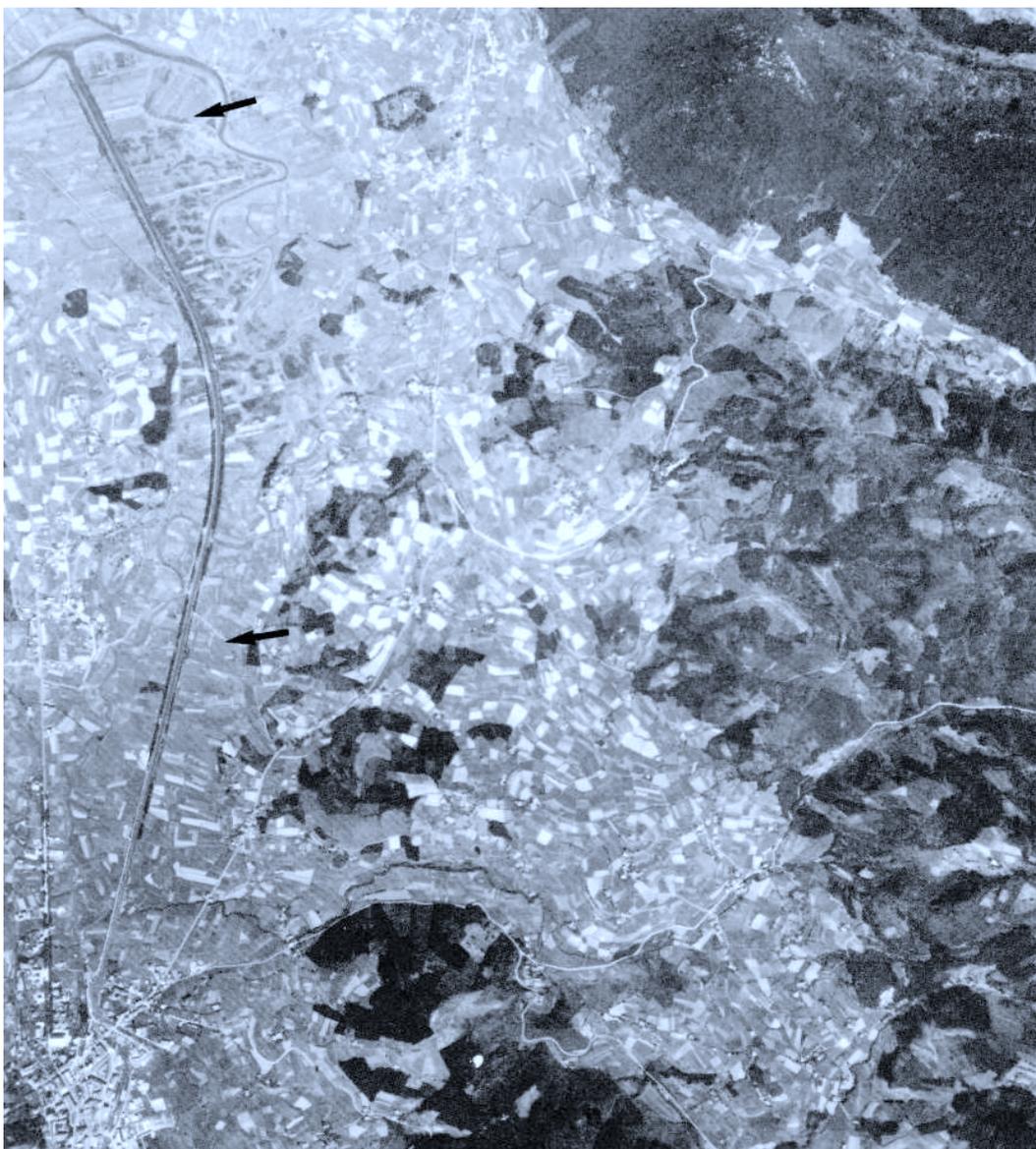


Foto 24. 1963. La cola del estuario, ocupada por cultivos principalmente.

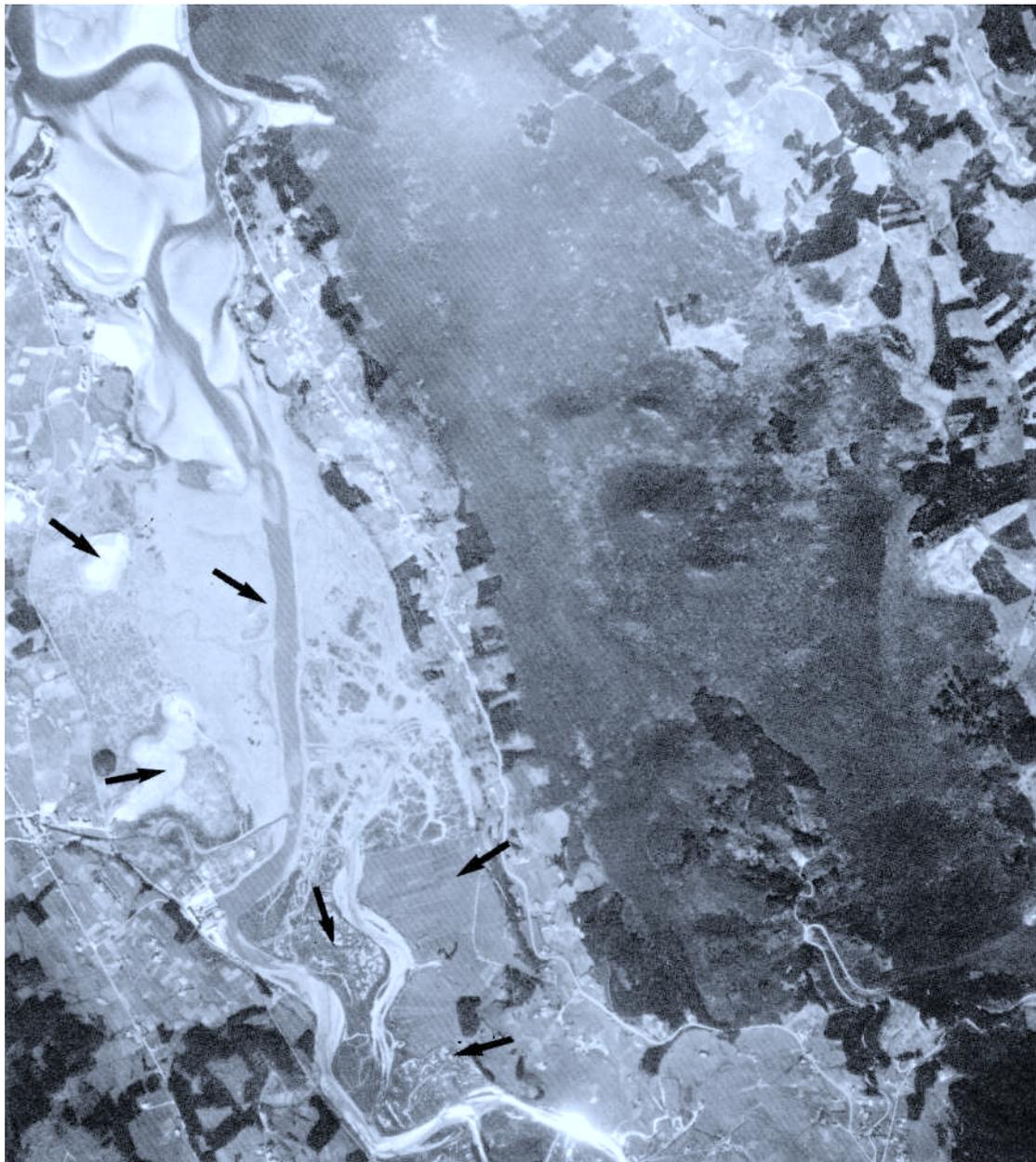


Foto 25. 1987. Depósitos arenosos en Axpe y San Cristobal; en esta zona la rotura de lezones facilitó la entrada de las aguas, desapareciendo los cultivos. La zona central presenta un único canal mareal por efecto de los dragados. En el polder de Anbeko, desaparecen algunas zonas cultivadas y prados encharcables.



Foto 26. 1987. A la altura de Forua (a la izquierda del canal artificial), terrenos de cultivo abandonados. La misma pauta se observa al otro lado del canal. Hacia el interior, a la altura del meandro estrangulado los terrenos son ocupados por carrizales.



Foto 27. 1987. Expansión urbanística de Gernika y algunas instalaciones industriales en la cola de la marisma.

siguiéndose con los lugares más cercanos a los caseríos, a medida que el trabajo en el campo fue perdiendo interés económico.

El área triangular al final del canal artificial, a la izquierda, sufrió la irrupción de las aguas en las inundaciones de agosto de 1983, lo que motivó la salinización de terrenos (Foto 26) y el cambio fisonómico y de composición de la vegetación, que se enriqueció con un marcado componente halófilo, con especies como *Salicornia ramosissima* y *Suaeda maritima*. Posteriormente, esta zona (octubre de 1987) fue cerrada al flujo de aguas tras la restauración del dique para su puesta a punto como cultivos.

Manteniendo la misma tónica, los terrenos de marisma próximos al canal principal, frente al final del canal artificial en la zona de Isla Bekoa, que en 1963 aparecen cultivados (Foto 23), dejan de estarlo en 1987, siendo sustituidos por una comunidad permanente dominada por *Halimione portulacoides* (Fotos 25 y 26). Como puede apreciarse, los prados del polder de Anbeko no se abandonan totalmente; aún más, su productividad se ha incrementado recientemente con nuevos aterramientos, canalizaciones de drenaje y abonados, que confieren al área mayor homogeneidad por pérdida de zonas encharcadas, restando diversidad vegetal a la zona.

La zona de marisma aislada con contorno fusiforme, limitada por los dos canales o esteros principales a la altura de los Astilleros de Murueta (Foto 23), presenta una zona central cultivada en 1963, que queda posteriormente (Fotos 25 y 26) a merced de las condiciones mareales naturales, haciendo aparición comunidades de *Halimione* y *Salicornia* en las zonas encerradas por las munas, donde los elevados índices de salinidad y anegamiento hacen que la cubierta vegetal en esta zona sea muy baja. El resto de las parcelas había sido abandonado con anterioridad a 1963, como se aprecia en las fotografías más antiguas.

Es, asimismo, perfectamente apreciable el cambio en la configuración del canal de drenaje o estero general de entrada y salida de agua a la altura de Busturia, debido al dragado para facilitar la botadura de barcos (Fotos 22 y 25). Simultáneamente, con la aparición de depósitos arenosos en zonas localizadas, se produce la desaparición de áreas de cultivo ganadas a la marisma en Axpe y San Cristóbal (Foto 25), con la pérdida real de superficie potencial para el desarrollo de la vegetación halófila original. En esta franja (Axpe-San Cristóbal) parte de los cultivos ya habían sido anteriormente abandonados (los situados más al norte), si bien una amplia zona, aledaña a la estación de tren, era explotada en 1963, apreciándose una alternancia de prados encharcables muy apreciados por la avifauna (Galarza, 1989). En 1987 la totalidad de la superficie ha sido de nuevo ganada por las aguas. En resumen, las zonas anteriormente cultivadas y repentinamente abiertas al embate de la marea, sufren un proceso erosivo generalizado que se traduce en una pérdida de áreas vegetadas, siendo patentes las rupturas en los lezones o diques por donde la fuerza erosiva se intensifica.

Volviendo a la idea general, la fisonomía actual de la vegetación que ocupa la marisma tiene un elevado componente antrópico que interfiere en la organización natural propia del sistema intermareal

Esta secuencia de fotogramas sirve para introducir la tabla 17 en la que se relacionan los aspectos más remarcables referentes a los impactos derivados de las actividades humanas en las distintas zonas de la marisma. Se detallan asimismo las comunidades más susceptibles de una desestructuración. En paréntesis se detallan aquellas comunidades en las que el impacto es a priori de menor entidad, si se tiene en cuenta el área de uso.

Tabla 17. Matriz de impactos reconocibles en el área de la marisma

ACTIVIDAD	EFFECTOS	ZONAS DE MARISMA	COMUNIDADES AFECTADAS
Agricultura	Cierre área supramareal. Rellenos. Aterramientos. Cambios en el régimen hidrológico y cambios en el modelo de drenaje. Desalinización. Ruderalización. Lixiviados nitrogenados y fosfatados. Incendios. Siegas periódicas. Desestructuración comunidades halófilas.	media, alta	(Zn, Sm) Sr, Hp, Scma, Jm, Ep, carrizales.
Vertidos industriales	Toxicidad: incorporación metales pesados al sedimento. Fertilización: compuestos nitrogenados y fosfatos	baja, media, (alta)	Zn, Sm, Sr, Hp, (Jm, Ep, Scma)
Vertidos urbanos	Escombros. Residuos sólidos transportados por la marea: deposición y agregación al sedimento. Fertilización: compuestos nitrogenados y fosfatos	baja, media, (alta)	Zn, Sm, Sr, Hp
Dragados arenosos (Astilleros)	Cambios en el flujo de entrada y salida del agua de mar. Posibilidad de alteraciones en el régimen de erosión/sedimentación en la marisma baja.	baja	Zn, Sm
Depósitos arenosos	Cambio régimen hidrológico y salino. Sustitución de especies halófilas por psamófilas y ruderales. Pérdida de amplias superficies de marisma.	(baja), media (alta)	(Sm), Sr, Hp, (Jm)
Viales (caminos, carreteras tren, senderos)	Aterramiento. Impedimento flujo hidrológico y salino. Paso indiscriminado. Pisoteo. Ruderalización.	(media) alta	(Hp) Jm, Scma, Ep, carrizales.
Plantaciones (coníferas)	Aterramiento. Cambio régimen hidrológico. Desestructuración comunidades halófilas.	alta	(Hp), Jm, Ep, carrizales.
Expansión plantas exóticas (Baccharis halimifolia)	Ocupación hábitat salino. Exclusión de especies autóctonas. Eutrofización. Cambios fisonómicos en la comunidad y simplificación de la diversidad específica.	alta	Jm, Ep, carrizales
Actividades de recreo	Pisoteo. Eutrofización. Ruderalización. Marisqueo. Erosión	(baja, media, alta)	Zn, Sm, Sr, Hp

5.2. Consideraciones sobre la gestión del ecosistema estuarino

En el presente trabajo solamente se ha considerado el componente vegetal de una zona restringida, como es el medio salino influenciado por el juego periódico de las mareas. Este nivel de precisión no se había examinado hasta la fecha, habida cuenta del carácter más amplio de estudios anteriores. Otros estudios han considerado el resto de los componentes bióticos del ecosistema, que tenidos en cuenta en su conjunto hacen de la Cuenca de Urdaibai (fauna, usos tradicionales equilibrados) meritoria de una figura como la de Reserva de la Biosfera y en el ámbito de la Comunidad Autónoma del País Vasco.

Considerando el papel indicador de las especies vegetales con respecto a los procesos subyacentes, es posible desentrañar algunos aspectos directamente ligados con la naturaleza de los procesos que se dan en la marisma, lo que tiene una incidencia directa en el establecimiento de unas bases de gestión adecuada.

Las unidades de vegetación ligadas a la marisma constituyen las formaciones más genuinas en el ámbito de la marisma, que potencialmente cubrirían la zona más profunda del valle de Urdaibai de cesar la intervención humana. Como ecosistemas de transición entre el medio acuático y marino, las marismas son minoritarias con respecto a los sistemas terrestres. Las características taxonómicas, genéticas, ecológicas y fisiológicas de las especies que habitan estos lugares, así como la complejidad de los procesos ecológicos que se desarrollan en estos medios, son exclusivos y no repetibles en otro tipo de hábitats.

El proceso de abandono de los pastos y cultivos ha conllevado la reinstalación de comunidades permanentes de plantas halófilas que han devuelto en cierta medida el carácter original a estos terrenos de interfase mar-tierra con vocación de marisma. De esta manera, lo que podríamos llamar "calidad ecológica" en este área restringida, ha experimentado un aumento con respecto a la situación de hace pocos decenios, siempre que tomemos como punto de referencia a la vegetación potencial u original que se desarrollaría en condiciones naturales.

Por su configuración, las marismas estuáricas semejan islas desde el punto de vista de la biología. Su aislamiento potencia los mecanismos de deriva genética de las poblaciones tanto vegetales como animales que en ellas viven, lo que contribuye a la variabilidad y diferenciación necesaria para la perpetuación de las especies en un marco biogeográfico amplio: las especies con una baja variabilidad son más vulnerables al poseer menos mecanismos de respuesta a las perturbaciones. Por otro lado, la disminución de la superficie de las marismas se refleja en la disminución del tamaño de las poblaciones, de suerte que el riesgo de desaparición de una especie es inversamente proporcional al tamaño de la marisma. La vulnerabilidad de estos sistemas aumenta y la capacidad de regeneración disminuye en la medida en que se recorta la superficie natural de estos enclaves.

En las costas del atlántico europeo, si bien, los sistemas estuarinos han sido intervenidos muy intensamente a partir de la revolución industrial, hoy es el día en que la gestión de estos sistemas únicos va encaminada hacia su conservación e incluso hacia su potenciación e incremento, como forma de mantener la diversidad específica y genética necesaria para garantizar la permanencia de estos medios en un futuro. Así, aunque puntualmente, no es extraño contemplar obras de restauración en marismas del Norte de Francia, Holanda e Inglaterra. Como reconoce la Conferencia Internacional sobre la Conservación de las Zonas Húmedas celebrada en Ramsar (Irán, 1971), cuyos acuerdos han sido ratificados por la mayoría de los países europeos, incluido el nuestro, los ecosistemas acuáticos desempeñan un papel fundamental para la conservación de la flora y fauna, teniendo a su vez en cuenta que estos parajes constituyen un recurso de gran importancia económica, cultural, científica y recreativa, recurso cuya pérdida sería irreparable. Estas mismas conclusiones son las alcanza-

das recientemente en el marco de las recientes conferencias celebradas en el Servicio de Investigación Oceanográfica de Sukarrieta (Mayo 1990), en el sentido de reafirmar la importancia biogeográfica de la marisma de Mundaka a un nivel internacional.

Desde hace más de 20 años, la restauración de los sistemas estuarinos, incluyendo las zonas vegetadas de la marisma, son un tópico en el planteamiento de mejora de las condiciones ecológicas en los EEUU. En otros países como China, es tradicional la plantación de especies del género *Spartina* para evitar la erosión de las costas, aumentando a su vez las posibilidades de hábitat de especies de peces y vertebrados, entre las que se incluyen las aves, además de constituir el hábitat natural no solo de especies de vertebrados limitados a estos medios, sino también de una fauna bentónica invertebrada, a menudo muy olvidada en la caracterización de los sistemas estuarinos y que juega un papel fundamental en estos sistemas eminentemente detritívoros.

Como se ha destacado para otros trabajos encaminados al establecimiento de unas normas de usos racionales o de gestión del medio natural, en el caso de la marisma de Mundaka también cabe considerar ciertos matices. Al desarrollar unas directrices de uso del espacio natural es frecuente que las medidas propuestas sean exclusivamente de tipo restrictivo. Este procedimiento se basa en la idea errónea de que la propia dinámica de los sistemas naturales se ocupará de reconstruir el paisaje original, y lo único que importa es que no se aprecie la obra humana. Sin embargo, y aún pensando que dicho paisaje fuese factible, su conservación es altamente dudosa ya que en la actualidad cualquier escenario pretendidamente natural es el resultado de la intervención histórica hombre-naturaleza, y no es posible su conservación mediante el uso de prohibiciones (Montes et al., 1987).

A este respecto ya se ha comentado la existencia de amplias zonas en la marisma alta cuyo origen se debe al uso agrícola secular de estos terrenos, y que actualmente presentan comunidades vegetales halófilas interesantes en una fase estabilizada, como son los juncales de *Juncus maritimus*, herbazales de *Elymus pycnanthus* y carrizales de *Phragmites australis*, comunidades que posiblemente diferirían de las que originariamente ocuparon la zona. En el caso más extremo, la proliferación de especies arbustivas de alto porte, como el neófito *Baccharis halimifolia*, de invasión relativamente reciente a lo largo de los estuarios de toda la Costa Vasca, supone una amenaza en el mantenimiento de la composición específica y fisonomía de las comunidades originales, riesgo que se incrementará en el caso de no actuar selectivamente en el control de su expansión; en definitiva, adoptando una postura basada en la regulación de los procesos que se dan en el ecosistema.

Fuera de este trabajo quedan las consideraciones prácticas sobre la puesta a punto de una normativa que regule el uso de la marisma. Sería importante que tal normativa considerase la importancia de la agricultura y ganadería en el modelado actual del ecosistema estuarino: en las costas europeas, el pastoreo tradicional de la marisma alta por el ganado vacuno y lanar y por las aves es un factor selectivo que permite la coexistencia de un mayor número de especies interesantes; cuando esta presión cesa, puede darse el caso de que una sola especie vegetal acapare todo el espacio ecológico, disminuyendo su diversidad florística (Long & Mason, 1983). No se trata de volver a la explotación total de la marisma para cultivos (mediante quemadas periódicas del carrizal, por ejemplo, como actualmente se producen), pero sí buscar un equilibrio entre los intereses ecológicos y los agronómicos, sobre todo si se tiene en cuenta que es gracias al sistema del caserío por el cual contamos en la actualidad con tan preciado paraje. Sería, por lo tanto, deseable articular un plan de "ecodesarrollo" que armonice la conservación de los valores etnográficos y naturalísticos de la comarca, con el consenso de los baserritarras, sin el cual las actuales leyes de protección no tienen en la práctica ninguna validez (Ensunza, 1989).

6. BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, D.A. (1963). Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. *Ecology*, 44: 445-456.
- ADAN DE YARZA, J. (1892). Memorias de la comisión del mapa geológico de España. Descripción física y geológica de la provincia de Vizcaya. Madrid, 1892
- ANDERSON, M.R. & KALFF, J. (1986). Regulation of submerged aquatic plant distribution in a uniform area of a weedbed. *J. Ecol.*, 74: 953-961.
- ARMSTRONG, W. (1967). The relationship between oxidation-reduction potentials and oxygen diffusion levels in some waterlogged organic soils. *Journal of Soil Science*, 18: 27-34.
- ARMSTRONG, W.; WRIGHT, E.J.; LYTHER, S. & GAYNARD, T.J. (1985). Plant zonation and the effects of the spring-neap tidal cycle on soil aeration in a Humber salt marsh. *J. Ecol.*, 73: 323-339.
- AUSTIN, M.P. (1976). On non-linear species response models in ordination. *Vegetatio*, 33 (1): 33-41.
- AUSTIN, M.P. & NOY-MEIR, I. (1971). The problem of non-linearity in ordination: experiments with two-gradient models. *J. Ecol.*, 59: 763-773.
- AZIZ, S.A.ABD. & NEDWELL, D.B. (1979). Microbial nitrogen transformations in the salt marsh environment. In: R.L. Jefferies & A.J. Davy (eds.). *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell Scientific Publications.
- BAKKER, J.P. (1985). The impact of grazing communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, 62: 391-398.
- BASSETT, P.A. (1978). The vegetation of a Camargue pasture. *J. Ecol.*, 66 (3): 803-827.
- BEEFTINK, W.G. (1966). Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the South-western part of the Netherlands. *Wentia*, 15: 83-108.
- BEEFTINK, W.G. (1977). The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In: V. J. Chapman (ed). *Ecosystems of the world: 1.- Wet coastal ecosystems*. Elsevier s. p. c. Amsterdam, Oxford. pp. 109-155.
- CARNEVALE, N.J.; TORRES, P.; BOCCANELLI, S.I. & LEWIS, J.P. (1987). Halophilous communities and species distributions along environmental gradients in Southeastern Santa Fe Province, Argentina. *Coenoses*, 2 (2): 49-60.
- CASTROVIEJO, S. & COELLO, P. (1980). Datos cariológicos y taxonómicos sobre las *Salicorniae* A. J. Scott ibéricas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37 (1): 41-72.
- CHAPMAN, S.B. (1976). *Methods in plant ecology* Blackwell, Oxford
- CHAPMAN, V.J. (1976). *Coastal Vegetation*. Pergamon Press.
- CLAPIER, P. (1983). *Analyse des données*. Servicio Nacional de Estadística de Euskadi. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz
- CORRE, J.J. (1976). Étude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue: I. Caractéristiques du milieu. *Vie Milieu*, 26 (2): 179-245.
- DAGET, P. (1976). Ordination des profils écologiques. *Nat. Monsp.*, 26: 109-128.
- DAGET, P. & GODRON, M. (1982). *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Ed. Masson. Paris.
- DAGET, P.; GODRON, M. & GUILLERM, J.L. (1970). Fréquences spécifiques, profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques. Application à l'inventaire écologique des Hautes Tatras (Tchécoslovaquie). XIV Symp. Assoc. Int. Phytos. Rinteln-sur-Weser. 32 pp.

- DAGNELIE, P. (1966). A propos des différentes méthodes de classification numérique. *Rev. Stat. Appl.*, 14(3): 55-75.
- DEN HARTOG, C. (1975). Structure of seagrass communities and its impacts on the phytosociological classification system. *Coll. Phytosoc.* 4: 249-256.
- ELLISON, A.M. (1987). Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures. *Ecology*, 68(3): 737-741.
- ENSUNZA, R. (1989). Fuego en las marismas de Urdaibai. *Belarra. Revista de la Naturaleza*, 6: 71-72.
- ETHERINGTON, J.R. (1976). *Environment and plant ecology*. John Wiley & Sons, London. 347 pp.
- FIGUEROA, M.E.; MARTOS, M.J.; FERNANDEZ-PALACIOS, J.M. & RUBIO GARCIA, J.C. (1985). Papel geomorfológico de *Spartina maritima* (Curtis) Fernald y *Spartina densiflora* Brong en las marismas del río Odiel. *Actas de la I Reunión del Cuaternario Ibérico*. Lisboa, 1985: 367-378.
- GALARZA, A. (1989). Urdaibai. Avifauna de la ría de Gernika. Diputación Foral de Bizkaia. Departamento de Agricultura. 129 pp.
- GAUCH, H.G. (1973). The relationship between sample similarity and ecological data. *Ecology*, 55: 1377-1381.
- GAUCH, H.G. (1982). *Multivariate methods in community ecology*. Cambridge University Press, New York.
- GAUTHIER, B.; GODRON, M; HIERNAUX, P & LEPART, J. (1977). Un type complémentaire de profil écologique: le profil indicé. *Can. J. Bot.*, 55: 2859-2865.
- GOBIERNO VASCO (1986). Estudio oceanográfico de la ría de Mundaka. Departamento de Agricultura y Pesca. Vitoria-Gasteiz.
- GODRON, M. (1965). Les principaux types de profils écologiques. C.E.P.E. Montpellier.
- GODRON, M. (1966). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Ecologia Plantarum*, 2: 187-197.
- GODRON, M. (1968). Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétal (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). (*Ecologia Plantarum*, 3: 185-212).
- GOMEZ TEJEDOR, J. (1970). Guernica, geología y fisiografía de su comarca. En: Tres estudios sobre Guernica y su comarca. Excm. Diputación Provincial de Vizcaya.
- GOMEZ TEJEDOR, J. (1980). Geología de la costa vizcaína. Colección Temas Vizcaínos. Caja de Ahorros Vizcaína.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F.; RAMIREZ DIAZ, L.; TORRES MARTINEZ, A. & DIAZ PINEDA, F. (1976). Estructura de la vegetación de marisma de la Reserva Biológica de Doñana (Huelva). *Anales de Edafología y Agrobiología*.
- GOUNOT, M. (1958). Contribution à l'étude des groupements végétaux messicoles et ruderaux de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie*, 31: 1-282.
- GOUNOT, M. (1969). Méthods d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie. Paris.
- GRAY, A.J. & BUNCE, R.G.H. (1972). The ecology of Morecambe Bay: VI. Soils and vegetation of the salt marshes: a multivariate approach. *J. Appl. Ecol.*, 9: 221-234.
- GRAY, A.J. & RANDERSON, P.F. (1984). Salt-marsh vegetation of the Wash. I. Survey methods and community description. (manuscrito)
- GREIG-SMITH, P. (1983). *Quantitative plant ecology* (third edition). Blackwell Scientific Publications. Oxford. 359 pp.
- GUILLERM, J.L. (1969). Procédures d'interprétation des données recueillies : à l'aide des formulaires précédés de relevés. In: P. Daget (ed). *Doc. 55, C.N.R.S.-C.E.P.E. Montpellier*. 19-38.
- GUILLERM, J.L. & SUTISNA, M. (1983). Caracterisation écologique des adventices des rizières en Camargue (France). In: *Le comunità vegetali come indicatori ambientali*. (Ed. C. Ferrari, S. Gentile, S. Pignatti & E.P. Marchese). Reg. Emil.-Romana & Socierà Italiana di Fitosociologia. Studi e Documentazioni. Bologna.
- GUINEA, E. (1949). *Vizcaya y su paisaje vegetal*. Junta de Cultura de Vizcaya. Bilbao. 432 pp.

- HAECK, J.; VAN TONGEREN, O. & VAN DER MAAREL, E. (1985). Phytosociological amplitudes of some Dutch coastal species and their ecological interpretation. *Vegetatio*, 61: 77-85.
- HERNANDEZ-PACHECO, F. & ASENSIO, I. (1966). Estudio fisiográfico-sedimentológico de la Ría de Guernica. *Bol. Inst. Esp. Oceanográfico*, 25: 1-29.
- HERRERA, M. (1989). Estudio de la vegetación y flora vascular de la cuenca del río Asón (Cantabria). Tesis doctoral. Universidad del País Vasco.
- HERRERA, P.; GONZALEZ BERNALDEZ, F.; LEVASSOR, C. & PECO, B. (1987). Plantas indicadoras de características químicas del acuífero de Madrid: aguas subterráneas. Actas del IV Simposio de Hidrogeología. Palma de Mallorca.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. (1980). Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58
- HINDE, H.P. (1954). The vertical distribution of salt marsh phanerogams in relation to tide levels. *Ecological Monographs*, 24 (2): 209-225.
- HUTCHINSON, I. (1982). Vegetation-environment relations in a brackish marsh, Lulu Island, Richmond, B.C. *Can. J. Bot.*, 60: 452-462.
- IZARD, M. & ROMANE, F. (1980). Analyse des relations végétation-milieu sur cartes à moyenne échelle. Application de la méthode des profils écologiques et de l'information mutuelle (partie orientale des Pyrénées, Roussillon, Corbières). *Natur. Monsp.*, 38: 1-32.
- JACOBS, R.P.V.M. (1982). Reproductive strategies of two seagrass species (*Zostera marina* and *Z. noltii*) along West European coasts. In: J.J. Symoens, S.S. Hooper and P. Compere (Eds). *Studies on Aquatic Vascular Plants*. ICAVP 1981 Bruselas.
- JEFFERIES, R.L. & PERKINS, N. (1977). The effects on the vegetation of the additions of inorganic nutrients to salt marsh soils at Stiffkey, Norfolk. *J. Ecol.*, 65: 867-882.
- KERSHAW, K.A. (1973). *Quantitative and dynamic plant ecology* (second edition). Edward Arnold Publishers Ltd. London.
- LEBART, L. & MORINEAU, I.A. (1982). *Système portable pour l'analyse des données*. SPAD. Cesia. Paris.
- LONG, S.D. & MASON, C.F. (1983). *Salt marsh Ecology*. Blackie. London.
- LOPEZ RITAS, J. & LOPEZ MELIDA, J. (1967). *El diagnóstico de suelos y plantas*. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 337 pp.
- MEAZA, G. & UGARTE, F.M. (1988). La transformación del Espacio Natural por el Agrosistema Vascoantabárico: La ría de Gernika-Mundaka. *Lurralde*, 11: 137-147.
- MONTES, C.; LLORCA, A.; STERLING, A.; CASADO, C.; CASTRO, I.; MONZON, A.; SANTAMARIA, L.; GARCIA DE JALON, D. (1987). Directrices para la recuperación ecológica del tramo medio del río Manzanares. Canal de Isabel II. Madrid.
- NAVARRO, C. (1980). Contribución al estudio de la flora y vegetación del Duranguesado y la Busturia (Vizcaya). Tesis doctoral. Madrid.
- NIXON, S.W. (1980). Between coastal marshes and coastal waters -a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In: *Estuarine and Wetland Processes with Emphasis on Modelling*. (Ed by P. Hamilton & K.B. Macdonald). Plenum Press, New York. pp. 437-525.
- ONAINDIA, M. & NAVARRO, C. (1987). Vegetación de las marismas de Vizcaya. *Munibe (Ciencias Naturales)*, 39: 75-80.
- OTHMAN, S.B. (1980). The distribution of salt marsh plants and its relation to edaphic factors with particular reference to *Puccinellia maritima* and *Spartina townsendii*. Ph.D. Thesis. University of Essex, Colchester
- PEET, R.K.; KNOX, R.G.; CASE J.S. & ALLEN, R.B. (1988). Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *The American Naturalist*, 131(6): 925-934.
- PIERCE, S.M. (1983). Estimation of the non-seasonal production of *Spartina maritima* (Curtis) Fernald in a South African estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16: 241-254.
- PIGGOT, C.D. (1969). Influence of mineral nutrition on the zonation of flowering plants in coastal salt marshes. In: *Ecological Aspects of Mineral Nutrition of*

- Plants. (Ed. by I. Rorison). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp 25-35.
- RANWELL, D.S. (1972). Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall. London.
- RANWELL, D.S. (1974). The salt marsh to tidal woodland transition. *Hydrobiological Bulletin* 8(1/2): 139-151.
- RICHARDS, (1982). Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos. Editorial Limusa, S.A. México. 172 pp.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. In: La vegetación en España. (Ed. M. Peinado Lorca & S. Rivas-Martínez). Universidad de Alcalá de Henares, 1987. 544 pp.
- ROMANE, F. (1972). Utilisation de l'analyse multivariable en phytoécologie. *Investigación Pesquera*, 36: 131-139.
- ROZEMA, J. (1979). Population dynamics and ecophysiological adaptations of some coastal members of the *Juncaceae* and *Graminae*. In: Ecological processes in coastal environments. (Ed. by R.L. Jefferies & A.J. Davy). Blackwell Scientific Publications.
- ROZEMA, J.; BIJWAARD, P.; PRAST, G. & BROEKMAN, R. (1985). Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio*, 62: 499-521.
- RUBIO GARCIA, J.C. & FIGUEROA CLEMENTE, M.E. (1983). Medio físico, vegetación y evolución de las marismas de los ríos Odiel y Tinto (Huelva). *Estudios Territoriales*, 9: 59-86.
- RUIZ URRESTARAZU, E. (1982). La transición climática del Cantábrico Oriental al valle medio del Ebro. Diputación Foral de Alava. Vitoria. 651 pp.
- SOKAL, R & ROHLF, F.J. (1979). *Biometría*. Blume Ediciones. Madrid.
- TYLTON, T.G.; HEYWOOD, V.H.; BURGESS, N.A.; MOORE, D.M.; VALENTINE, D.H.; WALTERS, S.M. & WEBB D.A. (1964-1980). *Flora Europaea*. 5 volúmenes. Cambridge University Press. Cambridge.
- TYLER, G.M. (1971). Distribution and turnover of organic matter and minerals in a shore meadows system. *Oikos*, 22: 265-291.
- VALIELA, I. & TEAL, J.M. (1974). Nutrient limitation in salt marsh vegetation. In: Ecology of halophytes. (Ed by R.J. Reimold & W.H. Queen). Academic Press, New York. pp. 547-563.
- VERMAAT, J.E.; HOOTSMANS, M.J.M. & NIENHUIS, P.H. (1987). Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. *Aquatic Botany*, 28: 287-299.
- WASEL, Y. (1972). Biology of halophytes. Academic Press. New York and London. 395 pp.
- WARTENBERG, D.; FERSON, S. & ROHLF, F.J. (1987). Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *The American Naturalist*, 129(3): 434-448.
- WESTHOFF, V. & SCHOUTEN, M.G.C. (1979). The diversity of European coastal ecosystems. In: Ecological processes in coastal environments. (Ed. by R.L. Jefferies & A.J. Davy). Blackwell Scientific Publications.
- WHITTAKER, R.H. (1975). *Communities and Ecosystems*. McMillan Publishing Co., Inc. & Collier McMillan Publishers.
- ZHRAN, M.A. (1987). Comparative ecophysiological studies on *Puccinellia maritima* and *Festuca rubra*, Bank End coastal marsh, Irish Sea, England. *Journal of Coastal Research*, 3 (3): 359-368.