

# Relaciones especies-área en los saladares del Guadalentín (SE Ibérico, España) e implicaciones para la conservación, restauración y gestión

M. Teresa Pardo, José Francisco Calvo, José M. Caballero y Miguel Ángel Esteve  
Departamento de Ecología e Hidrología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia, España.

## Resumen

Correspondencia

M.T. Pardo

Tel.: +34 968 364985

Fax: +34 968 363963

E-mail: mtpardo@um.es

**Recibido:** 4 Febrero 2003

**Aceptado:** 16 Abril 2003

En el presente trabajo se analiza la relación existente entre el número de especies vegetales en los fragmentos de los saladares del Guadalentín (SE Ibérico) y el área de los mismos, con objeto de obtener el modelo que describa dicha relación, explicarla en función de las teorías ecológicas propuestas y aplicar los resultados obtenidos a la consecución de criterios de conservación para la zona de estudio. Los modelos potencial y exponencial proporcionan ajustes satisfactorios a la hora de explicar la relación especies-área encontrada en los saladares del Guadalentín. El *path analysis* confirma que la contribución relativa del área sobre el número de especies se aproxima al doble de la correspondiente al hábitat, aunque en la explicación de la relación especies-área deberían ser consideradas tanto la Hipótesis del Equilibrio como la Hipótesis de Diversidad de Hábitats. El estudio de la relación especies-área resulta útil para la consecución de criterios de conservación. Así, los fragmentos a los que corresponden residuos positivos en la curva especies-área presentan un mayor interés de conservación, en relación con su mayor riqueza de especies, que los que poseen residuos negativos. Asimismo, la comparación de la curva especies-área con series de curvas obtenidas para agrupaciones de fragmentos realizadas al azar indica que en la zona de estudio no se produce efecto SLOSS (*single large or several small reserves*), por lo que resulta conveniente priorizar, frente a la conservación de un fragmento de área extensa, la correspondiente a un grupo de manchas de superficie más reducida que sumen la misma área total.

**Palabras clave:** Relación Especies-Área, Conservación, Hipótesis del Equilibrio, Hipótesis de la Diversidad de Hábitats, Efecto SLOSS.

## Abstract

*Species-area relationships in Guadalentín salt steppes (SE Iberian, Spain) and implications for conservation, restoration and management.*

The aim of the study is to investigate the relationship between the number of plant species in Guadalentín salt steppe fragments and their area, in order to obtain the model describing this relation, to offer an explanation of species-area relationship by means of the main ecological theories and to apply the results to achieve conservation strategies for the study site. Power function and exponential models describe accurately the species-area relationship in Guadalentín salt steppes. Path analysis confirms that contribution of fragment size to species number is approximately twice that of habitats, although both

Equilibrium Hypothesis and Habitat Diversity Hypothesis should be considered. The study of species-area relation constitutes a framework to obtain conservation strategies. So, fragments with positive residual values in the species-area curves could have more interest of conservation than those with negative residual values because of their greater species richness. Comparing the species-area curve with curves obtained with data for series of 2, 3 and 4 islands randomly selected, we conclude that SLOSS (single large or several small reserves) effect is not present in the study site. So, conservating two small fragments would be better than conservating a single large one of the same total area.

**Keywords:** Species-Area Relationship, Conservation, Equilibrium Hypothesis, Habitat Diversity Hypothesis, SLOSS Effect.

## Introducción

El incremento en el número de especies que tiene lugar al aumentar el tamaño del área (isla o fragmento de hábitat) que las alberga, es un fenómeno ecológico observado desde hace más de cien años (Rosenzweig 1995). Una de las cuestiones más interesantes en el estudio de las relaciones especies-área se centra en encontrar una expresión matemática que describa este tipo de relaciones. Los modelos potencial (Arrhenius 1921), exponencial (Gleason 1922) y logístico (Archibald 1949) constituyen las expresiones matemáticas más utilizadas de la relación especies-área (véanse las revisiones de Connor & McCoy 1979, Buys et al. 1994). Sin embargo, esta cuestión sigue siendo objeto de debate en aportaciones más recientes, que contribuyen a esclarecerla. Así, Gitay et al. (1991) proponen un modelo matemáticamente intermedio entre el potencial y el exponencial que, según sus autores, realiza predicciones de riqueza de especies por extrapolación casi idénticas al valor real. Buys et al. (1994) presentan un modelo especies-área que asume una distribución al azar de las especies sobre el área estudiada. Kunin (1997) y Ney-Nifle & Mangel (1999) han desarrollado modelos espaciales basados en el rango geográfico de cada especie. Plotkin et al. (2000) sugieren modelos especies-área basados en la agregación espacial que mejoran el modelo de localización al azar (Coleman 1981). Lomolino & Weiser (2001) proponen una ecuación que considera la hipótesis del efecto de las islas pequeñas. Cam et al. (2002) han desarrollado un modelo en el cual el incremento en la riqueza de especies es función exclusivamente del esfuerzo de muestreo, contribuyendo a la distinción de las explicaciones ecológicas de la relación especies-área y las relativas al esfuerzo de muestreo.

Otro aspecto importante del problema existente es establecer las causas del aumento del número de es-

pecies que se produce al incrementar el área (McGuinness 1984, He & Legendre 1996). La Hipótesis de Localización al Azar (Connor & McCoy 1979, McGuinness 1984), la Hipótesis de la Diversidad de Hábitats (Williams 1943, Connor & McCoy 1979) y la Hipótesis del Equilibrio (MacArthur & Wilson 1963, 1967) constituyen las aproximaciones más aceptadas para explicar la relación especies-área, aunque no son las únicas (Kelly et al. 1989, Rosenzweig 1995). Una gran parte de los estudios que investigan los factores que determinan la diversidad se centran en la relación entre el número de especies, el área y la diversidad de hábitats (ej. Zacharias & Brandes 1990, van der Maarel 1997, Honnay et al. 1999). A lo largo de décadas de estudio, se han ido sucediendo publicaciones en las que se compara la utilidad de las Hipótesis del Equilibrio y de la Diversidad de Hábitats para explicar la variación en el número de especies. Kohn y Walsh (1994) proponen el uso del *path analysis* para calcular las contribuciones relativas del área y el hábitat en el número de especies, deduciendo de este modo un efecto directo del área que dobla aproximadamente al correspondiente al hábitat. MacNally y Watson (1997) proponen un protocolo, cuestionado por McGuinness (2000), para distinguir los efectos del área y la heterogeneidad del hábitat en el número de especies, en el que se compara la relación entre la riqueza de especies y la diversidad de hábitats en diferentes escalas espaciales. En este contexto, se encuentran resultados que apoyan la Hipótesis del Equilibrio frente a la de la Diversidad de Hábitats (ej. Buckley 1985, Newmark 1986, Nilsson et al. 1988) y otros que señalan a la heterogeneidad ambiental como el más importante predictor de la riqueza de especies (ej. Dzwonko & Loster 1992, Honnay et al. 1999, Rey Benayas et al. 1999).

Las relaciones especies-área han sido ampliamente discutidas en el contexto de la conservación de la

naturaleza (Higgs & Usher 1980, Soulé & Simberloff 1986). Así, las curvas especies-área han sido aplicadas en el diseño y gestión de reservas naturales (Williamson 1981, Soulé & Simberloff 1986), usándose también para predecir las tasas de extinción a partir de la pérdida de hábitat (Pimm 2000, Ney-Nifle & Mangel 2000), para medir la diversidad biológica de las comunidades (Greig-Smith 1969), para estimar el máximo número de especies en la comunidad mediante extrapolación (Colwell & Coddington 1994), para medir el efecto de las perturbaciones en las comunidades (Lawrey 1991) y para calcular el área mínima de una comunidad, definida como el área más pequeña que puede ofrecer una representación inequívoca de la comunidad (Greig-Smith 1969).

El efecto SLOSS (*single large or several small reserves*) ha sido también ampliamente estudiado, estableciéndose que en una zona determinada se produce efecto SLOSS si un único fragmento contiene un mayor número de especies que dos más pequeños que sumen la misma área total. La relación especies-área ha sido utilizada tradicionalmente para justificar prácticas de conservación en la que grandes áreas, con más especies, se preservan frente a fragmentos pequeños, que presentan una menor cantidad de especies (Diamond 1975). Wilcox (1980), Deshayé & Morisset (1989) y Connor et al. (2000) apuntan igualmente en sus trabajos la conveniencia de mantener las reservas de mayor tamaño. Sin embargo, Simberloff (1982) destacó las grandes ventajas de los pequeños refugios, afirmando que si el objetivo es la conservación de la biodiversidad, mantener un conjunto de pequeñas reservas en las que se puedan desarrollar poblaciones viables constituye una estrategia de gestión más adecuada, al encontrar mayor diversidad de hábitats en estas reservas separadas geográficamente. Esta misma conclusión fue justificada analíticamente en los trabajos de Helliwell (1983), Dzwonko y Loster (1989), Zacharias y Brandes (1990) y Oertli et al. (2002). Etienne y Heesterbeek (2000) condicionan la respuesta al objetivo que se pretende conseguir, de tal modo que si se desea disminuir el tiempo de extinción, lo más adecuado es mantener un conjunto de reservas grandes y si se busca optimizar el potencial de colonización en la metapoblación, la mejor estrategia sería mantener un conjunto de reservas de tamaño intermedio. Ovaskainen (2002) cuestiona sus resultados y concluye que un número pequeño de reservas grandes maximizan la capacidad de la metapoblación, afectando el número de reservas al tiempo de extinción.

Los estudios sobre relaciones especies-área llevados a cabo en España (ej. Rey-Benayas 1999, Lobo & Martín-Piera 1999, Brotons & Herrando 2001,

Santos et al. 2002) y los realizados con tipos de vegetación relacionados con la de la zona de estudio (ej. Sing et al. 1996, Onaindia *et al.* 2001) son escasos. En el presente artículo realizamos una comparación del ajuste ofrecido por los principales modelos especies-área a la hora de describir dicha relación en las comunidades vegetales de los saladares del Guadalentín (SE Ibérico). Asimismo, se ofrece una explicación de la relación especies-área encontrada en función de las teorías ecológicas propuestas, centrándonos en la Hipótesis del Equilibrio y la Hipótesis de Diversidad de Hábitats. Finalmente, se aplican los resultados obtenidos al establecimiento de criterios para la conservación de los saladares del Guadalentín. En este contexto, se analiza si en la zona de estudio existe efecto SLOSS, lo que haría conveniente la conservación de un número reducido de fragmentos de área extensa frente a la de una mayor cantidad de manchas de menor superficie.

## Material y Métodos

El trabajo de campo se realizó en el Paisaje Protegido de los Saladares del Guadalentín, que se encuentra asociado a la llanura de inundación del río Guadalentín en el tramo comprendido entre las localidades de Alhama y Totana (Figura 1). La superficie ocupada por el saladar se encuentra altamente fragmentada, constituyendo una serie de manchas ambientales y espaciales inmersas en una matriz antrópica de cultivos sometidas a una intensa dinámica. Entre los valores naturales del territorio destacan los referidos a vegetación, avifauna y paisaje. La vegetación se caracteriza por la dominancia en amplias zonas de quenopodiáceas perennes arbustivas (*Sarcocornia*, *Arthrocnemum*, *Halocnemum*,...) y la presencia de formaciones dominadas por especies del género *Limonium*. Especies singulares son el taray iberoafricano *Tamarix boveana* Bunge y la quenopodiácea *Halocnemum strobilaceum* Pallas. El área de estudio ha sido ampliamente descrita en estudios previos (Caballero et al. 1996, Caballero 1999).

En 1998 se realizó un inventario de los 30 fragmentos de saladar recorriendo la zona en vehículo y a pie y se señalaron los límites de cada fragmento en los ortofotomapas correspondientes (escala 1: 5.000), calculando posteriormente el área de dichos fragmentos con un planímetro digital. Paralelamente, de marzo a septiembre de este mismo año se inventarió exhaustivamente la vegetación de los saladares, tomando datos de presencia-ausencia a través de transectos paralelos situados como máximo a 50 m uno de otro, y cortos recorridos transversales hasta cubrir todo el fragmento. Considerando los posibles errores de

Comunidad	Especie(s) dominante(s)
A	<i>Suaeda vera</i> Forsskal ex F. Gmelin
B	<i>Frankenia corymbosa</i> Desf. y/o <i>Limonium caesium</i> Kuntze
C	<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen y/o <i>Sarcocornia fruticosa</i> (L.) A.J. Scott
D	<i>Halocnemum strobilaceum</i> Pallas
E	<i>Artemisia herba-alba</i> Asso
F	<i>Lygeum spartum</i> L.
G	<i>Salsola vermiculata</i> L.
H	<i>Atriplex halimus</i> L.
I	<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.
J	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steudel
K	<i>Tamarix sp. pl.</i>
L	<i>Salsola genistoides</i> Juss ex Poiret y <i>Anabasis articulata</i> (Forsskål) Moq.

Tabla 1. Comunidades vegetales definidas en la zona de estudio, indicando para cada una de ellas la especie(s) dominante(s). Se incluye tanto las comunidades principales ligadas al gradiente ambiental de salinidad y humedad (comunidades A-F), como aquellas más asociadas a fenómenos de perturbación (comunidades G-L).

Table 1. Plant communities in the study site. Dominant specie(s) are indicated for each one. Main communities associated with environmental gradients of salinity and moisture (A-F communities) and communities related to disturbance (G-L communities) are included.

muestreo cometidos con algunas especies anuales más efímeras y la distinta permeabilidad de las fronteras según los taxones considerados (permeabilidad mayor para las especies halotolerantes no halófilas que para las especies halófilas) se presentan solamente los resultados obtenidos con las especies halófilas. La flora vascular de 1998 incluye un total de 226 especies, de las cuales 75 especies halófilas han sido consideradas en este trabajo.

Para obtener el modelo capaz de describir satisfactoriamente la relación especies-área en la zona de estudio se compararon los ajustes correspondientes a las ecuaciones potencial, exponencial y logística, obteniéndose las correspondientes curvas especies-área. La elección del mejor modelo se realizó considerando los valores más altos del coeficiente de determinación ajustado ( $R^2_{aj}$ ) y los niveles de significación estadística de los coeficientes. Todos los análisis se realizaron con el programa R v.1.6.1 (The R Development Core Team 2002).

Una vez obtenida la expresión matemática, se procedió a analizar la influencia de la diversidad de hábitats sobre el número de especies. La diversidad de hábitats de una zona puede medirse con una gran variedad de procedimientos. En este caso, se han considerado las comunidades vegetales como indicadoras de la heterogeneidad ambiental, al corresponderse con distintos tramos de los principales gradientes ambientales: el gradiente de humedad y salinidad, el gradiente ligado a la topografía y el gradiente de perturbación. Para ello se ha utilizado la cartografía

de vegetación realizada en 1998, en la que se identificaron las comunidades vegetales presentes en cada uno de los fragmentos del área de estudio (Caballero 1999, Caballero et al. 2002) indicando, asimismo, la presencia de otras formaciones típicas de zonas alteradas o marginales con un menor grado de representación en la zona de estudio (Tabla 1).

El índice de heterogeneidad ambiental se calculó cuantificando para cada uno de los fragmentos el número de comunidades y de formaciones consideradas, obteniendo así una cifra de 0 a 12 que se incorporó en el modelo especies-área (1):

$$S = C + z \cdot A + a \cdot H \quad (1)$$

donde  $S$  es el número de especies del área ( $A$ ),  $H$  es el índice de heterogeneidad ambiental y  $C$ ,  $z$  y  $a$  son constantes.

Para responder a la cuestión de cuáles son los factores que explican la relación especies-área obtenida el estudio se centró en las dos hipótesis tradicionalmente aceptadas, la Hipótesis de Diversidad de Hábitats y la Hipótesis del Equilibrio. Las contribuciones relativas del área y la heterogeneidad ambiental sobre el número de especies se evaluaron mediante un *path analysis* (Kohn & Walsh 1994). El análisis consiste en obtener coeficientes indicadores del efecto del área y de los hábitats sobre el número de especies. En este análisis se asume que, mientras que el número de hábitats presenta simplemente un efecto

directo sobre el número de especies, el área tiene sobre él un efecto directo y otro indirecto, derivando éste último del efecto del área sobre el número de hábitats. Para hacer el *path analysis* se estandarizaron las variables correspondientes a las ecuaciones (1) y (2) y se realizaron los cálculos correspondientes (Kohn & Walsh 1994) ver Apéndice 1.

$$S=C+b \cdot H \tag{2}$$

donde *b* es una constante.

Finalmente, se aplicó el estudio de las relaciones especies-área en los saladares del Guadalentín a la conservación de la zona. Para ello, se consideró la curva especies-área obtenida, indicando a partir de ella cuáles son los fragmentos de saladar que tienen un número de especies mayor que el que predice el modelo especies-área. Asimismo, se discutió si en el área de estudio se produce efecto SLOSS, respondiendo así si es conveniente conservar fragmentos grandes o, por el contrario, fragmentos más pequeños que sumen la misma área total que los grandes. Para ello, se aplicó el método usado por Simberloff & Gotelli (1984) y Deshayé & Morisset (1989), consistente en comparar la curva especies-área de la serie de fragmentos individualizados con las correspondientes a agrupaciones de varios fragmentos establecidas al azar. En nuestro caso, comparamos la curva potencial especies-área realizada con los 28 fragmentos individualizados y las tres curvas correspondientes a 28 agrupaciones de 2, 3 y 4 fragmentos escogidos al azar (3), introduciendo como variable dummy el tipo de agrupación en la curva especies-área y considerando el nivel de significación estadística de los coeficientes (Jongman et al. 1995).

$$S=C+z \cdot A+a \cdot d1+b \cdot d2+c \cdot d3+d \cdot A \cdot d1+e \cdot A \cdot d2+f \cdot A \cdot d3 \tag{3}$$

donde *a*, *b*, *c*, *d*, *e* y *f* son constantes y *d1*, *d2* y *d3* son variables dummy correspondientes al tipo de agrupación (grupos de 1, 2 y 3 fragmentos, respectivamente).

### Resultados

Los ajustes obtenidos con los distintos modelos (Tabla 2) indican que la ecuación potencial es la más adecuada a la hora de describir la relación existente entre el número de especies y el área (Figura 2), siendo los resultados muy similares a los obtenidos con el modelo exponencial. Estas dos ecuaciones proporcionan ajustes más satisfactorios que los logrados a partir del modelo logístico.

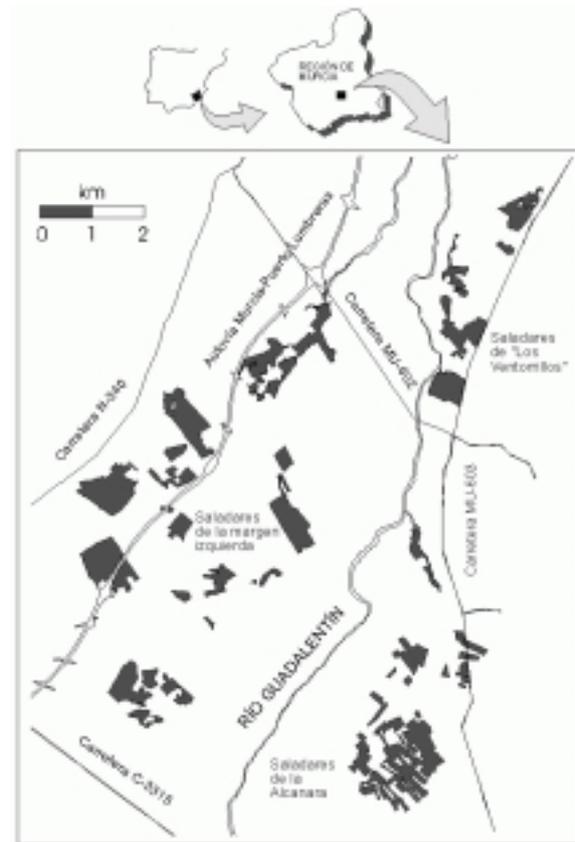


Figura 1. Localización del área de estudio y representación esquemática de los fragmentos de saladar. Las manchas se agrupan en tres zonas principales: saladares de La Alcanara, saladares de la margen izquierda del Guadalentín y saladares de Los Ventorrillos. La configuración de los fragmentos corresponde al año 1993.

Figure 1. Location and schematic illustration of Guadalentín salt steppes, SE Spain. Steppe fragments are grouped together in three main sites: La Alcanara salt steppes, left side salt steppes and Los Ventorrillos salt steppes. The pattern of steppe fragments corresponds to 1993.

Ecuación	R <sup>2</sup> <sub>aj</sub>	P
ln(S)=2.392+0.272·ln(A)	0.661	2.95·10 <sup>-8</sup> ***
S=9.980+5.327·ln(A)	0.636	7.96·10 <sup>-8</sup> ***
S=1.808/(-0.838+A <sup>-0.03</sup> )	0.572	7.93·10 <sup>-7</sup> ***

Tabla 2. Valores de R<sup>2</sup><sub>aj</sub> y nivel de significación correspondientes a cada uno de los modelos especies-área.

Table 2. R<sup>2</sup><sub>adj</sub> and signification level values corresponding to species-area models.

El índice de heterogeneidad ambiental es capaz de explicar el 55.2% de la variación observada en el número de especies (4). La representación gráfica de la variación de *S* en función de la heterogeneidad ambiental (Figura 3) se ajusta significativamente a una recta creciente que refleja el aumento observado

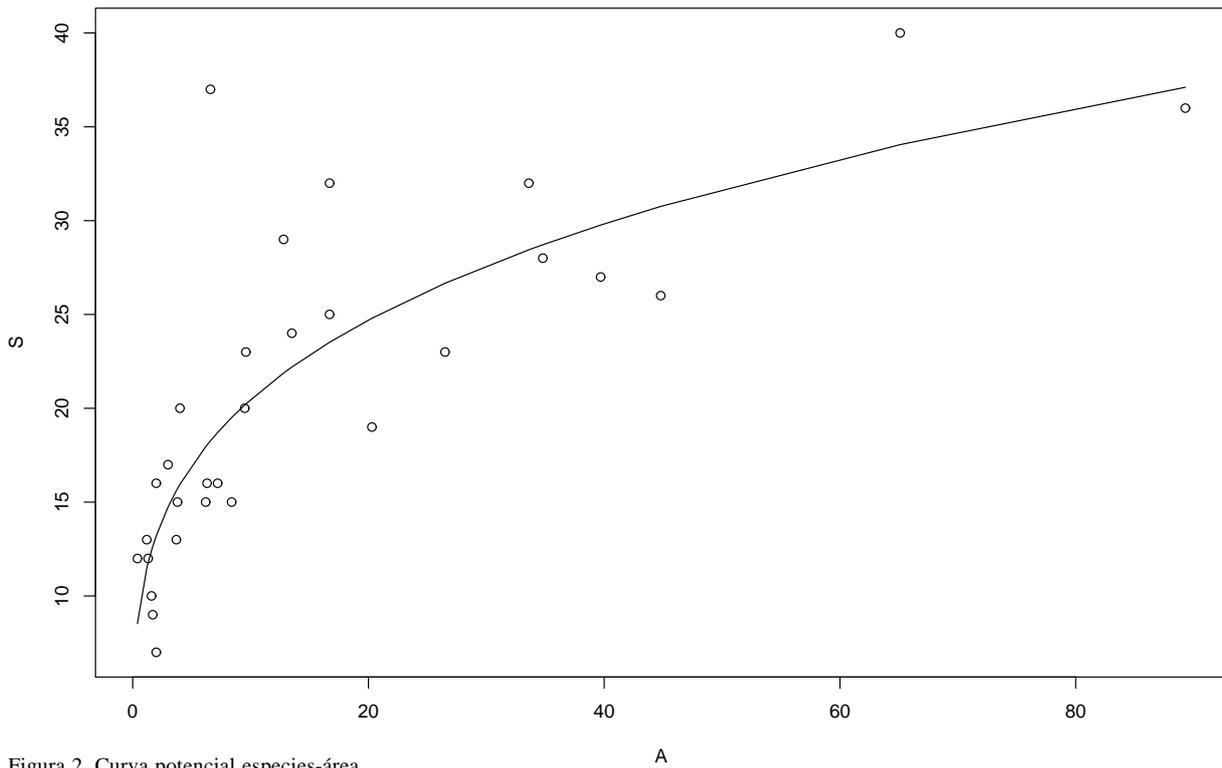


Figura 2. Curva potencial especies-área.  
Figure 2. Species-area power function curve.

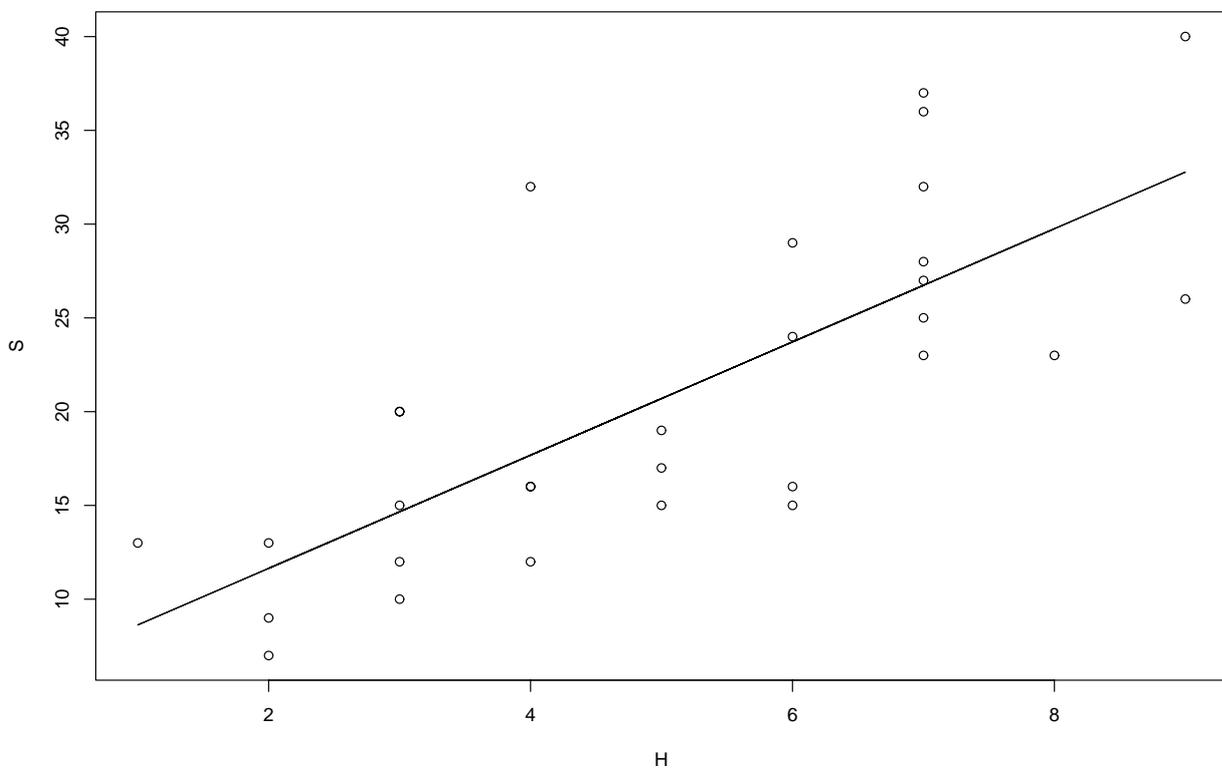


Figura 3. Variación del número de especies ( $S$ ) en función del índice de heterogeneidad ambiental ( $H$ ).  
Figure 3. Variation of species number ( $S$ ) with the habitat heterogeneity index ( $H$ ).

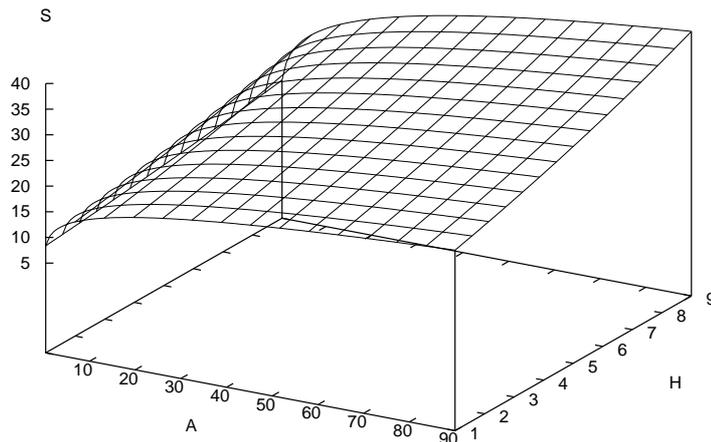


Figura 4. Gráfica correspondiente a la regresión múltiple considerando las variables independientes ln(A) y H y la variable dependiente S.  
 Figure 4. Plot showing multiple regression with independent variables ln(A) and H and dependent variable S.

Ecuación	R <sup>2</sup> <sub>aj</sub>	P
ln(S)=2.225+0.184·ln(A)+0.068·H	0.697	3.77·10 <sup>-8***</sup>
S=6.877+3.681·ln(A)+1.278·H	0.665	1.45·10 <sup>-7***</sup>
S=11.116/(0.140+A <sup>-0.14</sup> )-0.005·H	0.614	9.73·10 <sup>-7***</sup>

Tabla 3. Valores de R<sup>2</sup><sub>aj</sub> y nivel de significación correspondientes a cada uno de los modelos especies-área en los que ha sido introducido el índice de heterogeneidad ambiental.

Table 3. R<sup>2</sup><sub>adj</sub> and signification level values in species-area models in which habitat heterogeneity index has been included.

Efecto total del hábitat sobre el número de especies=0.341 Efecto directo del área sobre el número de especies= 0.553 Efecto indirecto del área sobre el número de especies=0.263 Efecto total del área sobre el número de especies=efecto directo+efecto indirecto=0.816
--

Tabla 4. Resultados del path analysis.

Table 4. Path analysis results.

en el número de especies con la adición de hábitats. La introducción en el modelo especies-área del índice de heterogeneidad ambiental conduce a un incremento del coeficiente de determinación ajustado que, en el caso del modelo potencial, aumenta un 3.6% (Tabla 3, Figura 4), indicando un efecto del hábitat sobre el número de especies independiente del correspondiente al área.

$$S=5.606+3.019 \cdot H \quad (4)$$

con valores de R<sup>2</sup><sub>aj</sub>=0.552 y P=1.56·10<sup>-6\*\*\*</sup>

La realización del path analysis requiere la estandarización de las variables correspondientes a las ecuaciones (5) y (6) y la realización de los correspondientes análisis de regresión.

$$\ln(S^*)=0.553 \cdot \ln(A^*)+0.342 \cdot H^* \quad (5)$$

con valores de R<sup>2</sup><sub>aj</sub>=0.697 y P=3.775·10<sup>-8\*\*\*</sup>

$$H^* =0.780 \cdot \ln(A^*) \quad (6)$$

con valores de R<sup>2</sup><sub>aj</sub>=0.594 y P=3.719·10<sup>-7\*\*\*</sup>

Los resultados del path analysis (Tabla 4) indican que los efectos directos del área sobre el número de especies superan ampliamente a los correspondientes al hábitat, siendo mayor esta diferencia cuando son tenidos en cuenta los efectos indirectos del área.

La lectura directa de la curva especies-área indica que, de los 30 fragmentos de saladar considera-

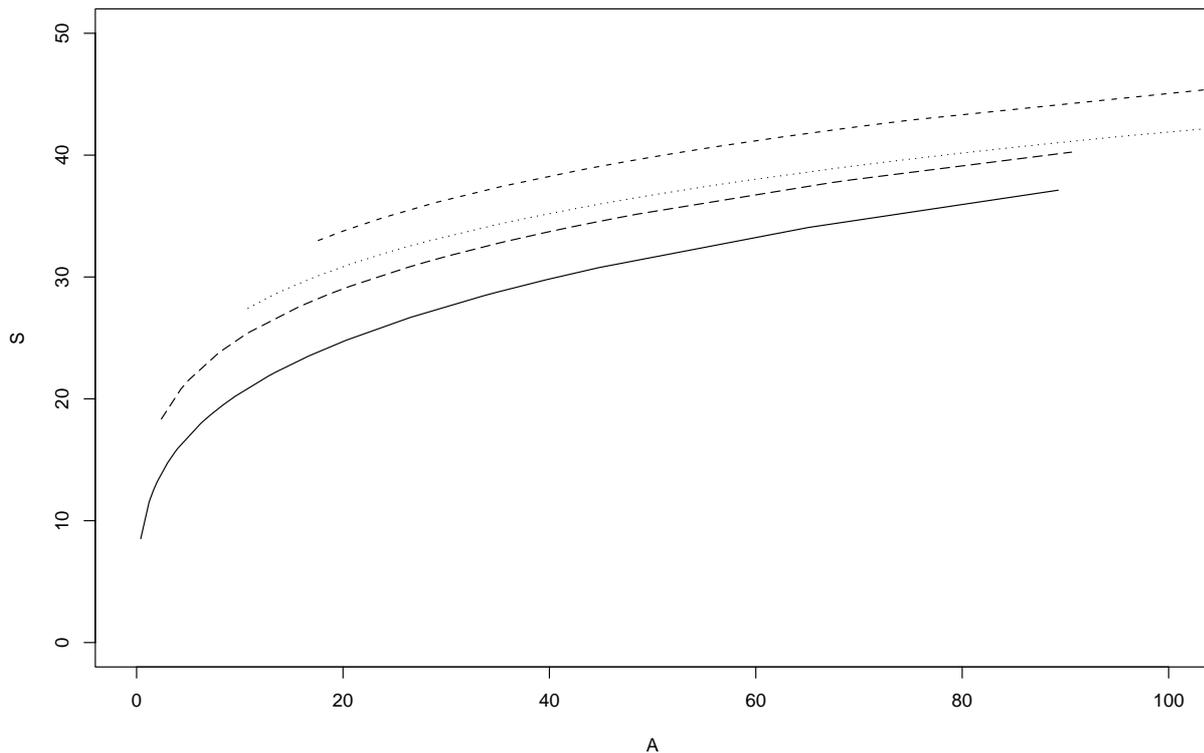


Figura 5. Curvas potenciales especies-área correspondientes a los fragmentos individualizados (trazo continuo) y agrupaciones de 2, 3 y 4 fragmentos (trazo de rayas largas, puntos y rayas cortas, respectivamente).

Figure 5. Species-area power function curves for individual fragments (continuous line) and for groups of 2, 3 and 4 patches (broken line with long lines, points and short lines, respectively).

dos, 14 se sitúan por encima de la curva, correspondiéndoles por tanto una riqueza de especies mayor que la esperada según la relación especies-área, mientras que los 16 fragmentos restantes albergan un número de especies menor que el que predice la curva especies-área. Como veremos, los resultados obtenidos ayudan a establecer criterios de conservación para la zona de estudio.

El análisis destinado a discernir si en la zona de estudio se produce efecto SLOSS indica que interesa conservar un mayor número de fragmentos de extensión más pequeña que manchas de mayor superficie con la misma área total. Así, al representar las curvas especies-área para fragmentos individualizados y agrupaciones al azar de 2, 3 y 4 manchas (Figura 5) la última de las curvas queda por encima de la tercera y ésta a su vez de la segunda, que se sitúa sobre la primera, no existiendo puntos de corte entre las gráficas. Esto indica que, para una misma área total, un fragmento individualizado albergará un menor número de especies que cualquiera de las agrupaciones de fragmentos consideradas, por lo que interesa priorizar la conservación de estos grupos de manchas frente a la de fragmentos individualizados más grandes. En la ecuación (7) a la variable dummy  $d1$  le corresponde un valor significativo de P (Tabla 5), indicando que existen diferencias estadísticas significativas en

Coefficiente	Nivel de significación
$C=2.978$	$<2 \cdot 10^{-16***}$
$z=0.181$	0.002**
$a=-0.586$	0.017*
$b=-0.258$	0.338 ns
$c=-0.119$	0.705 ns
$d=0.091$	0.153 ns
$e=0.036$	0.613 ns
$f=0.009$	0.404 ns

Tabla 5. Coeficientes de la ecuación (7) y nivel de significación asociado.

Table 5. Coefficients values of equation (7) and corresponding significance level values.

la constante  $C$  de las 4 curvas consideradas. La diferencia entre las pendientes de las curvas no es significativa estadísticamente.

$$\ln(S)=2.978+0.181 \cdot \ln(A)-0.586 \cdot d1-0.258 \cdot d2-0.119 \cdot d3+0.091 \cdot \ln(A) \cdot d1+0.036 \cdot \ln(A) \cdot d2+0.009 \cdot \ln(A) \cdot d3 \quad (7)$$

con valores de  $R^2_{aj}=0.778$  y  $P=2.242 \cdot 10^{-16***}$

## Discusión

La cuestión de encontrar una expresión matemática capaz de relacionar el número de especies con la extensión del área que las alberga ha dado lugar a numerosos trabajos durante el pasado siglo. Muchos de ellos coinciden en la aceptación de la ecuación potencial como el modelo de la relación especies-área que proporciona mejores resultados, siendo capaz de describir dicha relación en un amplio rango de superficies (Leps & Stursa 1989). Sin embargo, numerosas aportaciones indican que los datos procedentes de muestreos de vegetación se ajustan en mayor medida al modelo exponencial, ofreciendo mejores ajustes que los proporcionados por el potencial (Nilsson & Nilsson 1978, Møller & Rordam 1985). En este caso, la ecuación potencial constituye el mejor descriptor de la relación especies-área. Sin embargo, las diferencias entre los ajustes correspondientes a los modelos potencial y exponencial son mínimas, no derivándose del presente trabajo resultados que apoyen una mayor capacidad de uno u otro modelo a la hora de describir la relación especies-área. Por otra parte, el mejor ajuste de un modelo u otro a los datos no debe relacionarse directamente con las causas biológicas de la relación especies-área (Connor & McCoy 1979).

Según la Hipótesis del Equilibrio (MacArthur & Wilson 1963, 1967) el número de especies de una isla es un equilibrio dinámico entre las tasas de extinción y colonización, que dependen a su vez del área de la isla y de su grado de aislamiento. La Hipótesis de la Diversidad de Hábitats (Williams 1943) mantiene que el efecto del área sobre el número de especies es ejercido únicamente a través de la diversidad de hábitats, al presentar los fragmentos de mayor tamaño una mayor heterogeneidad ambiental. En este caso, tanto el área como el índice de heterogeneidad ambiental explican por sí solos un porcentaje considerable de la variación en el número de especies. El índice de heterogeneidad ambiental es significativo aun considerando el área y explica un 3.6% de la varianza de los datos no explicada por la superficie de los fragmentos. Parte del efecto del hábitat sobre el número de especies se debe a la incidencia indirecta del área sobre la heterogeneidad ambiental. En este caso, el *path analysis* revela un efecto del área que supera el doble del correspondiente al hábitat, coincidiendo con el resultado de Kohn & Walsh (1994). Sin embargo, ambas variables deberían ser tenidas en cuenta en la explicación de la relación especies-área, considerando así tanto la Hipótesis del Equilibrio como la Hipótesis de la Diversidad de Hábitats y asumiendo que

ninguna de las hipótesis ofrece necesariamente una explicación exclusiva para la relación especies-área.

La Teoría Biogeográfica Insular fue el primer elemento de la ecología convencional incorporado a la biología de la conservación (Herrera 1993). Esta teoría ha contribuido a la difusión del área como criterio para establecer estrategias de conservación (Diamond 1975, Usher 1985, Usher 1986a, 1986b). Los resultados obtenidos en el presente trabajo pueden aplicarse a la conservación de la zona de estudio, estableciendo criterios orientadores para optimizar la conservación y gestión de los saladares del Guadalentín. Una de las aplicaciones directas del estudio es la de señalar una serie de fragmentos con interés de conservación, en base a la curva especies-área obtenida. En efecto, los fragmentos que quedan por encima de la curva pueden presentar un mayor interés de conservación frente a los que se encuentran por debajo (Usher 1985, 1986a, 1986b), ya que a igualdad de superficie contienen más especies. De entre los fragmentos con residuos positivos aquellos que presenten áreas más grandes y valores residuales más altos presentan preferencia frente al resto. En los saladares del Guadalentín los fragmentos con valores residuales positivos más altos en la curva especies-área se encuentran asociados a ramblas, elementos de dominio público ligados normalmente a una alta heterogeneidad ambiental, por lo que se destaca el interés de priorizar la conservación de las manchas con un sistema de drenaje asociado. Entre los fragmentos a los que corresponden residuos negativos en la curva especies-área destaca el caso de La Alcanara, en el que la alta relación perímetro-área de los fragmentos provoca un efecto península que da lugar a una disminución de la diversidad. En relación al efecto SLOSS, los resultados muestran que no se produce en la zona de estudio, lo cual debe ser tenido en cuenta a la hora de establecer criterios de conservación. Por otra parte, la curva especies-área indica que en los fragmentos de área inferior a 15 ha un incremento en la superficie supone un aumento considerable en el número de especies, observándose una disminución considerable de la pendiente de la curva especies-área para los fragmentos de mayor extensión. Es por ello, que las estrategias de gestión deberían ir encaminadas a incrementar el tamaño de los fragmentos más pequeños hasta alcanzar al menos un área de 15 ha. En todo caso, el establecimiento de futuras estrategias de gestión en los saladares del Guadalentín (véase Caballero et al. 1996) debería acompañarse de un exhaustivo estudio profundizando en la composición de especies y un análisis de la dinámica metapoblacional en los fragmentos de saladar.

## Agradecimientos

Agradecemos a la Fundación Séneca (Consejería de Ciencia, Tecnología, Industria y Comercio de la Región de Murcia) la financiación proporcionada durante la realización de este trabajo, que ha permitido la conclusión del mismo.

Asimismo, agradecemos enormemente a José Antonio Palazón, Martina Carrete, Irene Pérez y José Daniel Anadón la ayuda proporcionada en el trabajo de gabinete.

## Referencias

- Archibald EEA. 1949. The specific character of plant communities. II. A quantitative approach. *Journal of Ecology* 37: 260-274.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Brotos L & Herrando S. 2001. Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the north-western Mediterranean basin. *Acta Oecologica* 22: 21-31.
- Buckley RC. 1985. Distinguishing the effects of area and habitat types on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation. *Journal of Biogeography* 12: 527-535.
- Buys MH, Maritz JS, Boucher C & Van Der Walt JJA. 1994. A model for species-area relationships in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 5: 63-66.
- Caballero JM, Calvo JF, Esteve MA, Nicolás E & Robledano F. 1996. Saladares del Guadalentín, Spain. In *Management of Mediterranean Wetlands* (Morillo C & González JL, eds.). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, pp 109-127
- Caballero JM. 1999. Vegetación de los saladares del Guadalentín (SE Ibérico): estructura y dinámica. Tesis Doctoral. Murcia: Universidad de Murcia.
- Caballero JM, Esteve MA & Calvo JF. 2002. Comparación entre grupos de vegetación obtenidos mediante métodos multivariantes y sintáxones en la descripción de comunidades vegetales halófilas. *Anales de Biología* 24: 3-19.
- Cam E, Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Alpizar-Jara R & Flather CH. 2002. Disentangling sampling and ecological explanations underlying species-area relationships. *Ecology* 83: 1118-1130.
- Coleman BD. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences* 54: 191-215.
- Colwell RK & Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Biological Sciences* 345: 101-118.
- Connor EF & McCoy ED. 1979. The statistics and biology of the species-area relationships. *The American Naturalist* 113: 791-833.
- Connor EF, Courtney AC & Yoder JM. 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81: 734-748.
- Deshaye J & Morisset P. 1989. Species-area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago. *Biological Conservation* 48: 265-276.
- Diamond JM. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7: 129-146.
- Dzwonko Z & Loster S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the western Carpathian foothills. *Oikos* 56: 77-86.
- Dzwonko Z & Loster S. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Etienne RS & Heesterbeek JAP. 2000. On optimal size and number of reserves for metapopulation persistence. *Journal of Theoretical Biology* 202: 1-13.
- Gitay H, Roxburgh SH & Wilson JB. 1991. Species-area relations in a New Zealand tussock grassland, with implications for nature reserve design and for community structure. *Journal of Vegetation Science* 2: 113-118.
- Gleason HA. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- Greig-Smith P. 1969. *Quantitative Plant Ecology*. London: Butterworths.
- He F & Legendre P. 1996. On species-area relations. *The American Naturalist* 148: 719-737.
- Helliwell DR. 1983. The conservation value of areas of different sizes: Worcestershire ponds. *Journal of Environmental Management* 17: 179-184.
- Herrera CM. 1993. La gestión de la diversidad biológica. In *Hacia una ciencia de los recursos naturales* (Naredo y Parra, eds.). Madrid: Ed. Madrid.
- Higgs AJ & Usher MB. 1980. Should nature reserves be large or small?. *Nature* 285: 568-569.
- Honnay O, Hermy M & Coppin P. 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation* 87: 73-84.
- Jongman RHG, Ter Braak CJF & Van Tongeren OFR. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kelly BJ, Bastow J & Mark F. 1989. Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Ecology* 77: 1021-1028.
- Kohn DD & Walsh DM. 1994. Plant species richness-the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology* 82: 367-377.

- Kunin WE. 1997. Sample shape, spatial scale and species counts: implications for reserve design. *Biological Conservation* 82: 369-377.
- Lawrey JD. 1991. The species-area curves as an index of disturbance in saxicolous lichen communities. *Bryologist* 94: 377-382.
- Leps J & Stursa J. 1989. Species-area curve, life history strategies and succession: a field test of relationships. *Vegetatio* 83: 249-257.
- Lobo JM & Martín-Piera F. 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Oecologica* 20: 587-597.
- Lomolino MV & Weiser MD. 2001. Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography* 28: 431-445.
- MacArthur R & Wilson EO. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur R & Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- MacNally R & Watson DM. 1997. Distinguishing area and habitat heterogeneity effects on species richness: birds in Victorian buloke remnants. *Austral Journal of Ecology* 227-232.
- McGuinness KA. 1984. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Reviews* 59: 423-440.
- McGuinness KA. 2000. Distinguishing area and habitat heterogeneity effects: a simulation test of the MacNally and Watson (1997) protocol. *Austral Ecology* 25: 8-15.
- Møller TR & Rordam CP. 1985. Species numbers of vascular plants in relation to area, isolation and age of ponds in Denmark. *Oikos* 45: 8-16.
- Newmark WD. 1986. Species-area relationship and its determinants for mammals in western North American National Parks. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 83-98.
- Ney-Nifle M & Mangel M. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of Theoretical Biology* 196: 327-342.
- Ney-Nifle M & Mangel M. 2000. Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conservation Biology* 14: 893-898.
- Nilsson SG & Nilsson IN. 1978. Species richness and dispersal of vascular plants to islands in Lake Möckeln, southern Sweden. *Ecology* 59: 473-480.
- Nilsson SG, Bengtsson J & Ås S. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology* 57: 685-704.
- Oertli B, Joye DA, Castella E, Juge R, Cambin D & Lachavanne JB. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104: 59-70.
- Onaindia M, Albizu I & Amezaga I. 2001. Effects of time on the natural regeneration of salt marsh. *Applied Vegetation Science* 4(2): 247-256.
- Ovaskainen O. 2002. Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology* 218: 419-433.
- Pimm S & Raven P. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- Plotkin JB, Potts MD, Leslie N, Manokaran N, LaFrankie J & Ashton P.S. 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207: 81-99.
- Rey Benayas JM, Colomer M & Levassor C. 1999. Effects of area, environmental status and environmental variation on species richness per unit area in Mediterranean wetlands. *Journal of Vegetation Science* 10: 275-280.
- Rosenzweig M. 1995. *Species diversity in space and time*. New York: Cambridge University Press.
- Santos T, Tellería JL & Carbonell R. 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105: 113-125.
- Simberloff D. 1982. Big advantages of small refuges. *Natural History* 91: 6-14.
- Simberloff D & Gotelli N. 1984. Effects of insularization on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biological Conservation* 29: 63-80.
- Sing JS, Bourgeron P & Lauenroth WK. 1996. Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado. *Journal of Vegetation Science* 7: 645-650.
- Soulé ME & Simberloff D. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biological Conservation* 35: 19-40.
- Usher MB. 1985. Implications of species-area relationships for wildlife conservation. *Journal of Environmental Management* 21: 181-191.
- Usher MB. (ed.). 1986a. *Wildlife conservation evaluation*. Londres: Chapman & Hall.
- Usher MB. (ed.). 1986b. *Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values*. Londres: Chapman & Hall.
- van der Maarel E. 1997. *Biodiversity: from babel to biosphere management. Special features in biosystematics and biodiversity 2*. Uppsala: Opulus Press.
- Wilcox BA. 1980. *Insular ecology and conservation. In Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective* (Soulé & Wilcox, eds.). Sunderland: Sinauer Associates.

- Williams CB. 1943. Area and number of species. *Nature* 152: 264-267.
- Williamson M. 1981. *Island populations*. Oxford: Oxford University Press.
- Zacharias D & Brandes D. 1990. Species-area relationships and frequency-Floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. *Vegetatio* 88: 21-29.

### Apéndice 1. Metodología a seguir para realizar un *path analysis*

El *path analysis* consiste en obtener coeficientes indicadores del efecto del área y de los hábitats so-

bre el número de especies. El coeficiente que indica el efecto del hábitat sobre el número de especies es el coeficiente de regresión parcial estandarizado para la variable hábitats en la ecuación (1),  $a^*$ . El coeficiente que indica el efecto total del área sobre el número de especies se obtiene sumando el coeficiente de regresión parcial estandarizado correspondiente al área en la ecuación (1),  $z^*$ , al producto de  $a^*$  y  $b^*$  siendo  $b^*$  el coeficiente de correlación ajustado,  $R_{aj}$ , para las variables estandarizadas de la ecuación (2).  $a^*$  indica el efecto directo del hábitat sobre el número de especies,  $z^*$  el efecto directo del área sobre el número de especies y  $a^* \cdot b^*$  el efecto indirecto del área sobre el número de especies (Tablas 6 y 7).

<p>Efecto total del hábitat sobre el número de especies = <math>a^*</math></p> <p>Efecto directo del área sobre el número de especies = <math>z^*</math></p> <p>Efecto indirecto del área sobre el número de especies = <math>a^* \cdot b^*</math></p> <p>Efecto total del área = efecto directo + efecto indirecto = <math>z^* + a^* \cdot b^*</math></p>
--

Tabla 6. Cálculos para la realización de un *path analysis*.  
Table 6. Calculations to apply a path analysis.

<p><math>a^*</math> → coeficiente de regresión parcial estandarizado para la variable hábitats en (1)</p> <p><math>b^*</math> → coeficiente de correlación ajustado estandarizado en (2)</p> <p><math>z^*</math> → coeficiente de regresión estandarizado correspondiente al área en la ecuación (1)</p>
--

Tabla 7. Parámetros necesarios para realizar un *path analysis*.  
Table 7. Required parameters to apply a path analysis.