

UNIVERSIDAD DE ALMERIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES



TRABAJO FIN DE GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

AUTOR: Mario Muñoz Fadrique

Estrategias nutritivas de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* en suelos de yeso y dolomía.

(Nutritional strategies of *Helianthemum syriacum* and *Jurinea pinnata* in gypsiferous and dolomitic soils).



Tutores: Merlo Calvente, E. y Mota Poveda, J.F.



AGRADECIMIENTOS

Este Trabajo Fin de Grado ha sido elaborado a partir de los datos obtenidos por el grupo de Investigación RNM 344 (Biología de la Conservación) para el contrato asesoramiento, seguimiento e investigación aplicada para la restauración ecológica de concesiones mineras sobre yeso (Majadas Viejas, Marylen y Letizia) y difusión de los resultados [ECORESGYP] financiado por Explotaciones Río de Aguas S.L.

También agradecer a mis tutores Encarna Merlo Calvente y Juan Francisco Mota Poveda por la ayuda prestada para la elaboración del Trabajo Fin de Grado así como su dedicación. A todos los compañeros del departamento de Biología Vegetal y Botánica de la Universidad de Almería su acogida y ayuda prestada.

Y por último, agradecer a mis amigos y a mi familia todo el apoyo recibido durante la elaboración de este Trabajo Fin de Grado.

ÍNDICE

1. Resumen y palabras clave	3
2. Abstract and keywords	3
3. Introducción y objetivos	4
3.1.- Composición mineral de las plantas	7
3.2.- Emisión de fluorescencia de la clorofila	12
4. Material y Metodos	15
4.1.- Descripción de las especies estudiadas	15
4.2.- Descripción de las zonas de estudio	17
4.3.- Determinación del contenido mineral de las plantas	20
4.4.- Determinación de la fluorescencia de la clorofila	21
4.5.- Tratamiento estadístico de los datos	24
5. Resultados y Discusión	24
5.1.- Contenido mineral de las plantas /Ionómica	24
5.2.- Fluorescencia	43
6. Conclusiones	49
7. Referencias	50

1. Resumen y palabras clave

Esta investigación se centró en el estudio de dos especies, *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata*, que son capaces de crecer en dos tipos de suelos muy diferentes, dolomías y yesos. Ambas especies llegan a crecer en dos localidades relativamente próximas en la Sierra de Baza (Llanos de la Atalaya), sobre dolomías, y la depresión sedimentaria circundante, en yesos (Venta del Peral). En el primer caso, la zona está severamente afectada por la minería y, aunque no ocurre lo mismo en el segundo caso, a lo largo de la geografía andaluza y española existen múltiples ejemplos de la explotación minera del yeso. Dado que se trata de dos hábitats prioritarios de acuerdo con la Directiva Hábitats de la UE, es importante su estudio para la cumplir con la obligación legal de restaurar estos ecosistemas ya que, estas prácticas, generan un gran impacto ambiental alterando el ambiente biofísico y generando problemas posteriores como escorrentías, deslizamientos y hundimientos. Por esto, además del interés científico del estudio de ambas especies, éste también podría ser útil a la hora de determinar la utilidad de estas especies para restaurar dichas zonas. Para ello, se ha llevado a cabo el estudio del contenido mineral y de la emisión de fluorescencia de la clorofila de estas plantas, en los dos ambientes citados. Los resultados mostraron diferencias significativas, tanto en *H. syriacum* como en *J. pinnata*, en las concentraciones de algunos elementos importantes como Ca, Mg, S y Sr, entre las especies que crecen en sustrato de yeso y las que lo hacen sobre dolomías. Por otra parte, los datos de emisión de fluorescencia obtenidos indicaron que, en todos los casos, las plantas sufren estrés durante el mediodía, más intensos en la época estival, pero sin que se produzcan daños permanentes en el aparato fotosintético, lo que permitiría su posible uso en restauración.

Palabras clave: serpentinas, gipsofilia, dolomitofilia, endemismo, edafogénesis, rizosfera, biorregulación, fluorescencia.

2. Abstract and keywords

This investigation was focused in the study of two different plant species, *Helianthemum syriacum* and *Jurinea pinnata*, which can grow up in two different kind of soils, dolomite and gypsum. Both plants can grow up in two different localizations relatively close to each other, in Sierra de Baza (Llanos de la Atalaya) for the dolomites, and in the surrounding sedimentary hollow, in gypsum (Venta del Peral). In the first place, the localization is seriously affected by mining and, although in the second localization doesn't happen, along the andalusian and spanish geography a lot of cases of gypsum mining exist. Since both are priority habitat according with the Habitat Directive from EU, is important their study to fulfil with the legal obligation of restore this ecosystems because, this practises, produce a huge environmental impact corrupting the biophysical environment and producing subsequent issues like runoff, slipping and subsidence. For this reason, furthermore of the scientific relevance of the study of both plants, this study also could be able to determinate the utility of this plants to restore this places. For that purpose, the samples from both plants, in both localizations, were carried to the laboratory and studies of mineral content and chlorophyll fluorescence were carried out. The results showed significant differences in both *H. syriacum* and *J. pinnata*, varying the content of

some important elements like Sr, S, Ca and Mg regarding the species growing in gypsiferous and dolomitic soils. On the other hand, the results obtained from the fluorescence emission pointed, in all cases, stress in plants during the midday, more intensive during the summer, but without permanent damages in the photosynthetic system, allowing them to be used to restore this localizations.

Keywords: serpentines, gypsum filiation, dolomite filiation, endemism, paedogenesis, rhizosphere, biofeedback, fluorescence.

3. Introducción y objetivos

La investigación de la vegetación que aparece asociada a tipos de roca particulares como dolomías, serpentinas o yesos es algo que se viene investigando desde mucho tiempo atrás ([Kruckeberg, Walker and Whittaker, 1954](#)) debido a las características especiales de sus respectivas floras. Estos estudios han tenido una gran importancia en el pasado y continúan teniéndola en la actualidad ([Damschen, Harrison, Ackerly, Fernandez-Going and Anacker, 2012](#); [Queiroz, Baughman C, Baughman O, Gara and Williams, 2012](#); [Martínez-Nieto, Segarra-Moragues, Merlo, Martínez-Hernández and Mota, 2013](#)). De hecho, estos sustratos aparecen, normalmente, como afloramientos de tipo isla y dan lugar a comunidades vegetales inusualmente ricas en plantas endémicas, contribuyendo a la riqueza de algunos de los más destacables puntos de biodiversidad en ecosistemas terrestres ([Mota, Garrido-Becerra, Merlo ME, Medina-Cazorla JM and Sánchez-Gómez, 2017](#)). Por ello, como ya se ha comentado, estos sustratos han llamado la atención de los botánicos desde siempre ([Medina-Cazorla et al., 2007](#)).

Respecto a las serpentinas, la mayoría de las investigaciones están centradas en la habilidad de algunas especies para acumular metales pesados y en la baja disponibilidad de calcio ([Brady, Kruckeberg and Bradshaw, 2005](#)), y pese a su diferente origen, algo parecido ocurre en el caso de las dolomías, respecto a la disponibilidad de calcio, ya que ambos sustratos son muy ricos en magnesio y poseen una ratio Ca/Mg muy baja ([Mota et al., 2007](#)). En el caso de los yesos, las investigaciones más recientes están centradas, sobretodo, en descifrar los mecanismos que permiten a las plantas sobrevivir en este sustrato ([Merlo et al., 2019](#), [Bolukbasi, Kurt and Palacio, 2015](#); [Escudero, Palacio, Maestre and Luzuriaga, 2014](#)).

El presente trabajo se centra en dos suelos especiales o peculiares, yesos y dolomías, que se encuentran ampliamente distribuidos por la Península ibérica, particularmente en la zona este, donde las rocas sedimentarias son predominantes ([Vera, 2004](#)) y donde ambos suelos casi entran en contacto ([Medina-Cazorla et al., 2010a](#)). Las plantas asociadas a los yesos (gipsófilas) están presentes desde el norte hasta el sur de la Península Ibérica ([Mota et al., 1998](#); [Mota, Sánchez-Gómez and Guirado, 2011](#)), mientras que las plantas asociadas a las dolomías (dolomitófilas) están más concentradas en el sur, particularmente en las cordilleras Béticas ([Mota, Valle and Cabello, 1993](#)), teniendo una especial relevancia en Andalucía (Figs. 3.1 y 3.2).

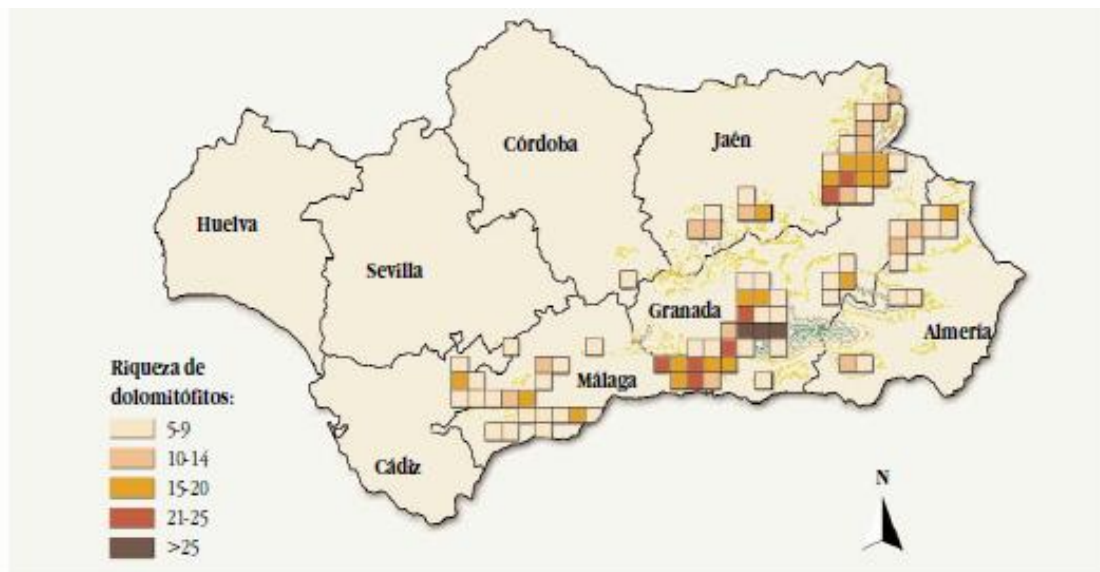


Figura.3.1.-Riqueza en dolomitófitos por cuadrículas UTM de 10 x 10 km en Andalucía.

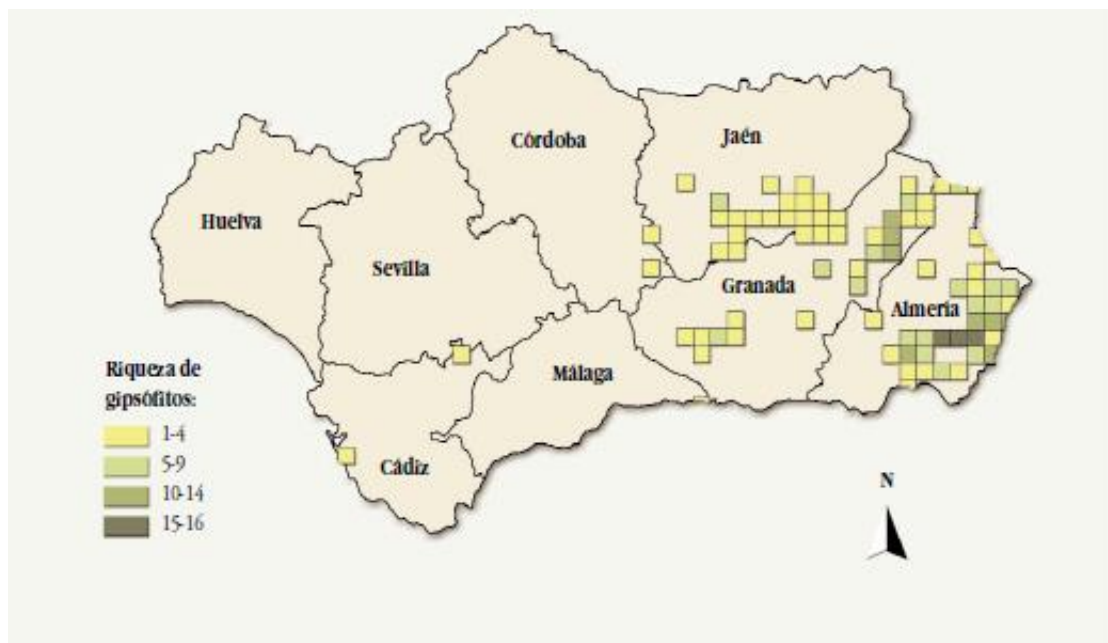


Figura.3.2.-Riqueza en gipsófitos por cuadrícula UTM 10 x 10 km en Andalucía.

Como hábitat ecológico, las arenas dolomíticas muestran características bien definidas. Las dolomías son rocas carbonatadas compuestas por carbonato de magnesio y calcio que imponen severas restricciones ambientales para el desarrollo de la vegetación ([Medina-Cazorla et al., 2010b](#)), particularmente en el cataclasto dolomítico, un tipo de roca que ha sido formado por el proceso de “*tectonización*” (fracturación y trituración). Este proceso de *cataclasis* que rompe la roca madre en fragmentos angulares o clastos, se encuentra asociado generalmente con un metamorfismo dinámico o con la formación de fallas.

Las dolomías están ampliamente distribuidas en el mundo y su efecto geobotánico es también mundial ([Allison and Stevens, 2001](#); [Dobolyi, 2002](#); [Cseresnyés, Csontos and](#)

[Bózsing, 2006](#)). Los afloramientos dolomíticos de las sierras Béticas, conocidos como blanquizales o pelaos ([Mota, 1990](#); [Medina-Cazorla et al., 2005](#)), contribuyen a que Andalucía sea un territorio muy relevante y distintivo florísticamente.

Debido a su textura arenosa, a su alta permeabilidad y a las restricciones severas por el proceso de edafogénesis, las dolomías, son ambientes extremadamente secos. El suelo generado por las dolomías y similares, en algunos aspectos parecido al generado por serpentinitas, tiende a producir suelos superficiales con poca capacidad de retención de agua ([Mota et al., 2007](#)). Además, estos suelos tienen un bajo contenido en calcio (Ca) o, más precisamente, una ratio de Ca/Mg baja ([Mota et al., 2008](#)). Factores todos que han contribuido al aumento de la diversidad vegetal, además de otras causas comunes a los ambientes mediterráneos como la disparidad de ecosistemas y hábitats, las glaciaciones del Pleistoceno y la gestión humana del medio físico ([Blanca, 1993](#)). Actualmente, el principal factor que altera estos hábitats es la explotación minera a la que se ven expuestos debido a la extracción de áridos, materia prima utilizada para la construcción, como son gravas y arenas de rocas calcáreas sedimentarias (dolomía), ya que su composición química les hace tener estabilidad química y resistencia mecánica. Como se ha comentado, estos sustratos tan singulares poseen una vegetación y una flora extremadamente peculiares ([Mota et al., 1993](#)) por lo que, estos hábitats y algunas de sus plantas vasculares, han sido incluidos por la Unión Europea en el anexo I de la Directiva Hábitats ([Directiva 92/43/CEE](#)). Además, la distribución disyunta de estos afloramientos los hace particularmente interesantes para ser analizados desde un punto de vista biogeográfico.

Por otra parte, el yeso es un mineral compuesto por sulfato de calcio dihidratado aunque, al igual que la dolomía, se trata de una roca sedimentaria de origen químico. Por el contrario, aunque ambas están compuestas por calcio, el yeso es sulfato de calcio, en lugar de un carbonato de calcio, y carece de magnesio.

Como Verheye y Bonyadgiev afirmaron ([1997](#)), los suelos de yesos constituyen alrededor de 100 millones de ha en todo el mundo. Además, estos se concentran en climas áridos y semiáridos donde las bajas precipitaciones evitan que el yeso se pierda por lixiviación ([Parsons, 1976](#)). Junto a las condiciones áridas, los suelos de yesos tienen propiedades tanto físicas como químicas que suponen condiciones de estrés para la vida de las plantas. Entre las características físicas desfavorables se puede destacar la existencia de una costra dura en la superficie del suelo, que puede impedir la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, ([Meyer, 1986](#); [Escudero, Somolinos, Olano and Rubio, 1999](#); [Escudero, Iriondo, Olano, Rubio and Somolinos, 2000](#); [Delgado-Baquerizo, Covelo, Maestre and Gallardo, 2013](#)). Además, la baja porosidad, que puede limitar la penetración de las raíces ([Guerrero Campo, Alberto, Maestro-Martínez, Hodgson and Montserrat Martí, 1999](#)), hace difícil el crecimiento exitoso de muchas plantas en este suelo (hipótesis física). Por otra parte, en relación con las propiedades químicas del yeso, se ha encontrado que se puede distinguir entre plantas gipsófilas y no-gipsófilas a partir de la composición química de sus hojas, en las que se pueden acumular concentraciones elevadas, sobretodo, de S, Ca y más bajas de Mg (hipótesis química). En regiones semiáridas, la baja retención de agua en los suelos con grandes cantidades de yeso es debida a la baja infiltración del agua de lluvia, que aumenta el déficit hídrico durante los periodos de sequía ([Guerrero Campo et al., 1999](#)), aunque, curiosamente, algunos suelos de yesos de regiones áridas han mostrado mayor disponibilidad de agua durante la sequía que los suelos adyacentes ([Meyer and García-Moya, 1989](#)). Estas condiciones de estrés

hacen que los suelos de yesos sean inviables para el crecimiento de árboles ([Rivas-Martínez and Costa, 1970](#)), y que su vegetación esté compuesta principalmente por arbustos tolerantes a este tipo de estrés, y por otros arbustos no tan tolerantes dispersos por la zona, herbáceas perennes y plantas anuales ([Parsons, 1976](#); [Hodgson et al., 1994](#)).

Aunque los suelos de yesos constituyen hábitats extremadamente adversos para la vida de las plantas, o quizás precisamente por eso, estos dan lugar a uno de los más ricos y diversificados conjuntos de endemismos y plantas inusuales en regiones áridas y semiáridas ([Johnston, 1941](#); [Parsons, 1976](#); [Powell and Turner, 1977](#); [Meyer, 1986](#); [Meyer and García-Moya, 1989](#); [Cerrillo, Dana, Castro, Rodríguez-Tamayo and Mota, 2002](#); [Mota, Sola and Dana, 2003](#)). Actualmente la flora vascular de España está compuesta por 204 familias, 1433 géneros y 7071 especies de las cuales un 15,5%, es decir, 1488 son endémicas ([Aedo, Medina and Fernández-Albert, 2013](#)) y a su vez unas 77 especies son exclusivas de suelos de yesos ([Davis et al., 1986](#); [Mota et al., 2011](#)). Muchas de estas plantas están seriamente amenazadas, constituyendo una prioridad de conservación de la biodiversidad global ([Meyer, 1986](#)), siendo uno de los hábitat más amenazados de Europa, específicamente, en la Cuenca del Mediterráneo según la [Red-Natura 2000](#) ([Gómez-Campo, 1987](#); [European Community, 1992](#); [Mota et al., 2003](#)), ya que, a los factores antes mencionados, hay que sumar también la explotación minera que sufren estos suelos.

Debido al interés de conservar y proteger la flora única que albergan tanto los hábitats de yesos como de dolomías, es importante su correcta conservación y restauración. Como se ha dicho antes, el principal factor que altera estos hábitats es el factor humano debido a la minería, y revertir los daños que genera es bastante complicado ya que se han utilizado medidas de restauración generales, en ocasiones poco adecuadas para estas zonas. El mayor conocimiento de estos hábitats junto con la flora que contienen podría ayudar a mejorar su restauración. Precisamente eso es lo que se pretende con este trabajo, obtener información, con ayuda de diversos estudios como la composición química de plantas y suelos y/o las respuestas fisiológicas de las plantas frente al estrés (emisión de fluorescencia de la clorofila, en este caso), que pueda ser de ayuda para entender el efecto que tienen estos sustratos en el desarrollo de las plantas y así poder explorar y aplicar nuevos métodos de revegetación y otras técnicas para conservar y recuperar estos hábitats correctamente.

El hecho de que existan especies que consigan vivir y ser abundantes tanto sobre sustratos de yesos como de dolomías, como es el caso de *Helianthemum syriacum* y de *Jurinea pinnata*, la última, endemismo Ibérico, que solo crece en estos suelos especiales ([Mota, 1993](#)), es una buena razón para investigar a estas plantas, ya que aunque, por ejemplo, *J. pinnata* presenta niveles de diversidad genética de moderados a bajos entre sustratos, puede presentar una alta diferenciación genética cuando también está presente alguna barrera biogeográfica ([Salmerón et al., 2014a](#)).

3.1.- Composición mineral de las plantas

Debido a que estos suelos presentan importantes contrastes en sus perfiles físico-químicos con un fuerte impacto sobre las plantas ([Kruckeberg, 2006](#)), sería interesante estudiar las respuestas que éstas desarrollan frente a la situación de estrés provocada por estos suelos. Para ello se pueden estudiar varios parámetros. Entre los más interesantes y utilizados en este tipo de estudios sería la determinación de la composición mineral de las plantas

presentes en los dos tipos de suelos mencionados, principalmente la foliar, pero también la de tallos y raíces, para determinar su respuesta nutricional en cada caso. Este tipo de estudios proporciona información sobre la adquisición de los elementos minerales del suelo por parte de la planta ([Marschner, 2012](#)). Por ejemplo, en este sentido, los contenidos iónicos de las plantas que viven sobre yesos se han utilizado para diferenciarlas en gipsófilas y no-gipsófilas ([Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1966, 1968](#); [Denaeyer-De Smet, 1970](#); [Ruiz, López-Cantarero and Rivero, 2003](#)). También hay investigaciones en sustratos parecidos como las serpentinas ([Brooks, 1987](#); [Ater, Lefèbvre, Gruber and Meerts, 2000](#); [O'Dell, James and Richards, 2006](#)). Sin embargo, hay poca información de este tipo respecto a las plantas dolomitófilas, con alguna excepción ([Salmerón et al., 2014a](#); [Salmerón et al., 2014b](#)).

En los últimos años se han intensificado los estudios relacionados con la hipótesis química o nutricional, sobre todo en el caso de las plantas de yesos, mediante una evaluación detallada de la composición química de las hojas de varias especies de plantas que crecen sobre este sustrato, ([Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1966, 1973](#); [Duvigneaud, 1968](#); [Merlo, Cabello, Márquez and Alemán, 1997](#); [Merlo, Mota, Alemán and Cabello, 1998](#); [Merlo et al., 2019](#); [Palacio et al., 2007a](#); [Bolukbasi et al., 2015](#)), aunque también se sigue teniendo en cuenta la hipótesis física, mencionada anteriormente ([Meyer, 1986](#); [Guerrero Campo et al., 1999](#); [Escudero et al., 1999, 2000](#); [Delgado-Baquerizo et al., 2013](#)). Por otro lado, [Palacio, Maestro and Monserrat-Martí \(2007b\)](#), encontraron que las diferencias en la composición química de las hojas entre los diversos grupos de especies analizadas eran congruentes con estrategias ecológicas, concretamente los modelos refugio y especialista, propuestos para describir la naturaleza y origen de los endemismos ([Gankin and Major, 1964](#)). Así, clasifican a las plantas gipsófilas en dos grupos, cada uno con una estrategia ecológica diferente: gipsófilas regionalmente dominantes que aparecen en la mayoría de los afloramientos de la Península ibérica, en relación con el modelo especialista; y gipsófilas con distribución restringida que aparecen solo en uno o en pocos afloramientos de la Península ibérica, que seguirían el modelo refugio. De acuerdo con [Palacio et al. \(2017\)](#), la composición química de las gipsófilas distribuidas restringidamente sería más parecida a la de las plantas no-gipsófilas, indicando la ausencia de adaptación especializada para hacer frente a las restricciones químicas propias de los suelos de yesos. Por tanto, estas especies serían compatibles con el modelo ecológico de refugio. Por el contrario, las gipsófilas regionalmente dominantes mostraban una clara habilidad para acumular S y Ca, presentes en elevadas concentraciones en el suelo, y macronutrientes como N y P, escasos en el mismo ([Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1966](#); [Duvigneaud, 1968](#); [Palacio et al., 2007a](#)).

Por otro lado, la concentración foliar de Ca, Mg y S y la ratio Ca/Mg pueden ser parámetros útiles para establecer diferencias nutricionales entre plantas que crecen en yesos, dolomías y serpentinas ([Mota et al., 2008](#)). Por un lado, los suelos generados por dolomías y serpentinitas son ricos en Mg y relativamente pobres en Ca, mientras que, en los suelos de yesos, ocurre lo contrario. En efecto, entre las plantas que crecen en yesos están las plantas que acumulan Ca ([Merlo, Jiménez, Mota and Rodríguez, 2001](#); [Palacio et al., 2007a](#); [Guerrero-Campo et al., 1999](#)). Estas plantas también presentan altos niveles de S foliar, hasta el punto de que quizás este sea el mejor elemento para identificar las especies gipsófilas ([Duvigneaud and Denaeyer-De Smet, 1966](#); [Merlo et al., 2001](#); [Merlo et al., 2019](#)). Por lo tanto, sería muy útil tener datos de las concentraciones foliares de estos y otros macro y micronutrientes a la hora de comprender su respuesta adaptativa a este tipo de suelos.

Los elementos que generalmente se consideran macronutrientes esenciales son: Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Azufre (S), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg) ([Marschner, 2012](#)). En este caso, debido a los tipos de suelos en los que se realizó este trabajo, sus contenidos en el suelo están desequilibrados, de manera que, algunos de ellos están en concentraciones muy elevadas y otros en concentraciones muy bajas.

El Nitrógeno (N), es un elemento plástico, por lo que es un componente de gran importancia para muchos compuestos orgánicos estructurales como pueden ser proteínas y ácidos nucleicos, entre otros, y para compuestos orgánicos funcionales como las enzimas. Por tanto, es muy importante para el crecimiento de las plantas por lo que, las plantas con deficiencia de este elemento pueden presentar un aspecto débil con hojas pequeñas y, por el contrario, plantas con un aumento de nitrógeno presentan hojas de mayor tamaño y mayor elongación del tallo y una inhibición de la elongación de las raíces. Este elemento es absorbido por las plantas principalmente en forma de nitratos (NO_3^-), y algunas veces como nitritos (NO_2^-) e ion amonio (NH_4^+). Estas formas proceden de la descomposición de la materia orgánica y se encuentran en suelos con un pH neutro. También es importante la temperatura ya que debe ser apta para los microorganismos que se encargan de la mineralización.

El Fósforo (P) es otro elemento plástico y, por tanto, indispensable para el crecimiento y desarrollo de las plantas ya que, es constituyente de los ácidos nucleicos, cofactores de transporte de energía y de poder reductor, entre otras moléculas, por lo que está relacionado con la integridad estructural y con la adquisición de energía en la célula por lo que su falta disminuye el crecimiento de la planta. Sin embargo, es difícil para las plantas absorber suficiente P de estos suelos por la débil movilidad del fosforo soluble y porque solo aparece en baja proporción en forma de fosfatos solubles como Fe-P, Al-P y Ca-P. Por lo tanto, frecuentemente suele ser el principal nutriente limitante para el crecimiento de las plantas. Algunos estudios han mostrado que las plantas se pueden adaptar a los ambientes con bajo P favoreciendo la liberación del escaso fosfato soluble del suelo, por ejemplo, mediante la secreción por las raíces de ácidos orgánicos como ácido oxálico, ácido málico y ácido cítrico, entre otros. Estos compuestos actuarían como agentes quelantes de iones metálicos asociados con P y reduciendo el pH de la rizosfera. Actualmente, esto es un gran problema en todo tipo de suelos y es necesario promover la movilización de P con intención de mejorar la eficiencia de la utilización de fertilizantes fosfatados y reducir la contaminación que estos crean ([Hinsinger, 2001](#); [Yuan, Tan, Ye, Zhou and Shi, 2013](#)).

El Potasio (K), es un elemento muy importante para el crecimiento de las plantas ya que actúa como cofactor enzimático y es esencial para el crecimiento celular, ya que se encarga del mantenimiento de la turgencia celular, y de la apertura estomática. Este elemento se puede encontrar en el sustrato en forma de catión y, algunas veces, asociado con el humus, por lo que es absorbido como ion K^+ . Se encuentra en los suelos en cantidades variables, pero la fracción cambiante o en forma asimilable para las plantas es generalmente pequeña. El Potasio es un componente de los silicatos, junto con el Calcio y el Magnesio, en minerales como los feldespatos, la biotita, y la moscovita.

El Azufre (S), es un elemento plástico constituyente de las proteínas ya que forma parte de aminoácidos como la cisteína y la metionina. De esta forma está presente en

compuestos como el glutatión y en unas proteínas de bajo peso molecular conocidas como metalotioneínas, que contienen hasta una tercera parte del azufre de las plantas y que también tienen una importante función en los procesos de detoxificación por metales pesados. Se encuentra en la materia orgánica y en el humus, donde a partir de los microorganismos presentes, se generan sulfatos (SO_4^{2-}), que lo hacen absorbible para las plantas. Gracias a la alta solubilidad de los compuestos de Azufre, este nutriente se puede absorber en todo el rango de pH del suelo.

El Calcio (Ca), a pesar de ser algo tóxico en las plantas, tiene un gran poder de detoxificación. Es un elemento plástico, actuando como constituyente de la lámina media de la pared celular, pero también puede actuar como cofactor enzimático y como mensajero secundario en los procesos de amplificación de señal, tanto frente a estímulos internos como externos. La mayor parte del Ca se encuentra adsorbido en las partículas del suelo. Es soluble en un amplio rango de pH, incluyendo pH elevado y se absorbe bajo la forma de ion Ca^{2+} . En las plantas se suele encontrar mayormente en las hojas, y en algunas especies, precipitado en forma de oxalato cálcico en las vacuolas celulares; también puede encontrarse en forma iónica en la savia.

Por último, el Magnesio (Mg) es un constituyente de la clorofila, y a su vez, también actúa como activador enzimático en reacciones de fosforilación (síntesis de ATP). Este elemento puede encontrarse adsorbido en las micelas del suelo, libre en el suelo y fijado a minerales primarios y arcillas. La forma de absorción es en forma de ion (Mg^{2+}) pero a su vez, la asimilación del magnesio por las plantas también está influenciada por la concentración de otros cationes como calcio y potasio.

Por otro lado, también existen micronutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Entre los más importantes se encuentran: Cobalto (Co), Cloro (Cl), Boro (B), Hierro (Fe), Manganeseo (Mn), Zinc (Zn), Cobre (Cu), Molibdeno (Mo), Níquel (Ni) y Sodio (Na).

El Cobalto (Co) es indispensable en el proceso de fijación del Nitrógeno atmosférico, formando parte tanto de los organismos fijadores libres como de los simbióticos. Este elemento es absorbido en forma iónica como Co^{2+} y posteriormente, es transportado a través de la planta por el flujo transpiratorio, por lo que suele encontrarse acumulado en los bordes y punta de las hojas.

El Hierro (Fe), aunque es abundante en la mayoría de los suelos bien aireados, es muy insoluble por lo que, la mayor parte, no es absorbible por la plantas ([Römheld and Marschner, 1986](#)). Por ello, las plantas han desarrollado varios mecanismos de adaptación que movilizan el Fe hacia la rizosfera. La ausencia de los síntomas de deficiencia de Fe (clorosis internervial) en las hojas de las plantas que crecen en suelos bien aireados, neutros y alcalinos indica que estos mecanismos de adaptación están funcionando. En suelos calcáreos (suelos ricos en carbonato cálcico), algunas plantas presentan clorosis frecuentemente porque tienen una capacidad limitada para movilizar el Fe. Al respecto, químicamente, solo existen unas pocas maneras de incrementar la solubilidad del Fe en la rizosfera para incrementar su adquisición por las plantas ([Brown, 1978](#)). Estos procesos incluyen:

- 1) Incrementar la reducción del Fe^{3+} a Fe^{2+}

- 2) Reducir el pH de la rizosfera, lo que favorece, principalmente, la formación de Fe^{2+} desde Fe^{3+}
- 3) Solubilizar el Fe^{3+} inorgánico, compuesto poco soluble, mediante la producción de agentes quelantes por parte de las plantas.

Estos procesos suelen ocurrir en plantas a bajas ratios, independientes del estado del hierro-nutricional, y no deberían ser suficiente para suplir el Fe requerido por las plantas. Aun así, la actividad de uno o más de estos procesos pueden incrementar varias veces la cantidad de Fe soluble en el suelo para proporcionar Fe suficiente para la planta. Estos mecanismos adaptativos o inducibles se anulan cuando se satisface el requerimiento de Fe de la planta. La anulación de este proceso regulatorio ayuda a prevenir la intoxicación por hierro en la planta debida al exceso de Fe absorbido. Esta biorregulación de la movilización y absorción del Fe es ecológicamente importante para las plantas que crecen en suelos neutros o alcalinos, pero el mecanismo para esta regulación aún no está bien comprendido ([Datnoff, Elmer and Huber, 2007](#); [Marschner, 2012](#)). El conocimiento de estos mecanismos también podría ser interesante en el caso de los suelos estudiados aquí, ya que tienen pH fuertemente alcalinos, como en el caso de los suelos calcáreos.

Tanto los óxidos de hierro (Fe) y aluminio (Al) como sus hidróxidos, son conocidos por ser importantes controlando la retención fosforo inorgánico disuelto (Pi). Se cree que la absorción y precipitación de estos óxidos minerales ([Scheidegger and Sparks, 1996](#)) son los mecanismos dominantes asociados con la retención del Pi disuelto que se desarrolla sobre sustratos ácidos ([Brinson, 1990, 1993](#); [Walbridge, 1993](#); [Walbridge and Lockaby, 1994](#), [Datnoff et al., 2007](#); [Yuan et al., 2013](#)). Podría ser que estos elementos estuvieran también relacionados con la asimilación de P en suelos con pH básico como es el caso de los yesos y las dolomías.

El Níquel (Ni), es absorbido como Ni^{+2} , y posteriormente transportado a través del xilema como complejos o quelatos orgánicos amónicos. Interviene en la fijación de nitrógeno, en el metabolismo de los ureidos y como cofactor de hidrolasas, sobre todo en bacterias. Aunque se ha considerado como un elemento que puede ser tóxico para las plantas superiores, se ha visto que, en la vegetación propia de suelos de serpentinas, las plantas llegan a acumular grandes cantidades de este elemento (19 000 mg kg^{-1}) ([Malavolta, Vitti and Oliveira, 1997](#); [Malavolta and Moraes, 2005](#)).

El Selenio (Se) en bajas concentraciones, posee un efecto estimulante para las plantas. Este elemento ha sido encontrado en el ARN mensajero de varias especies, lo que significa que participa en la síntesis de proteínas, por lo que podría ser un elemento importante para las plantas ([Wen, Li and Chen, 1988](#)). El selenato (SeO_4^{2-}) y el selenito (SeO_3^{2-}) son las formas principales de absorción por las plantas, aunque el selenato es la forma con mayor movilidad dentro de la planta.

El Silicio (Si) se relaciona, en plantas acumuladoras de este elemento, con el aumento de la resistencia a enfermedades, ya que se encuentra en la pared celular o cerca de ella dificultando la entrada de agentes patógenos. Además, actúa en procesos de detoxificación porque disminuye el efecto tóxico del exceso de elementos como Mn, Fe y Al en los suelos ácidos. La forma de silicio que está disponible para las plantas para ser absorbido es el ácido monosilícico (H_4SiO_4).

El Sodio (Na) puede ser un elemento beneficioso para las plantas superiores ya que puede sustituir parcialmente al K en algunas de sus funciones, por ejemplo, ayudando a la generación del potencial osmótico y al mantenimiento de la turgencia celular cuando el suelo contiene una baja concentración de K ([Malavolta et al., 1997](#)). Sin embargo, en exceso puede afectar negativamente al crecimiento de las plantas. Es esencial para las plantas C4 y CAM, que lo utilizan en los procesos de fijación del CO₂. Se suele encontrar en forma catión monovalente en la solución salina del suelo.

3.2.- Emisión de fluorescencia de la clorofila

Por otra parte, para el conocimiento de los mecanismos de respuesta de las plantas que viven en los hábitats especiales incluidos en este estudio, además de su contenido iónico, pueden estudiarse otros procesos como es el caso de la fotosíntesis, proceso clave para el crecimiento de las plantas y principal responsable del aumento de biomasa en los seres vivos. Este proceso es muy complejo y suele ser muy sensible a los cambios en los factores ambientales, sobre todo en situaciones de estrés. De hecho, en los últimos tiempos se utiliza el estudio de la emisión de fluorescencia de la clorofila que se produce en distintas condiciones para la determinación del rendimiento fotosintético de la planta, para obtener información sobre la eficiencia fotoquímica de los fotosistemas, de la disipación térmica de la energía absorbida, etc. Por ello, el estudio de la emisión de fluorescencia por la clorofila puede tener un especial interés en este caso, debido a las especiales características de los hábitats tratados.

En el proceso fotosintético, las plantas, algas, cianobacterias y algunas bacterias fotosintéticas convierten la energía luminosa en energía química en forma de enlaces químicos. Para ello, con la energía procedente del sol fijan y reducen el CO₂ atmosférico y, a partir de él, fabrican compuestos orgánicos. En una primera fase, denominada etapa luminosa, los pigmentos fotosintéticos (clorofilas, carotenoides, ficobilinas, etc.) absorben la energía correspondiente a las radiaciones del espectro visible de la luz solar (radiación fotosintéticamente activa o PAR). A continuación, parte de la energía absorbida por los pigmentos es transferida como energía de excitación a otras moléculas de pigmento que absorban radiaciones de longitudes de onda más altas y, finalmente, a moléculas que no son pigmentos, las cuales, mediante un sistema de transporte electrónico, la aprovechan para la producción de energía (ATP) y poder reductor (NADPH). Sin embargo, una parte de la energía absorbida es disipada principalmente como calor y en menor grado re-emitada, sobre todo por las clorofilas, como energía luminosa de la zona del rojo del espectro (menor energía), en un proceso llamado fluorescencia ([Maxwell and Johnson, 2000](#)). Finalmente, el ATP y el poder reductor (NADPH) generados se utilizan para la reducción del CO₂ atmosférico que se aprovecha para la síntesis de compuestos orgánicos (hidratos de carbono), en un proceso cíclico, en la denominada etapa oscura de la fotosíntesis.

En las plantas, las moléculas responsables de la emisión de la fluorescencia son las de la clorofila *a* asociada a los fotosistemas I y II (PSI, PSII). Algunos factores de estrés ambiental, tanto físicos como químicos, como temperaturas altas, heladas, sequía, cambios en la intensidad luminosa, salinidad, deficiencias nutricionales, presencia de metales pesados, detergentes, herbicidas y ozono entre otros, afectan a la función de los fotosistemas, principalmente al PSII, de manera directa o indirecta, modificando la

emisión de fluorescencia. Por este motivo, los cambios en la emisión de la fluorescencia pueden utilizarse para revelar mecanismos de respuesta, para la cuantificación de estos mecanismos y para la identificación de ciertos contaminantes y sus fuentes ([González Moreno, Vela and Álvarez, 2008](#); [Roháček, Soukupová and Barták, 2008](#)).

El estudio *in vivo* de la fluorescencia de la clorofila *a* aporta valiosa información sobre el efecto del estrés en la fotosíntesis. Si se analiza la cinética de emisión de fluorescencia, y se registran y calculan los parámetros correspondientes, se podría saber si el factor de estrés que incide sobre la planta tiene algún efecto en los procesos fotoquímicos del PSII o en otros procesos no dependientes de la luz. Cuando los procesos fotoquímicos han sido afectados por el estrés, ya sea de manera directa o indirecta, se puede saber qué componentes o reacciones del proceso han sido alteradas. En general, podría ocurrir que:

- a) El complejo antena (LHC) varíe la captación o disipación de la energía.
- b) La energía se transfiera o no de la antena al centro de reacción (RC)
- c) El centro de reacción no se quede con la energía transferida y sea disipada.
- d) Se modifique la velocidad de reducción de QA (plastoquinona QA) o se alteren los niveles de QA y la velocidad de reducción de QB (plastoquinona QB) o la alteración de los niveles de QB.
- e) Se bloquee la transferencia de electrones entre QA y QB.
- f) Disminuya la velocidad de reducción de PQ (plastoquinonas del “pool”).
- g) El complejo lisador de agua, asociado al PSII, disminuya su actividad y esto tenga como consecuencia la limitación del aporte de electrones al centro de reacción del PSII ([González Moreno et al., 2008](#)).

Con el uso de los fluorómetros (equipos portátiles o no para la medición de la emisión de fluorescencia de la clorofila), desarrollados en la actualidad se pueden determinar cuáles de estos procesos han sido afectados por el estrés y en qué medida. Para ello, el aparato, dependiendo del fabricante y modelo, proporciona el valor de distintos parámetros basados en la curva de emisión de fluorescencia de Kautsky ([Kautsky, Appel and Amann, 1960](#)), indicativos del estado de funcionamiento del aparato fotosintético. Los parámetros más frecuentemente usados son F_0 (fluorescencia basal), F_m (fluorescencia máxima), F_v (fluorescencia variable) y la relación F_v/F_m , cuando se parte de plantas en oscuridad; los referidos al estado redox del centro de reacción del PSII (apagado o “quenching”), qP , qL , qN , NPQ; los relacionados con la eficiencia cuántica del PSII en presencia de luz actínica $Y(II)$, $Y(NPQ)$, $Y(NO)$; y los que indican el estado del sistema de transporte electrónico entre los dos fotosistemas, ETR, principalmente.

Los cambios en la fluorescencia variable (F_v), a temperatura ambiente, reflejan el estado del PSII. F_0 es la fluorescencia basal en oscuridad, por lo que todos los centros de reacción están abiertos (oxidados); si se incrementa F_0 , la cantidad de centros de reacción abiertos será menor. Cuando esto ocurre incluso en ausencia de luz indica que la planta está sometida a un fuerte estrés, por lo que, la planta, procede a la activación de mecanismos de apagado (quenching) no fotoquímico, lo cual se refleja en el valor NPQ ([Roháček et al., 2008](#)). Otro parámetro a tener en cuenta sería la relación entre los parámetros F_m/F_0 , que depende del potencial hídrico en la hoja ya que, en condiciones de sequía, esta relación disminuye, alcanzando valores de 1, y al volver a tener disponibilidad de agua estos valores aumentan, acercándose a 3 ([Hansatech, 1996](#)).

Como se ha indicado, uno de los parámetros más usados para la medición de la emisión de la fluorescencia es F_v/F_m , que mide el rendimiento cuántico máximo si todos los centros de reacción del PSII estuviesen abiertos (oxidados). Su disminución indica la caída del rendimiento óptimo de la fotosíntesis, mientras que su recuperación se asocia con el restablecimiento del rendimiento. Además de información sobre la eficiencia cuántica alcanzada por el PSII y la representación de su presión en excitación ($1-q_P$), F_v/F_m y q_P , por otro lado, también dan información de los procesos que pueden modificar esta eficiencia, por lo que una disminución de q_P , sería la consecuencia del cierre de los centros de reacción, debido a una saturación lumínica o a una inhibición del transporte electrónico, aumentando, por tanto, el valor de la relación $1-q_P$. El “apagado fotoquímico” (q_P) determina la eficiencia para eliminar electrones de los aceptores de la quinona del PSII, lo que está directamente relacionado con la velocidad a la que se consumen los productos del transporte electrónico de la fotosíntesis (NADPH y ATP). Dicho de otra forma, q_P da información acerca de la proporción de centros de reacción del fotosistema II que se encuentran abiertos. Por el contrario, $(1-q_P)$ nos dará la proporción de centros de reacción cerrados que no han podido transferir su energía a la cadena de transporte electrónico (apagado fotoquímico), lo que aumentaría los procesos del apagado no fotoquímico (emisión de calor y/o fluorescencia) ([Maxwell and Johnson, 2000](#)). En general, en el caso de las plantas, se suele utilizar más q_L , similar a q_P pero asumiendo que todos los centros de reacción comparten una antena de captación de luz común, lo que parece ser la situación más común en las plantas; en comparación, el q_P se basa en un modelo de unidades fotosintéticas separadas (modelo charco). Por otra parte, la disminución de F_v/F_m también se debería al aumento del apagado no fotoquímico (q_{NP}) ([González Moreno et al., 2008](#)).

En el caso de medidas de emisión de fluorescencia en presencia de luz, F_q'/F_m' también puede ser un indicador de cambios en el rendimiento cuántico de asimilación de CO_2 por la hoja, pero no puede ser utilizado para estimar tasas absolutas de asimilación de CO_2 ([Baker, 2008](#); [Brestic and Zivcak, 2013](#)). Según los estudios de Kautsky y colaboradores en los años 60's, a partir de fluorómetros con luz no modulada, los cambios en la fluorescencia por iluminación de hojas preadaptadas a oscuridad están cualitativamente correlacionados con cambios en la asimilación de CO_2 y en la tasa fotosintética ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [Gonzalez Moreno et al., 2008](#)).

Este tipo de análisis por tanto, tiene la ventaja de ser una técnica no destructiva, sencilla y de rápida respuesta, que proporciona muchas opciones de medida, en la actualidad, mediante el uso principalmente de dos técnicas fluorométricas, una que mide la fluorescencia directa, inducida por excitación lumínica continua y que precisa adaptación previa a oscuridad y otra, la fluorescencia modulada, inducida por excitación lumínica modulada.

Por todo lo anteriormente expuesto, los objetivos de este trabajo, serían los siguientes:

1. Determinar si existen diferencias en el contenido iónico de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* que crecen en yesos y en dolomías, mediante el análisis de la composición mineral de sus hojas, tallos y raíces.
2. Determinar si existen estrategias nutricionales comunes en *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* de manera que se puedan poner de manifiesto

características que ayuden a entender las adaptaciones de las plantas a suelos de yesos y de dolomías.

3. Determinar la emisión de fluorescencia de la clorofila en hojas de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* para comprobar si hay diferencia en la tasa fotosintética y en la asimilación de CO₂ de las dos especies frente a las diferentes condiciones y ambientes.
4. Sugerir ideas, con base científica a partir de la información generada para la conservación y restauración de este tipo de hábitats.

4. Material y métodos

4.1.- Descripción de las especies estudiadas.

Las especies que se han utilizado en este estudio son *Helianthemum syriacum* (Fig. 4.1.1) y *Jurinea pinnata* (Fig. 4.1.2). Según se describen en el libro de Flora Ibérica ([Castroviejo et al., 1986, 2012](#)), *Helianthemum syriacum* o romerillo, pertenece a la familia de las cistáceas. Es una planta perenne, de un tamaño que ronda entre los 5 y los 50 cm, tiene una forma arbustiva o subfruticosa, a veces cespitosa, cenicienta; su cepa es bastante leñosa, de un color pardo-negruzca; las ramas son erectas y raramente ascendentes o procumbentes; los tallos son erectos, canescentes, y a menudo de un color rojizo, con un indumento de pelos estrellados adpresos; las hojas son de forma oblongo-lanceoladas alineares, mucronadas, con un margen revuelto, de color ceniciento-verdoso por el haz e incano-tomentoso por el envés; el limbo es de un tamaño de entre los 10 y los 50 mm de largo y entre los 2 y los 8 mm de ancho; las estípulas en general son más largas que el pecíolo, de forma triangular-subuladas, a veces ovado-lanceoladas y ciliadas; la inflorescencia es de forma corimbiforme, de 3 a 5 ramas cada una y entre 15 y 30 flores; las brácteas de longitud igual a la mitad del pedicelo, lanceolado linear-lanceoladas, ciliadas y caducas; los botones florales son ovoideo-acuminados y agudos; los sépalos internos son de un tamaño entre los 5 y los 8 mm (hasta 10 mm en la fructificación), lanceolados u oblicuamente ovales, acuminados, estrellado-tomentoso, con dos costillas poco prominentes; sépalos externos de longitud igual a la mitad de los internos, lanceolados, a menudo ciliados; los pétalos son de un tamaño de entre los 5 y los 10 mm, obovados, de color amarillo, no maculados; la cápsula de un tamaño entre los 3 y los 4 mm, netamente más corta que el cáliz, ovoideo-trígono o elipsoidal, de ápice peloso, con de entre 3 a 6 semillas; estas semillas son de unos 1,5 mm, ferrugíneas. Florece en primavera y fructifica en primavera-verano; suele crecer en suelos calizos, margas yesíferas, dolomías y terrenos arenosos.



Figura.4.1.1.- *Helianthemum syriacum* sobre yesos.

También según Flora Ibérica ([Castroviejo et al., 1986, 2012](#)), *Jurinea pinnata* pertenece a la familia de las asteráceas. Es una planta caulescente, leñosa en la parte inferior con un tamaño que ronda entre los 5 y los 10 cm y de un color blanco-aracnoideo; las hojas son pinnatipartidas, basales, con lóbulos profundos que casi alcanzan el nervio central; el envés foliar está cubierto de pelo algodonoso de color gris-blancuecino; los capítulos presentan brácteas laceoladas que adquieren un color rojizo a medida que se acercan al interior; las flores son flosculosas, hermafroditas, en forma de escobilla de color violáceo. Florece y fructifica de junio a julio y se trata de una especie rara, que se encuentra en suelos calcáreos por encima de los 850 m.



Figura.4.1.2.- *Jurinea pinnata* sobre yesos.

4.2.- Descripción de las zonas de estudio.

Ambas especies fueron recogidas en dos hábitats distintos, dolomías y yesos que se encuentran ampliamente distribuidos por la Península ibérica (Fig. 4.2.1, en la que también están señalados los afloramientos de serpentinas). Las muestras sobre yesos se recogieron en Venta del Peral, localidad situada en la hoya de Baza. Ésta es una depresión localizada en el Norte de la provincia de Granada, que se formó en la fase de plegamiento alpino, datada en la Era terciaria. Por otro lado, las muestras de las especies que crecen sobre dolomías se recogieron en los Llanos de la Atalaya, localizados en la sierra de Baza que se encuentra al Noroeste de la provincia de Granada (SE Península Ibérica), conteniendo en su interior el Parque Natural de Sierra de Baza, y limitada por el Este con la provincia de Almería, donde se prolonga como sierra de los Filabres en el límite provincial. Geológicamente, ambas zonas pertenecen a las Cordilleras Béticas (Sistema penibético) (Fig. 4.2.2) y, como se ha mencionado anteriormente, al Parque Natural de Sierra de Baza, declarado espacio natural protegido por la Ley 2/1989 del 18 de julio, el cual cuenta con una extensión de 53.649 ha, abarcando los territorios de Baza, Caniles, Dólar, Gor y Valle de Zalabí. Desde la Hoya de Baza, se eleva el macizo montañoso de la sierra de Baza, superando los 2200 msnm, cuya cumbre es el Calar de Santa Bárbara con 2269 msnm, dando a este entorno una distribución irregular. Caracterizado generalmente como un entorno semiárido con precipitaciones escasas, esta distribución irregular hace que en la sierra se registren unas precipitaciones y humedad superiores, creando en esta zona montañosa lo que se define como isla bioclimática que, junto a la gran extensión del Parque natural, genera una elevada heterogeneidad, y hace de éste, un lugar con gran variedad y riqueza tanto botánica como faunística.



Figura.4.2.1. Mapa que muestra las principales localizaciones de los edafismos ibéricos: distribución de la vegetación sobre serpentinas en color amarillo; distribución de la vegetación dolomítica en rojo y, en azul, la distribución de la vegetación de yesos en la Península Ibérica (Mota et al., 2017).

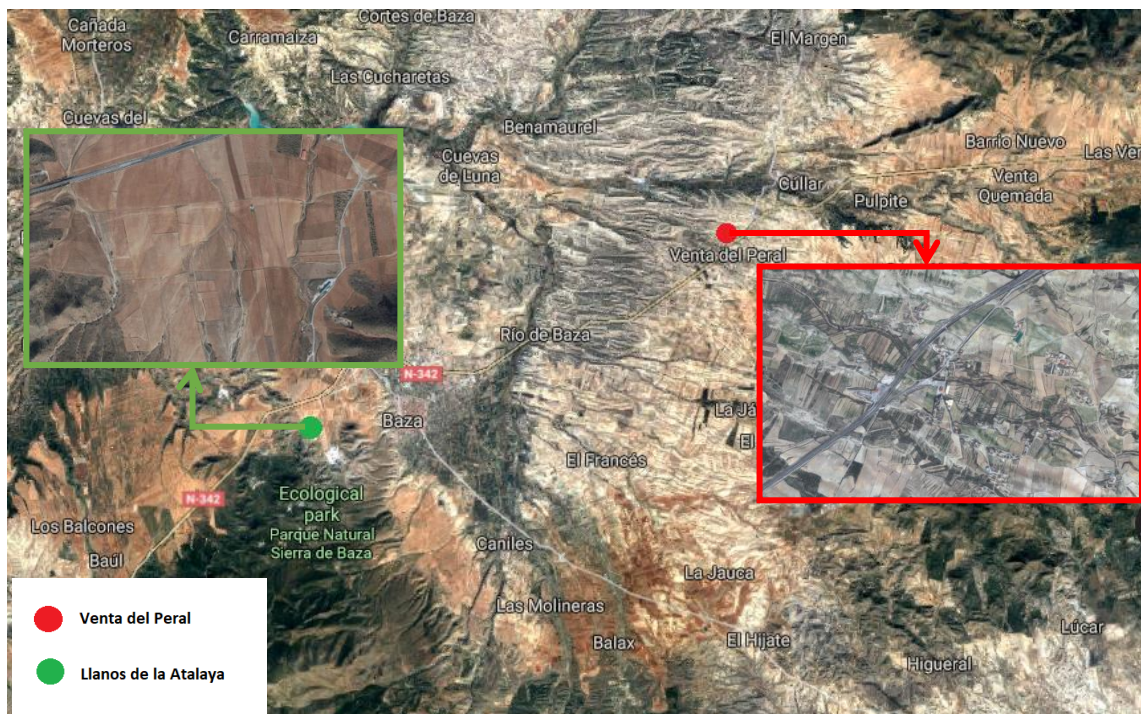


Figura.4.2.2.- Localización de las zonas de muestreo dentro de las cordilleras Béticas y depresiones intramontanas en el sur de España: Llanos de la Atalaya, en la sierra de Baza, para las dolomías. Venta del Peral, en la Hoya de Baza, para las muestras sobre yesos.

En este estudio es importante también tener en cuenta las características climáticas de las zonas estudiadas. Por ello se realizó el cálculo y dibujo de los Diagramas Bioclimáticos correspondientes, según fueron desarrollados por Montero de Burgos y González Rebollar ([Montero and González, 1974, 1983](#)). Gracias al cálculo desarrollado por estos autores, se puede crear una representación gráfica de las series fitoclimáticas de los lugares de estudio en función de las hipotéticas variaciones de la capacidad de retención hídrica de los suelos y del efecto de la escorrentía lateral, lo cual permite simular condiciones fitoclimáticas locales y/o estados evolutivos de cambio (latentes o reales) en la profundidad y capacidad de almacenamiento hídrico de los suelos, grados de protección/cobertura vegetal del suelo, situaciones de vaguada, sombras hídricas, etc., interpretables en el estudio de la distribución y dinámica de los dominios fitoclimáticos de cada localidad ([Montero and González, 1974, 1983](#)). A su vez, el software permite hipotetizar condiciones de calentamiento o enfriamiento en la temperatura media mensual, relaciones específicas entre la evapotranspiración potencial y residual, y umbrales térmicos de actividad vegetativa ([Montero and González, 1974, 1983](#)).

En este caso, se muestran los diagramas bioclimáticos correspondientes a las dos zonas de estudio, Venta del peral (Fig. 4.2.3) y Llanos de la Atalaya (Fig. 4.2.4), construidos a partir de la aplicación diagramas bioclimáticos (<http://diagramasbioclimaticos.com/app/#/station/list>). En las gráficas obtenidas se establece una relación entre la evapotranspiración potencial y las medias mensuales de la temperatura mediante el método de Thornthwaite. En ambos casos puede observarse la falta de precipitación durante la época estival, cuando se producen las temperaturas más elevadas, características típicas del clima mediterráneo.

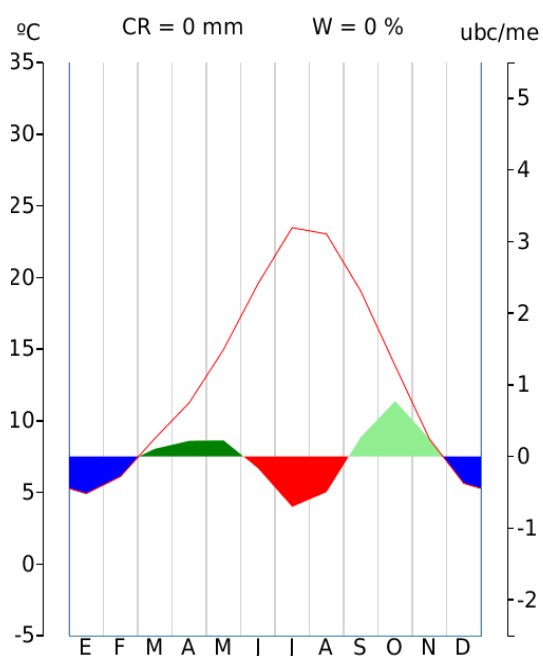


Figura.4.2.3.- Diagrama bioclimático de la relación entre la evapotranspiración potencial y las medias mensuales de la temperatura (Thornthwaite) en Venta del peral.

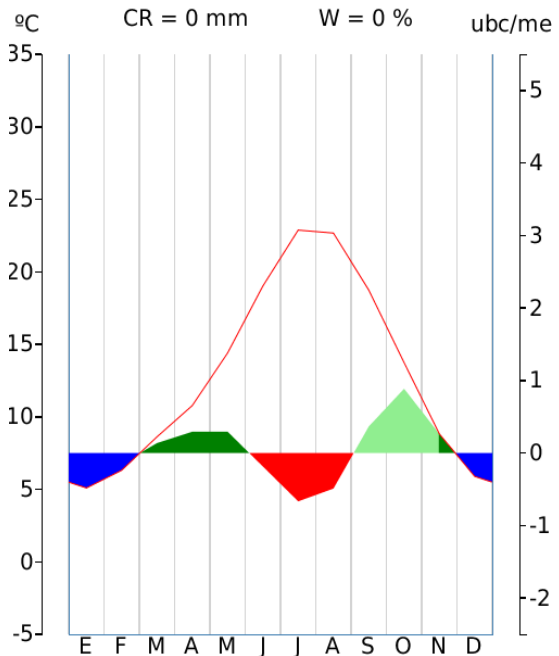


Figura.4.2.4.- Diagrama bioclimático de la relación entre la evapotranspiración potencial y las medias mensuales de la temperatura (Thornthwaite) en Llanos de la Atalaya.

4.3.- Determinación del contenido mineral de las plantas

Para el estudio de la composición química de las distintas partes de la planta, se han seguido los siguientes pasos. En primer lugar, en el proceso de recogida de muestras, se tuvo especial cuidado en dañar lo menos posible las poblaciones muestreadas ya que se recolectaron en las inmediaciones de un Parque Natural, aunque fuera de su límite. También fue importante identificar correctamente cada muestra etiquetándola con el lugar, fecha y especie, y cuidar su almacenamiento y transporte para facilitar el posterior trabajo en el laboratorio. Se recolectó material de, al menos, cinco individuos para cada muestra y población. Se procuró que fueran plantas sanas y que estuvieran en el mismo estadio de crecimiento.

Una vez recogidas las muestras, se llevaron al laboratorio, donde se separaron las hojas, tallos, raíces gruesas y raíces finas, y las flores, en el caso de que las tuvieran. A continuación, se limpiaron para eliminar restos de otros materiales y suciedad. Se pesaron por separado las distintas partes de cada planta y se secaron durante varios días en estufa de secado, modelo ED 115 de la marca Binder, a 70°C hasta la estabilización del peso seco. Durante el proceso se fueron anotando cuidadosamente todos los datos obtenidos, para evitar equivocaciones posteriores. Una vez secas las muestras, se trituraron en un molino de bolas, en nuestro caso se usó el molino mezclador de dos plazas MM200 de la marca Restch, y se enviaron a un laboratorio, donde se analizó gran parte del ionoma de las plantas, para posteriormente, con los datos proporcionados, elaborar nuestro trabajo. El análisis del ionoma, consiste en el estudio cuantitativo y simultáneo de todos los iones inorgánicos presentes en los organismos que puedan ser determinados. Esta técnica, aparte de identificar los 14 elementos esenciales, permite detectar más de 50 elementos traza en las plantas, en su mayoría elementos pesados como el plomo (Pb), arsénico (As), cromo (Cr), litio (Li), etc. Gracias a esta técnica, se está obteniendo información sobre la identidad y caracterización de genes que regulan la nutrición mineral, lo que permite explicar las complejas interacciones que ocurren entre los iones (<https://bit.ly/2IMbhQR>). El análisis del ionoma se llevó a cabo en laboratorios externos especializados. En este caso, las determinaciones se realizaron según los métodos del Servicio de Ionómica del CEBAS del CSIC (Murcia) (http://www.cebas.csic.es/general_spain/ionomica.html), a partir de muestra sólida, seca y molida. El análisis de Carbono total y Nitrógeno total, lo realizaron mediante un Analizador Elemental. Además, se determinaron otros 29 elementos mediante ICP-OES (Espectrometría de emisión atómica de plasma acoplado inductivamente (ICP), que actúa como fuente de ionización, junto a un espectrofotómetro de emisión óptico (OES). Produce electrones excitados e iones que emiten radiación electromagnética en longitudes de onda característica de cada elemento. Esta metodología presenta excelentes límites de detección y rango dinámico lineal, capacidad multi-elemento, interferencia química baja y una señal estable y reproducible.

Para la realización de los análisis se recolectaron muestras de raíces finas, raíces gruesas, tallos (excepto de *J. pinnata* porque son difíciles de separar de las hojas) y hojas de *J. pinnata* y de *H. syriacum*, entre principios de primavera y verano. En cada caso, se realizaron tres repeticiones para cada muestra.

4.4.- Determinación de la fluorescencia de la clorofila

En condiciones naturales, se produce una emisión de fluorescencia por parte de la clorofila **a**, principalmente del fotosistema II, que cambia en función de los factores ambientales que inciden sobre la planta. Cualquier factor ambiental o contaminante que cause estrés a la planta afectará al funcionamiento del aparato fotosintético y, por tanto, a la emisión de fluorescencia. La determinación de estos cambios puede tener utilidad para determinar los posibles mecanismos de respuesta de las plantas frente a las situaciones de estrés, especialmente en los ambientes mediterráneos, como es el caso de este estudio, en los que, a otros factores, se une un importante déficit hídrico que provoca el descenso de la tasa fotosintética. Para el estudio de emisión de la fluorescencia usaremos el fluorómetro de alto rendimiento en laboratorio y campo PAM-2500 de la marca alemana (Walz) (Figs. 4.4.1), uno de los fluorómetros con los que más se trabaja a nivel mundial junto con los de la marca inglesa Hansatech. El funcionamiento de este fluorómetro se basa en el software de nuevo desarrollo PamWin-3, que permite el manejo del instrumento en los sistemas operativos Windows, ya sea en ordenadores personales, portátiles de pantalla táctil, etc.



Figura.4.4.1.- Fluorómetro de alto rendimiento en laboratorio y campo PAM-2500 Walz.

Como se mencionaba en la introducción, principalmente existen dos técnicas fluorométricas. Una técnica que mide la fluorescencia directa, en hojas previamente adaptadas a oscuridad, normalmente, durante 30 minutos. Para ello, la hoja es fijada con pinzas especiales. Estas pinzas tienen un orificio que se cubre durante los 30 min por medio de una tapa móvil. Pasado el tiempo de adaptación el orificio se abre. Se aplica el detector de fluorescencia con el haz de medición apagado (la lectura debe ser cero: valores de F_0). Posteriormente las hojas se exponen a luz de 650 nm con una intensidad de alrededor de $3000 \text{ Pmoles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ durante 5 segundos y, simultáneamente, se miden y almacenan los valores de la fluorescencia emitida únicamente por la clorofila **a** del PSII. Así se obtiene la cinética de emisión de fluorescencia, y los valores de algunos parámetros en muestras previamente aclimatadas a oscuridad como F_0 , emisión de fluorescencia

mínima en condiciones de baja intensidad luminosa y F_m , emisión máxima de fluorescencia cuando el PSII recibe un pulso de luz de saturación y todos los centros de reacción están cerrados (reducidos). A partir de estos valores se obtiene la fluorescencia variable, F_v y se calcula F_v/F_m (eficiencia fotoquímica del PSII). También se pueden obtener otros parámetros que expresan el funcionamiento de diversos componentes del PSII (qP , qNP ,...) ([Baker, 2008](#); [González Moreno et al., 2008](#); [Brestic and Zivcak, 2013](#)). Con la segunda técnica, mediante el uso de las pinzas Leaf Clip 2030-B con sensores de luz y temperatura, se mide la fluorescencia producida a partir de la iluminación de las hojas con luz modulada, obteniéndose parámetros similares pero en condiciones de iluminación.

Algunos de estos parámetros son medidas directas y otros son calculados por el programa correspondiente (PamWin-3, System Control and Data Acquisition Program, en este caso). Los dos parámetros calculados más utilizados para medir la eficiencia del PSII para usar la energía de excitación para los procesos fotoquímicos posteriores son $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, equivalente a la productividad cuántica máxima del PSII después de aclimatación a oscuridad e $Y(II)$, en presencia de iluminación.

En ambos casos, como se ha comentado, se tienen como referencia los estudios de Kaustky y colaboradores en los años 60, en donde los cambios en la fluorescencia por iluminación de hojas preadaptadas a oscuridad están cualitativamente correlacionados con cambios en la asimilación de CO_2 y con la tasa fotosintética ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [González Moreno et al., 2008](#)).

Se utiliza un fluorómetro que utiliza cuatro fuentes de luz cualitativa y cuantitativamente diferentes, estas luces son:

- 1) Luz roja modulada de baja intensidad.
- 2) Pulsos de luz actínica de alta intensidad.
- 3) Luz actínica blanca continua.
- 4) Luz del rojo lejano.

Aparte, también consta de un detector de fluorescencia que registra solamente la fluorescencia emitida en la frecuencia de la clorofila **a** y la fase de luz modulada que según los parámetros como F_v o F_v' , nos permite determinar si la planta está sufriendo algún tipo de estrés o hay algún tipo de déficit en el rendimiento de ésta antes de que los síntomas lleguen a ser visibles.

Las hojas con las que se va a trabajar primero se aclimatan a oscuridad durante 30 minutos, para ello se utilizan pinzas especiales. A continuación, el PAM-2500 las expone a luz modulada de baja intensidad para determinar F_o , luego sobrepone un pulso de luz actínica de alta intensidad para determinar F_m , y enseguida, también sobrepuesta a la luz modulada, aplica luz actínica blanca continua durante algunos minutos hasta llegar al estado estacionario; nuevamente, se aplica un pulso de luz saturante para determinar F_m' y al final se aplica luz rojo lejano para promover la reoxidación de las plastoquinonas y determinar F_o' . Mediante estos parámetros se calculan los valores del rendimiento fotoquímico del PSII ($Y(II)$), los coeficientes de apagado fotoquímico qP y qL , este último, asumiendo que todos los centros de reacción comparten una antena de captación de luz común en el estado de adaptación a oscuridad, con valores entre 0 (al aplicar el Pulso de Saturación) y 1 (en el estado de adaptación a oscuridad); el apagado no fotoquímico (qNP)

y la tasa de transporte de electrones (ETR), entre otros. . Ambos métodos, tanto la fluorescencia directa como la modulada, pueden dar información no idéntica totalmente, pero tampoco contradictoria ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [Baker, 2008](#); [Brestic and Zivcak, 2013](#); [González Moreno et al., 2008](#)).

Para este proyecto se midió la emisión de fluorescencia de hojas de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* con el fluorómetro anteriormente mencionado. Estas mediciones se hicieron en plantas que crecían en los dos tipos de sustrato, yesos y dolomías. Se realizaron tres medidas a lo largo del día, al amanecer, mediodía y anochecer, y a su vez, estas medidas se hicieron en dos épocas distintas del año, en primavera y en verano, con el fin de obtener los parámetros mencionados anteriormente, aunque, en este trabajo, solo se analizarán Fv/Fm y qL ya que son muy utilizados, sobre todo el primero, porque ofrecen información interesante para comparar la respuesta del aparato fotosintético de las plantas estudiadas a las condiciones ambientales a las que están expuestas y que pueden causar estrés en ellas. En el caso de qL, su valor máximo sería 1, cuando todos los centros de reacción del PSII se encuentren abiertos (oxidados). Se utilizará como 1-qL cuyos valores altos indicarían predominio de los procesos de apagado fotoquímico de la fluorescencia, con efecto fotoprotector, es decir, la energía se utiliza, en su mayor parte, para asimilar CO₂; por el contrario, los valores más bajos indicarían mayor proporción de apagado no fotoquímico (emisión de calor y fluorescencia).

Por otra parte, el PAM-2500 también posee un sensor para determinar la PAR (radiación fotosintéticamente activa) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig 4.4.2), encontrándose, en este caso, valores elevados, tanto en primavera como en verano.

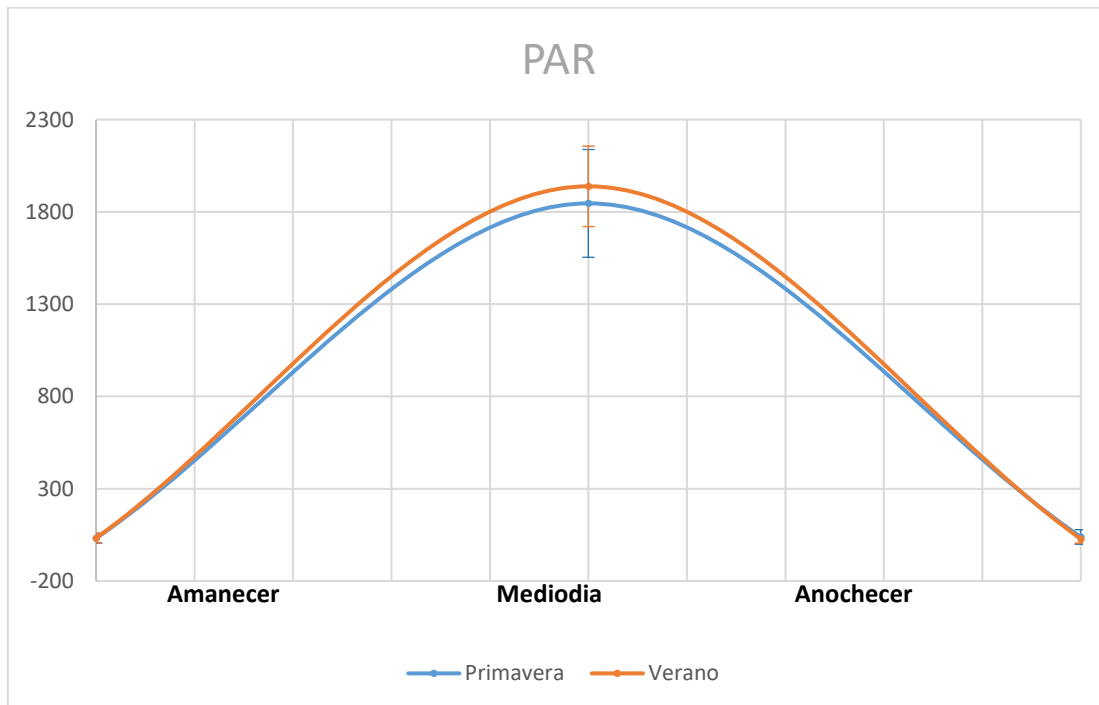


Figura. 4.4.2.- Gráfica de la radiación fotosintéticamente activa durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y verano.

4.5.- Tratamiento estadístico de los datos

Para el tratamiento estadístico de los datos se han utilizado algunos programas informáticos de software estadístico como SPSS y Statgraphic. Estos programas se utilizaron para realizar análisis de varianza (ANOVA), una técnica estadística que indica si, al menos dos de las medias de las variables, son similares o no. También se han utilizado para realizar pruebas de muestras independientes (Prueba T) que compara las medias de dos poblaciones independientes y, por otro lado, para realizar también estadísticas de grupo. Gracias a este software se han podido comparar los datos y realizar algunas gráficas de forma rápida y sencilla.

También se ha determinado si existen diferencias significativas entre los resultados, lo que indicaría que es poco probable que dichas diferencias hayan sido debidas al azar. En cualquier caso, a no ser que se indique otra cosa, las diferencias significativas están calculadas para el 99% de confianza.

5. Resultados y discusión

5.1.- Contenido mineral de las plantas/Ionómica

Aunque fueron analizados 31 elementos, solo se comentarán aquellos que sean más representativos de cada tipo de sustrato y/o los que presenten diferencias importantes, significativas o no.

Helianthemum syriacum

En primer lugar, para el caso de *H. syriacum* se compararon los contenidos en macroelementos y microelementos esenciales C, N, Ca, Mg, S, P, Fe, etc., determinados en cada uno de los órganos de plantas que crecían en ambos sustratos, concretamente en hoja, tallo, raíz gruesa y raíz fina. El principal objetivo de este procedimiento fue comprobar si existen diferencias significativas en los contenidos de un elemento concreto, entre los órganos de plantas recolectadas en los distintos sustratos estudiados.

Para el contenido de C en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.1), no existen diferencias significativas entre sustratos para ninguno de sus órganos, aunque, en todos ellos, se puede observar mayor contenido de C en dolomías. Los órganos con mayor acumulación de C son tallos y raíces gruesas, en ambos sustratos, y también raíces finas, en dolomías con respecto a yesos.

Los contenidos en C por debajo del 50% podrían estar relacionados con succulencia, en los casos de algunos de los gipsófitos y dolomitófitos estudiados, y/o con la economía en la formación de los órganos correspondientes. En el caso de las hojas, hay algunas que son de corta duración y cuya caída es utilizada por la planta para eliminar desechos o iones acumulados en concentraciones elevadas. Habría que estudiar esto con más detalle por si se tratara de un síndrome generalizado asociado a sustratos edáficos especiales ([Merlo et al., 2019](#)).

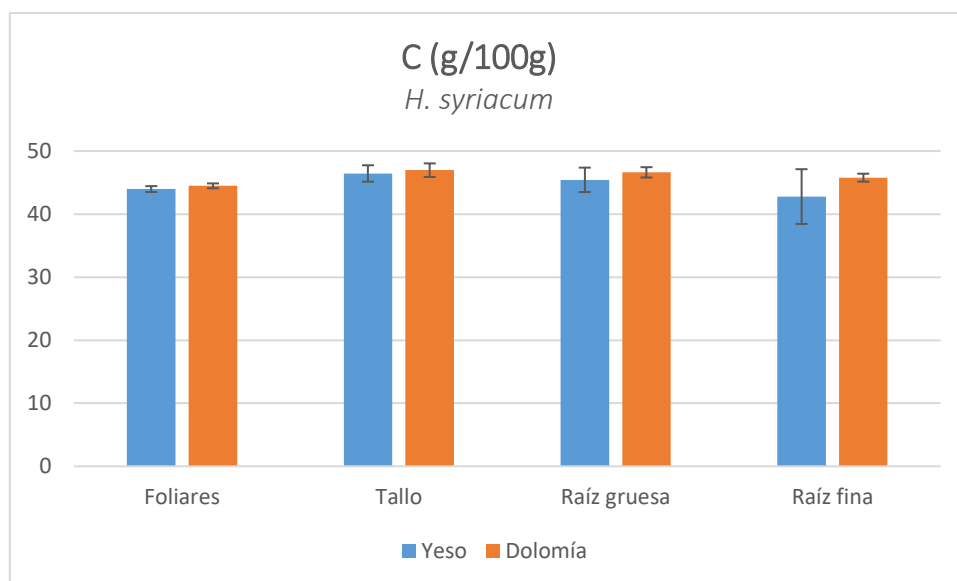


Figura. 5.1.1.-Gráfica comparativa del contenido de C (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Los contenidos de N en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.2) muestran diferencias significativas en el caso de los foliares y en la raíz fina (Tab. 5.1.1), siendo más alto el contenido de N en yesos que en dolomías. Este resultado se observa también en los demás órganos pero sin diferencias significativas. En este caso, es de destacar que los valores más elevados, incluso para los valores medios para este elemento, se encuentran en las hojas, tanto en yesos como en dolomías, probablemente por la movilidad del elemento dentro de la planta (Marschner, 2012).

N (g/100g)	Yesos	Dolomía
Foliares	2,0378	1,6884
Tallo	0,4907	0,4668
Raíz gruesa	0,5555	0,4735
Raíz fina	0,6933	0,5512

Tabla. 5.1.1.- Valores medios para el contenido de N (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$).

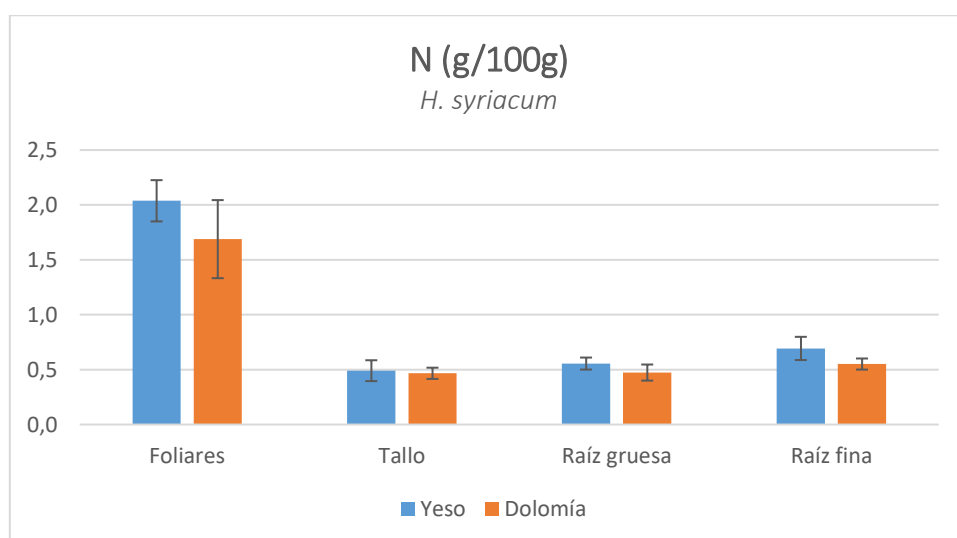


Figura. 5.1.2.-Gráfica comparativa del contenido de N (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el caso del contenido de Ca en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.3), existen diferencias significativas al 95% en los foliares entre yesos y dolomías (Tab. 5.1.2), siendo más alto el contenido de Ca en dolomías que en yesos. Algo parecido, aunque con valores más próximos, ocurre en tallo que es el órgano con menor contenido en este elemento. Esto es curioso ya que, una de las características de los yesos con respecto a las dolomías, es su mayor contenido en Ca (Merlo et al., 2019). En el caso de raíz gruesa y raíz fina se observa un resultado contrario, aunque sin diferencias estadísticamente significativas. El acúmulo en las hojas podría sugerir su almacenamiento en las vacuolas, en relación con la economía hídrica de la planta, con un efecto similar al del Na en las plantas halófitas (Pittman, 2011), como una estrategia antiherbivoría (Mota et al., 2017), como defensa frente al ataque de insectos (Doerge, 2003), etc. Los valores elevados en raíces probablemente se deban a su baja movilidad (Marschner, 2012).

Ca (g/100g)	Yesos	Dolomía
Foliares	2,1469	2,3842
Tallo	1,0509	1,1229
Raíz gruesa	1,9734	1,8236
Raíz fina	2,6973	2,0882

Tabla. 5.1.2.- Valores medios para el contenido de Ca (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$).

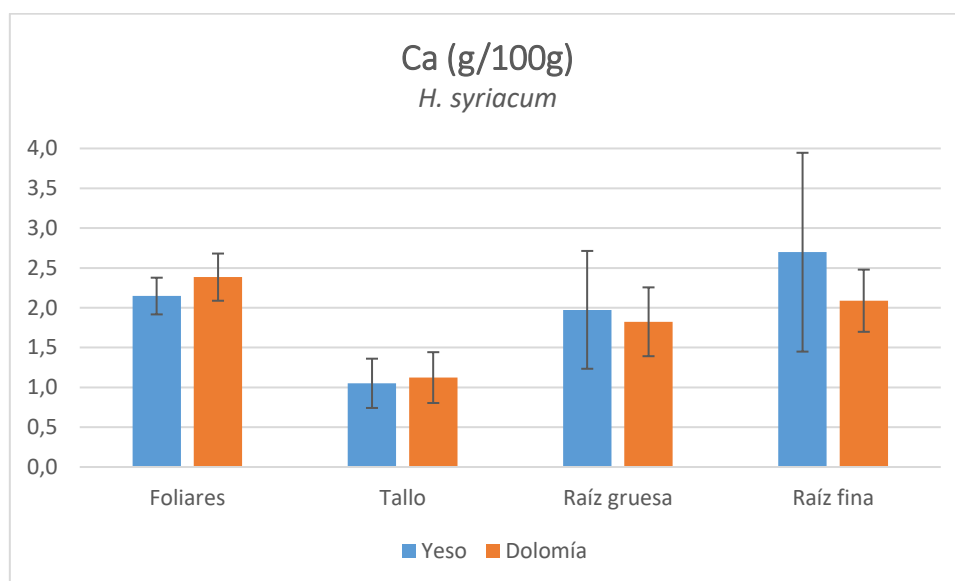


Figura. 5.1.3.-Gráfica comparativa del contenido de Ca (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el caso del Mg, es de destacar su elevado contenido en los órganos de *H. syriacum* en dolomías, principalmente en foliares y raíz gruesa (Fig. 5.1.4), con diferencias significativas entre los dos sustratos (Tab. 5.1.3). También hay diferencias significativas entre los contenidos en Mg en raíces finas de plantas de yesos y de dolomías, estas últimas con valores más elevados, aunque inferiores a los órganos citados anteriormente. Por el contrario, el tallo presenta los valores más bajos en ambos sustratos, ligeramente inferiores en dolomías que en yesos, aunque sin diferencias significativas. En todo caso, es destacable que también sea frecuente la acumulación de Mg entre las especies que crecen en yeso (Merlo et al., 2019).

Mg (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliar	0,1876	0,3829
Tallo	0,1456	0,1365
Raíz gruesa	0,0775	0,1923
Raíz fina	0,2108	0,4252

Tabla. 5.1.3.- Valores medios para el contenido de Mg (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

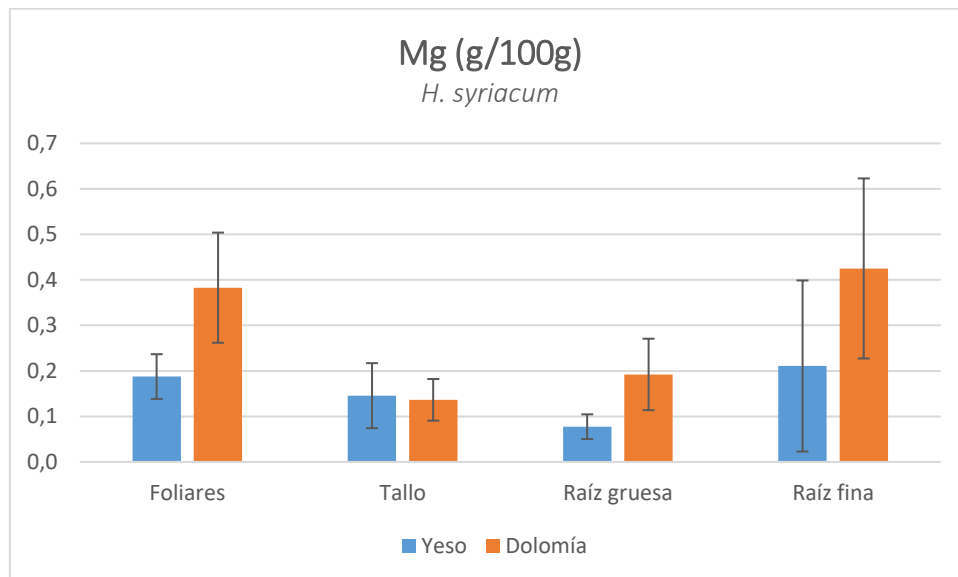


Figura. 5.1.4.-Gráfica comparativa del contenido de Mg (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el caso del contenido de S en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.6), se observa que el mayor contenido se encuentra en hojas y raíz fina, con valores muy superiores a los medidos en tallo y raíz gruesa. Se aprecian diferencias significativas, entre el mayor contenido de S en foliares y en raíz gruesa en yesos en comparación con dolomías (Tab. 5.1.5). Pese a que en la gráfica la raíz fina muestra el mismo resultado, estadísticamente no se obtienen diferencias significativas por la elevada desviación estándar. Esto puede considerarse lógico ya que, el yeso, es un sulfato de calcio por lo que, casi todas las especies que crecen en yeso acumulan contenidos elevados de S, aunque también de Ca y Mg, como ya se ha comentado.

S (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliar	0,7433	0,2840
Tallo	0,0981	0,0709
Raíz gruesa	0,1582	0,0944
Raíz fina	0,9889	0,1000

Tabla. 5.1.5.- Valores medios para el contenido de S (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

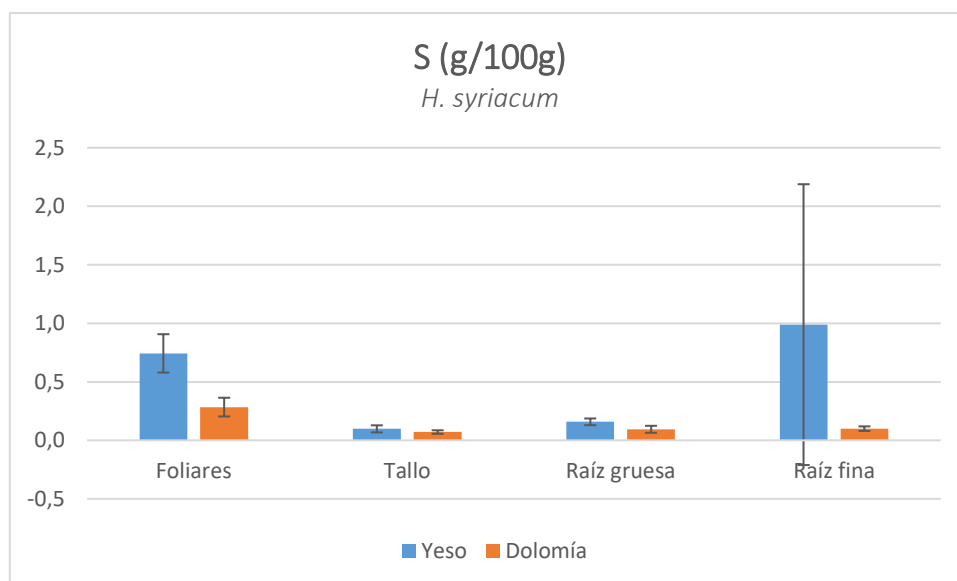


Figura. 5.1.6.-Gráfica comparativa del contenido de S (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el caso del contenido de K en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.7), se pueden observar diferencias significativas en todos sus órganos (Tab. 5.1.6), siendo mayor el contenido de K en yesos que en dolomías. También se observa que la principal acumulación se produce en las hojas, probablemente por tratarse de un elemento con una alta movilidad a través de los sistemas conductores de la planta, por otra parte, básico para el mantenimiento de la turgencia celular (Marschner, 2012).

K (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliares	0,8227	0,5953
Tallo	0,3031	0,1916
Raíz gruesa	0,2794	0,1607
Raíz fina	0,2959	0,1506

Tabla. 5.1.6.- Valores medios para el contenido de K (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

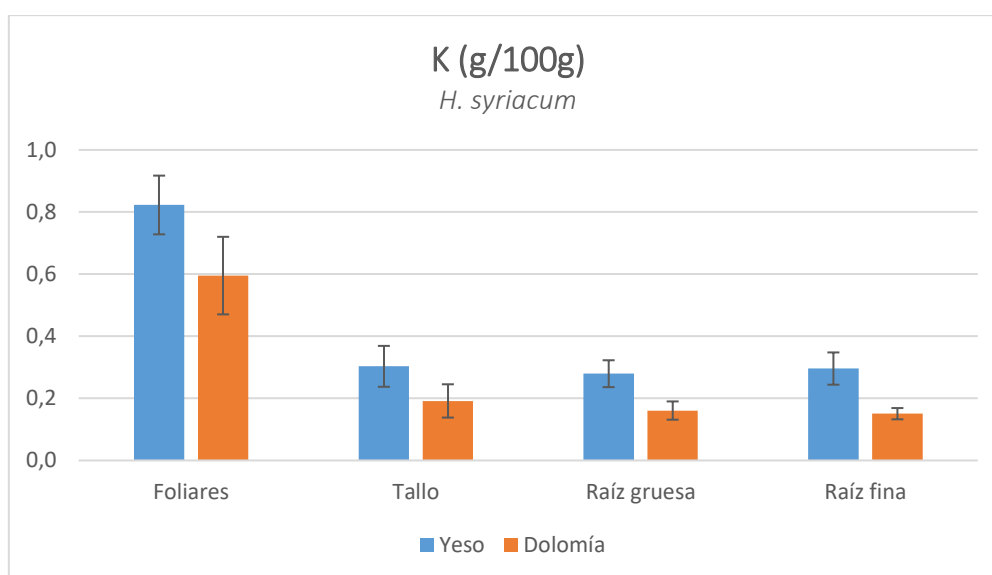


Figura. 5.1.7.-Gráfica comparativa del contenido de K (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Para el contenido de P en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.8), se puede observar que, sus contenidos, son más elevados en yesos que en dolomías en todos los órganos, aunque no se encuentran diferencias significativas. De cualquier forma, se trata de valores relativamente bajos, en todos los órganos ([Marschner, 2012](#); [Merlo et al., 2019](#)).

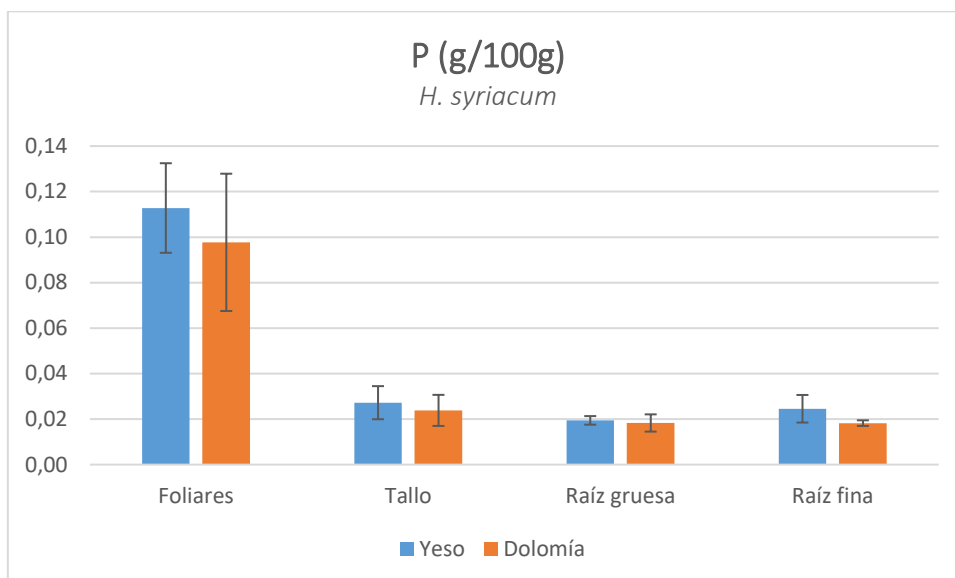


Figura. 5.1.8.-Gráfica comparativa del contenido de P (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

También es de destacar el contenido de Sr en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.5). Este elemento se acumula de forma parecida en todos los órganos de la planta, tanto en yeso como en dolomías, pero con contenidos mucho más elevados en yeso, mostrando diferencias significativas en todos los órganos entre los dos sustratos estudiados (Tab. 5.1.4). Aunque, clásicamente, en el estudio de la nutrición mineral de las plantas de yeso no se han tenido en cuenta los niveles de Sr, este elemento puede resultar de gran interés en la interpretación de la gipsofila, tanto por su abundancia en los suelos yesíferos como por los niveles de este mineral encontrados en muchas especies que permitirían hablar de plantas acumuladoras o incluso hiper-acumuladoras (>1000 ppm) ([Merlo et al., 2019](#)), probablemente debido a la similitud atómica entre el Ca y el Sr. Como han planteado [Mota et al. \(2007\)](#) y [Merlo et al \(2017, 2019\)](#) podría emplearse en bio-remediación.

Sr (mg/Kg)	Yeso	Dolomías
Foliare	433,2237	28,9595
Tallo	322,7386	18,5638
Raíz gruesa	604,2625	32,2321
Raíz fina	704,1968	28,8151

Tabla. 5.1.4.- Valores medios para el contenido de Sr (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

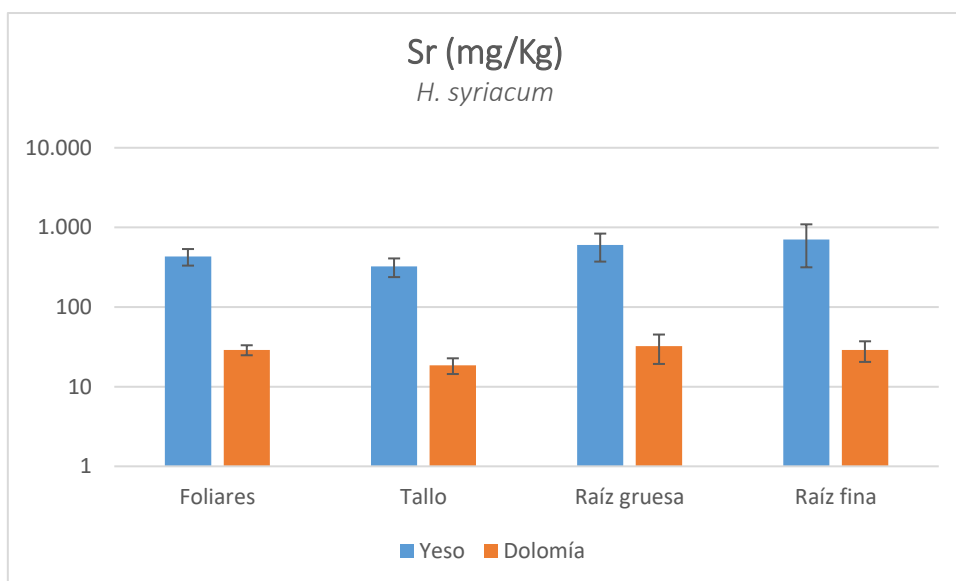


Figura. 5.1.5.-Gráfica comparativa en escala logarítmica del contenido de Sr (g/100g) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Para el contenido de algunos microelementos como el Fe en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.10), no se aprecian diferencias significativas en ninguno de sus órganos, probablemente por las elevadas desviaciones de los datos. Puede observarse que los contenidos son mayores en yesos que en dolomías, excepto en la raíz gruesa y en foliars en los que ocurre lo contrario. Los tallos y la raíz fina son los órganos de las plantas con mayores contenidos de este elemento.

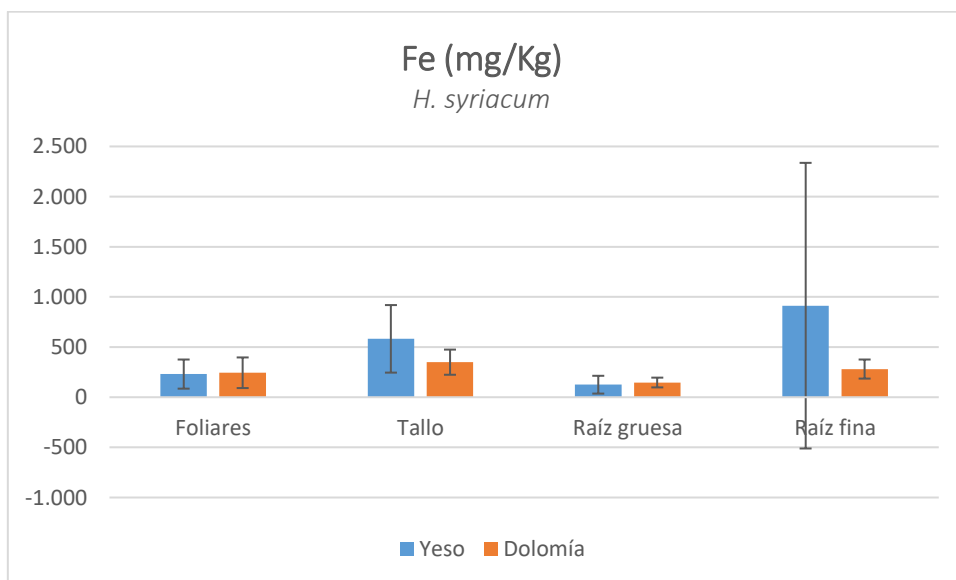


Figura. 5.1.11.-Gráfica comparativa del contenido de Fe (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el caso del contenido de otro microelemento como el Al en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.10), tampoco se aprecian diferencias significativas en ninguno de sus órganos, puede observarse que los contenidos son mayores en yesos que en dolomías en todos sus órganos. De nuevo, los tallos y la raíz fina, son los órganos de las plantas con mayores contenidos de este elemento.

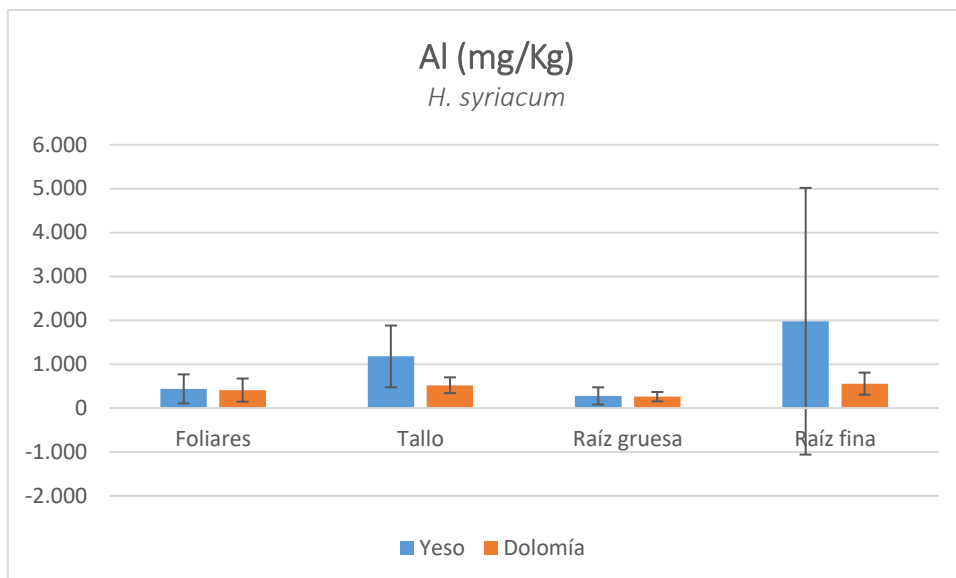


Figura. 5.1.12.-Gráfica comparativa del contenido de Al (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Para el contenido de otro microelemento como el B en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.10), se observa que se acumula sobre todos en foliares y raíz fina, existiendo diferencias significativas sólo en los foliares, siendo el contenido de B más alto en dolomías que en yesos. Se da el caso contrario en el resto de órganos.

B (mg/kg)	Yesos	Dolomías
Foliares	9,8466	14,7228
Tallo	7,3025	7,2177
Raíz gruesa	7,8105	7,4162
Raíz fina	15,5571	11,2933

Tabla. 5.1.8.- Valores medios para el contenido de B (mg/kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

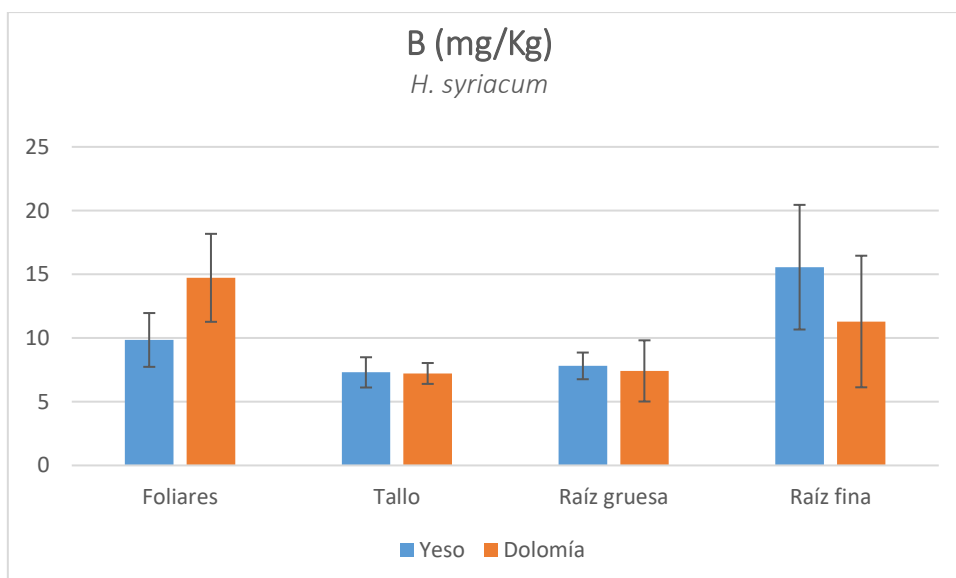


Figura. 5.1.13.-Gráfica comparativa del contenido de B (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Como ejemplo del contenido de algunos metales pesados como el Cd en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.9), se observa que las plantas lo acumulan sobre todo en hojas y raíces finas, siendo más elevados los contenidos en todos los órganos de plantas de dolomías que en las de yesos, aunque solo se aprecian diferencias significativas en los contenidos de Cd de raíz gruesa y tallo (Tab. 5.1.7).

Cd (mg/Kg)	Yesos	Dolomías
Foliar	0,0679	0,0763
Tallo	0,0187	0,0367
Raíz gruesa	0,0112	0,0270
Raíz fina	0,0656	0,0770

Tabla. 5.1.7.- Valores medios para el contenido de Cd (mg/kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

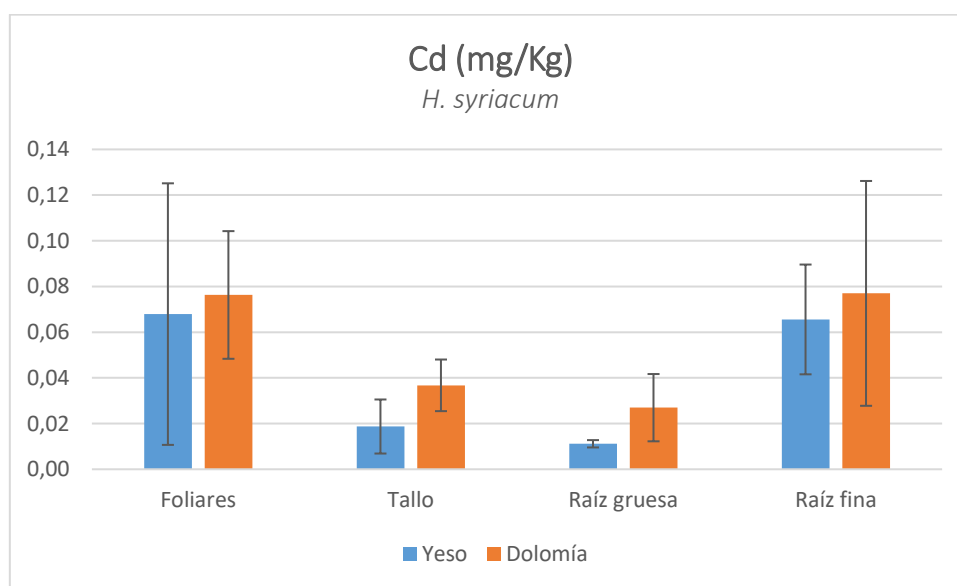


Figura. 5.1.9.-Gráfica comparativa del contenido de Cd (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Por último, en el caso del contenido de otro metal pesado como el Pb en los órganos de *H. syriacum* (Fig. 5.1.10), no se aprecian diferencias significativas en ninguno de sus órganos, aunque puede observarse que los contenidos son mayores en dolomías que en yesos, excepto en los tallos, en los que ocurre lo contrario. Precisamente los tallos y la raíz fina, son los órganos de las plantas con mayores contenidos de este elemento. La acumulación de metales pesados en las plantas de dolomías probablemente se deba a que, como se ha comentado anteriormente, las dolomías son sustratos con elevados contenidos en este tipo de elementos.

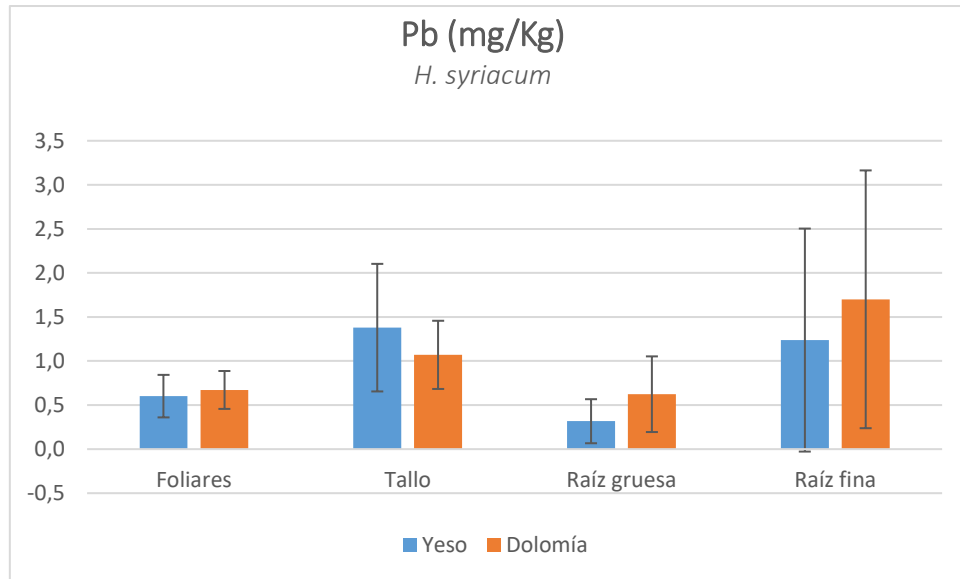


Figura. 5.1.10.-Gráfica comparativa del contenido de Pb (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *H. syriacum* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En resumen, en el caso de *H. syriacum*, la hoja es el órgano de la planta donde se acumula un mayor número de elementos, con diferencias entre sustratos. Presenta diferencias significativas para los contenidos iónicos de macroelementos como, N, K, S y Sr, mayores entre las que crecen en yesos y las que lo hacen en dolomías, mientras que el contenido de Mg es más bajo en yesos que en dolomías.

Para el tallo existen pocas diferencias significativas entre un tipo de suelo y otro; se podría decir que es el órgano con menores contenidos iónicos, en general. Destacan los casos del K y el Sr con valores muy inferiores en plantas de dolomías.

En las raíces gruesas, hay diferencias significativas para K, Mg, S y Sr. Se repite el hecho de que los contenidos en K, S y Sr son menores en las plantas de dolomías y los de Mg, menores en las plantas de yesos. Además, los contenidos en N son más bajos en dolomías que en yesos.

Por último, en las raíces finas se encuentran diferencias significativas para N, K, P y Sr. En todos los casos, el contenido es menor en las plantas de dolomías que en las plantas que crecen sobre yesos.

En cuanto a los metales pesados y microelementos, el Fe y el Al, no muestran diferencias significativas, aunque si se podría decir que en los órganos donde más se acumula en ambos, tallo y raíces finas, el contenido es más alto en yesos que en dolomías. Sí existen diferencias significativas para Cd, en el caso de los metales pesados y B en el caso de los microelementos, siendo más alto en contenido de estos en dolomías que en yesos, aunque en el caso del B en el resto de órganos ocurría lo contrario.

El que algunos elementos se acumulen en hojas y raíz fina es lógico ya que, las raíces finas están en contacto con la solución salina del suelo, donde los elementos se encuentran disponibles para la planta y hasta las hojas llega a través de la, con frecuencia, intensa corriente transpiratoria.

Jurinea pinnata

Al igual que para la especie anterior, se determinaron y compararon los contenidos de 31 elementos minerales en cada uno de los órganos de plantas recolectadas en los dos sustratos estudiados. En el caso de *J. pinnata* solo se realizaron análisis foliares, de raíz gruesa y de raíz fina ya que no fue posible separar el tallo de las hojas. También, al igual que en *Helianthemum syriacum*, el objetivo de este procedimiento fue comprobar si existen diferencias significativas en los contenidos de un elemento concreto, en cada órgano de plantas recolectadas en yesos y en dolomías.

En el caso del contenido de C en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.14), son más elevados en los dos tipos de raíces que en las hojas. A pesar de que la gráfica muestre valores más elevados en dolomías que en yesos, excepto en el caso de raíz gruesa, con valores contrarios, estadísticamente no hay diferencias significativas en ningún caso. Como se ha indicado para *H. syriacum*, con valores por debajo del 50%.

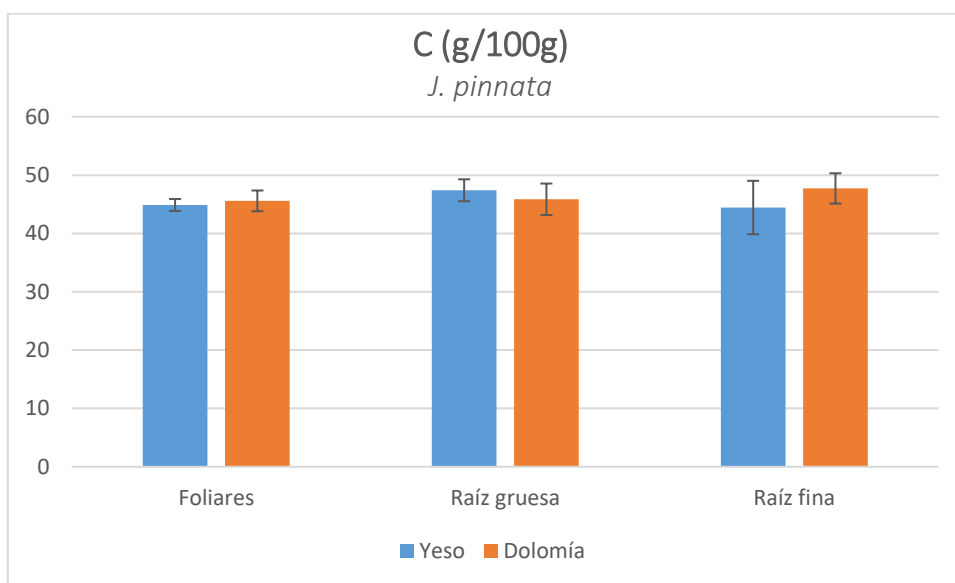


Figura. 5.1.14.- Gráfica comparativa del contenido de C (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Los contenidos más elevados de N en *J. pinnata* (Fig. 5.1.15), aparecen en las hojas, tanto en yesos como en dolomías, pero con los valores más elevados en yesos, con diferencias significativas (Tab. 5.1.9). Sin embargo, en el resto de órganos se da el caso contrario, siendo el contenido de N mayor en dolomías que en yesos, pero sin que estadísticamente existan diferencias. A pesar de ser suelos pobres en ambos casos (Mota et al., 2007; 2017), los contenidos de N en hoja son relativamente elevados.

N (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliares	2,7768	1,6754
Raíz gruesa	0,8004	1,1807
Raíz fina	0,8118	1,0711

Tabla. 5.1.9.- Valores medios para el contenido de N (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

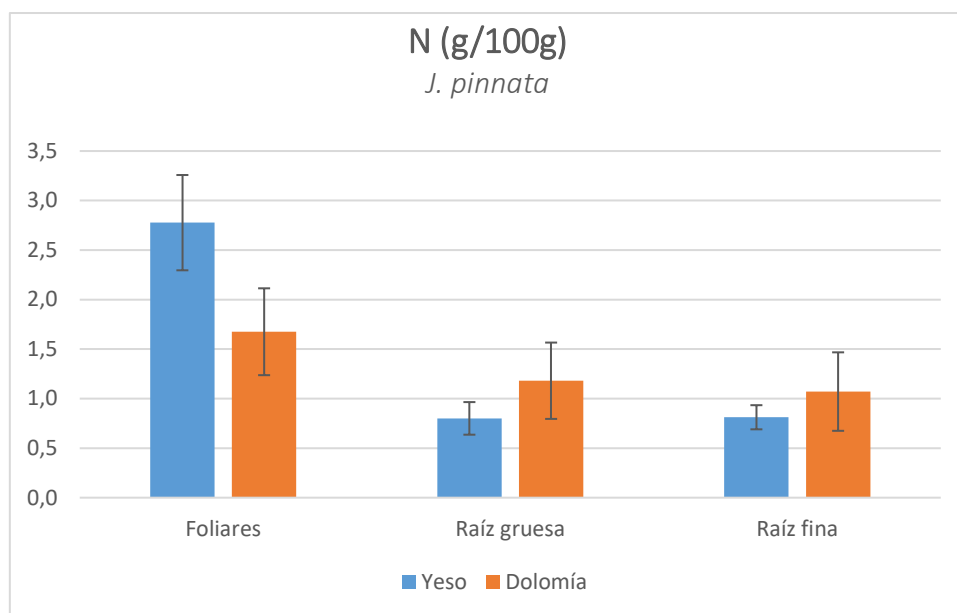


Figura. 5.1.15.- Gráfica comparativa del contenido de N (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

El Ca, junto con el Mg, es uno de los elementos clave en los sustratos estudiados. El contenido de Ca en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.16), es más elevado en hojas que en el resto de órganos. Además, en hojas y raíz gruesa, los contenidos son más altos en plantas de dolomías, con diferencias significativas en el caso de los contenidos en raíz gruesa (Tab. 5.1.10). Al contrario, en la raíz fina el contenido de Ca es más alto en yesos que en dolomías, probablemente por el mayor contenido en Ca en la solución salina del suelo, pero sin diferencias estadísticas (Mota et al., 2007; 2017).

Ca (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliares	2,1023	2,2672
Raíz gruesa	1,0857	2,0520
Raíz fina	1,8595	1,3581

Tabla. 5.1.10.- Valores medios para el contenido de Ca (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$).

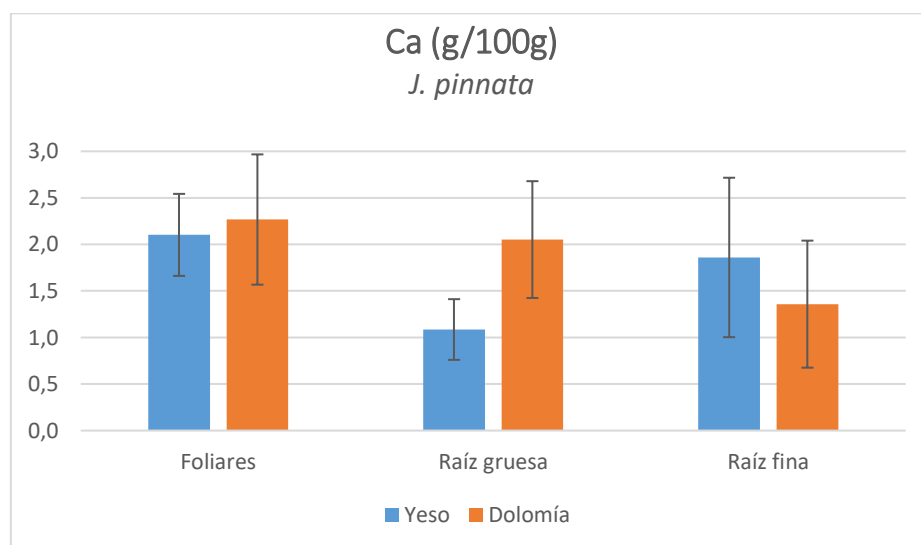


Figura. 5.1.16.- Gráfica comparativa del contenido de Ca (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

El contenido de Mg, otro de los elementos clave en el caso de los sustratos estudiados, en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.17) es más elevado en todos los órganos de plantas que crecen en dolomías con respecto a las que crecen en yesos, con diferencias significativas en foliares y en raíz gruesa (Tab. 5.1.11). Esto podría indicar cierta capacidad de acumulación de esta especie de aquellos elementos que están en concentraciones más elevadas en el suelo (Mota et al., 2017).

Mg (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliares	0,384	0,541
Raíz gruesa	0,203	0,746
Raíz fina	0,355	0,371

Tabla. 5.1.11.- Valores medios para el contenido de Mg (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

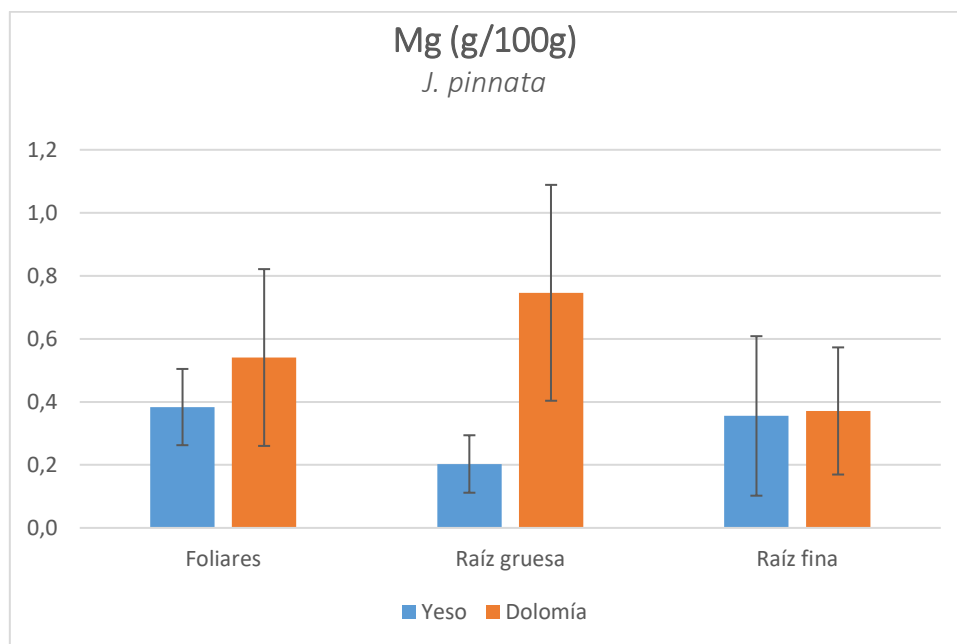


Figura. 5.1.17.- Gráfica comparativa del contenido de Mg (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Al igual que en el caso de *H. syriacum*, el contenido de S en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.19) es mucho más elevado en yesos que en dolomías, con diferencias significativas en el caso de los contenidos foliares y en raíz gruesa (Tab. 5.1.13). Los más elevados son los de raíz fina en yeso, ya que, como se ha mencionado, el yeso es uno de los sulfatos más abundantes.

S (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliares	0,3814	0,1629
Raíz gruesa	0,3088	0,1542
Raíz fina	0,6236	0,1555

Tabla. 5.1.13.- Valores medios para el contenido de S (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

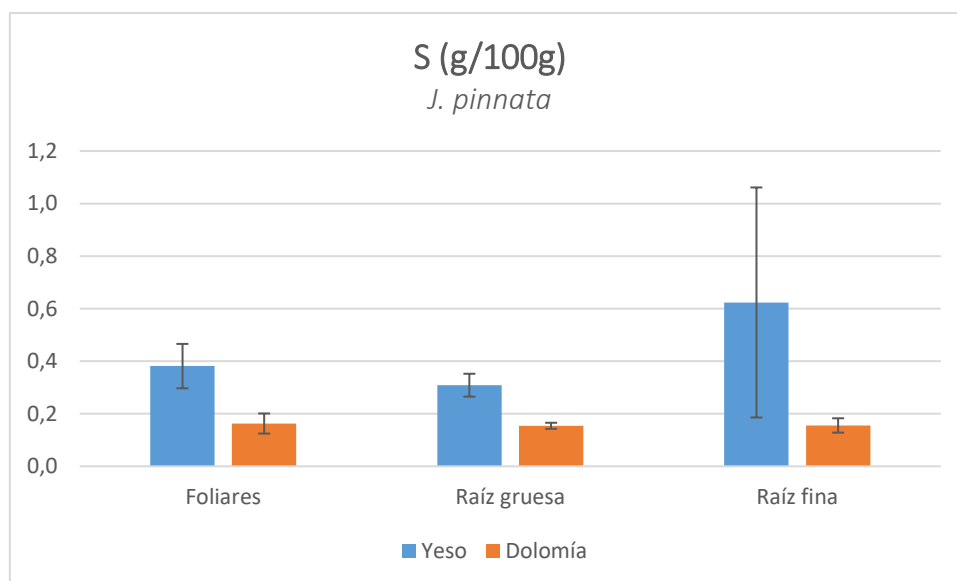


Figura. 5.1.19.- Gráfica comparativa del contenido de S (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

El contenido de K en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.20), otro elemento esencial para las plantas, presentan los valores más elevados en hojas y raíz fina y, los más bajos, en raíz gruesa. Además, se encuentran diferencias significativas en los contenidos foliares (Tab. 5.1.14), mayores en yeso que en dolomías, lo mismo que ocurre en raíz fina, aunque sin diferencias estadísticas. En raíz gruesa también se dan diferencias significativas al 95% pero en sentido contrario, siendo mayor el contenido de K en dolomías que en yeso. Como ya se ha comentado, se trata de un elemento con una alta movilidad que las plantas suelen acumular en concentraciones relativamente elevadas ya que es básico para el mantenimiento de la turgencia y por tanto para el crecimiento celular ([Marschner, 2012](#)).

K (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliar	1,2274	0,8432
Raíz gruesa	0,4148	0,6036
Raíz fina	0,7558	0,5575

Tabla. 5.1.14.- Valores medios para el contenido de K (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$).

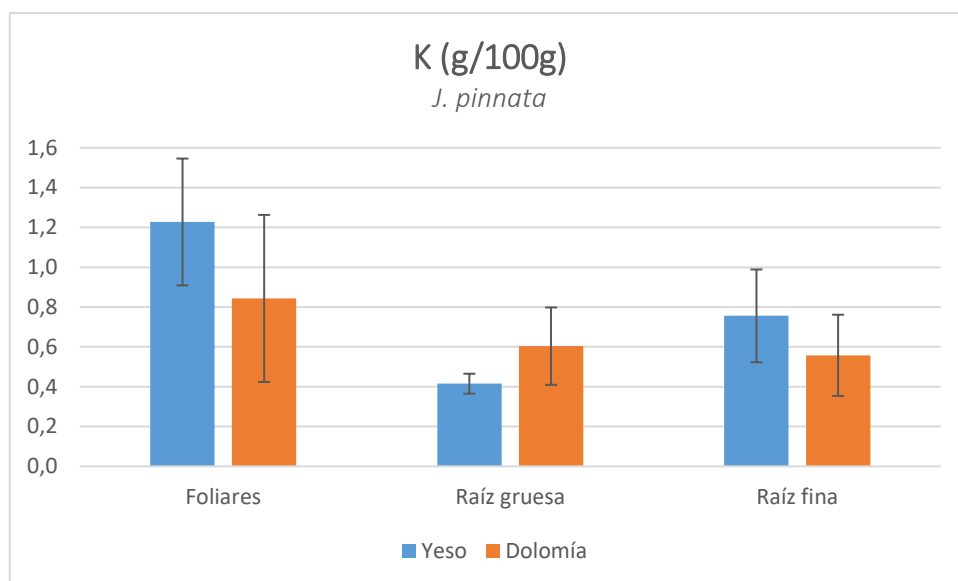


Figura. 5.1.20.- Gráfica comparativa del contenido de K (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En el contenido de P en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.21) se observan diferencias significativas en los foliares (Tab. 5.1.15), siendo bastante más alto el contenido de P en yesos que en dolomías. Por el contrario, en la raíz gruesa y en la raíz fina se da justo el caso contrario, pero sin diferencias estadísticas. En cualquier caso, las hojas son los órganos con mayores contenidos en P, elemento que suele ser deficitario en general y, en este tipo de sustratos, en particular, en todos los casos, los valores rondan la deficiencia (Merlo et al., 2019).

P (g/100g)	Yesos	Dolomías
Foliar	0,0962	0,0568
Raíz gruesa	0,0134	0,0350
Raíz fina	0,0202	0,0286

Tabla. 5.1.15.- Valores medios para el contenido de P (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

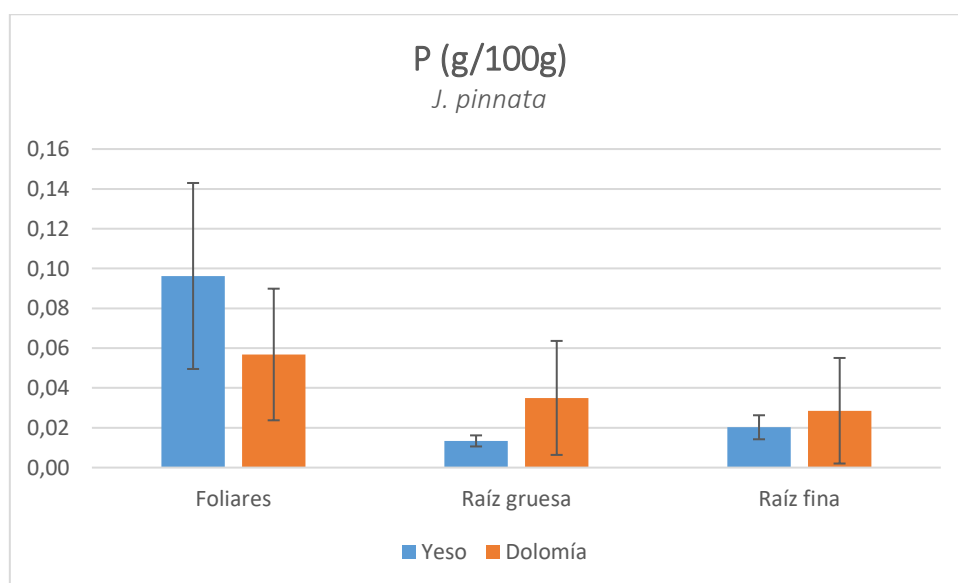


Figura. 5.1.21.- Gráfica comparativa del contenido de P (g/100g) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Otro elemento muy abundante en estos sustratos, sobre todo en yesos, es el Sr. Al igual que en *H. syriacum*, en *J. pinnata* (Fig. 5.1.18), el Sr muestra diferencias significativas en los contenidos, mucho más altos en yesos que en dolomías, en todos los órganos de la planta (Tab. 5.1.12), aunque con valores similares entre ellos para cada sustrato. Como ya se ha comentado, el Sr es mucho más abundante en yeso que en dolomías y se incorpora con facilidad a las plantas por su parecido iónico con el Ca ([Kanter, Hauser, Michalke, Dräxl and Schäffner, 2010](#)).

Sr (mg/kg)	Yesos	Dolomías
Foliare	432,9867	25,9721
Raíz gruesa	245,3198	24,4669
Raíz fina	396,8182	18,9538

Tabla. 5.1.12.- Valores medios para el contenido de Sr (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

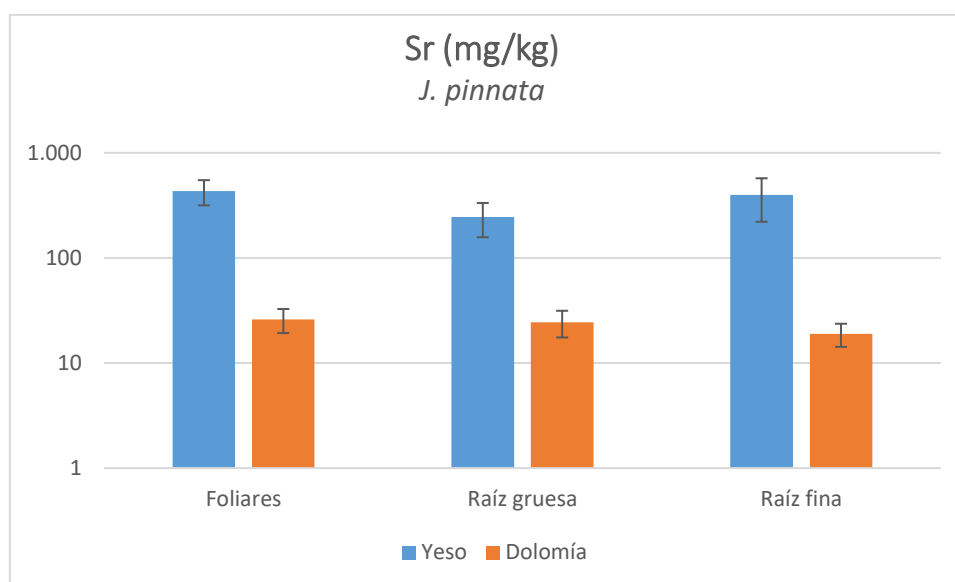


Figura. 5.1.18.- Gráfica comparativa en escala logarítmica del contenido de Sr (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Para el contenido de algunos microelementos como el Fe en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.24), se aprecia que es más alto en foliars y raíz fina de plantas de yesos que en las que crecen sobre dolomías. Sin embargo, en la raíz gruesa se da el caso contrario. No se aprecian diferencias significativas en ninguno de los órganos.

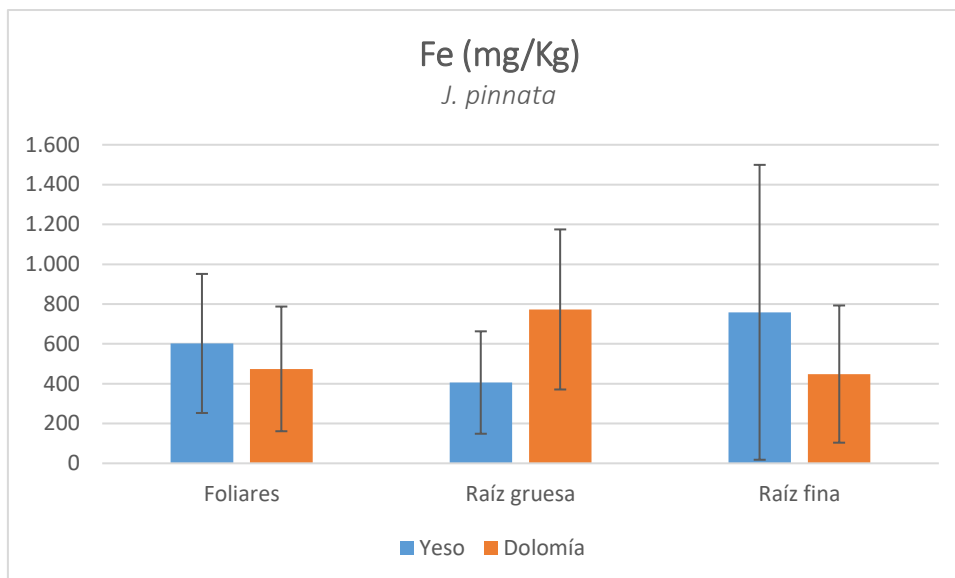


Figura. 5.1.24.- Gráfica comparativa del contenido de Fe (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Para otro microelemento como el Al (Fig. 5.1.25) se da un resultado parecido al Fe, el contenido es más alto en foliales y raíz fina de plantas de yesos que en las de dolomías. Otra vez, en la raíz gruesa se da el caso contrario y tampoco existen diferencias significativas en ninguno de los órganos.

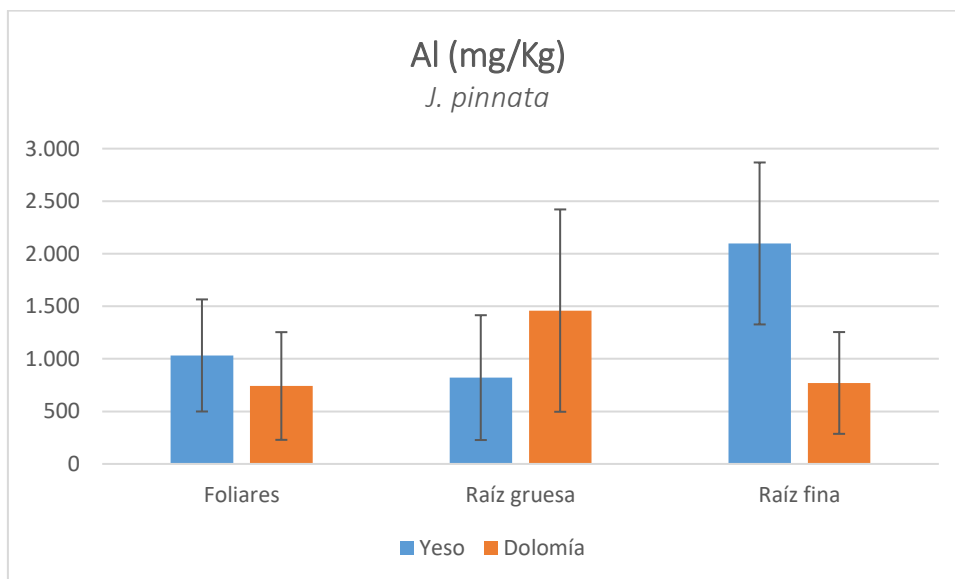


Figura. 5.1.25.- Gráfica comparativa del contenido de Al (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

Por último, para el B, otro microelemento, el contenido es más alto en dolomías que en yesos en todos los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.26), como en el caso de *H. asyriacum*, probablemente porque este elemento sea más abundante en dolomías que en yeso. No se aprecian diferencias significativas en ninguno de los órganos y el mayor contenido de este microelemento se da en los foliales en ambos sustratos.

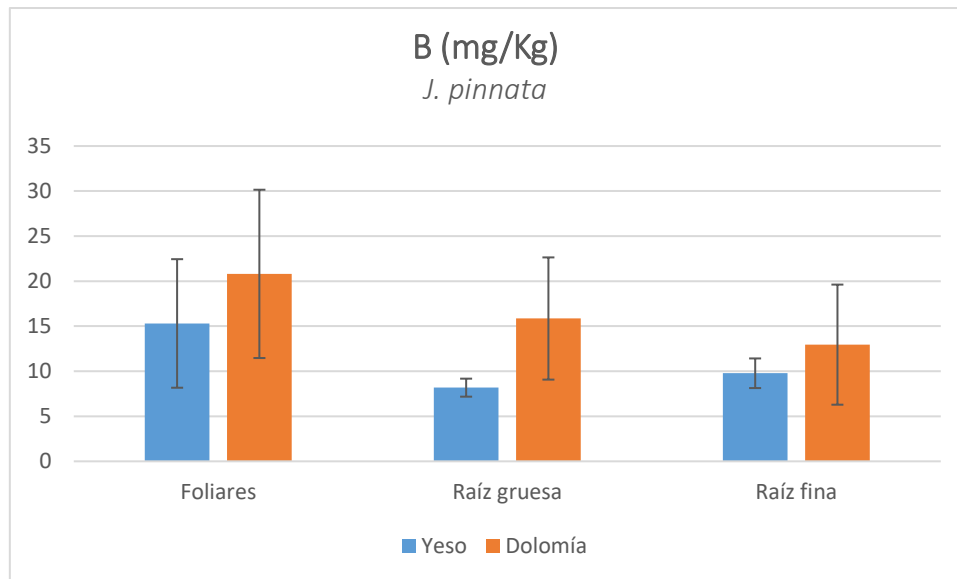


Figura. 5.1.26.- Gráfica comparativa del contenido de B (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

El Cd es un metal pesado que presenta valores muy elevados en todos los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.22) en dolomías, con contenidos muy superiores a los encontrados en los órganos de plantas que crecen en yesos, existiendo diferencias significativas en raíz fina y en raíz gruesa (Tab. 5.1.16). En ambos sustratos los valores más elevados se observan en hojas. Como se ha comentado anteriormente, las dolomías son suelos ricos en metales pesados (Mota et al., 2017) por lo que, como en el caso del *H. syriacum*, en la mayor parte de los casos, se encuentran contenidos más elevados en todos los órganos de plantas que crecen sobre dolomías que en las que lo hacen sobre yeso.

Cd (mg/Kg)	Yesos	Dolomías
Foliar	0,0722	0,3024
Raíz gruesa	0,0559	0,2065
Raíz fina	0,0277	0,2349

Tabla. 5.1.16.- Valores medios para el contenido de Cd (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

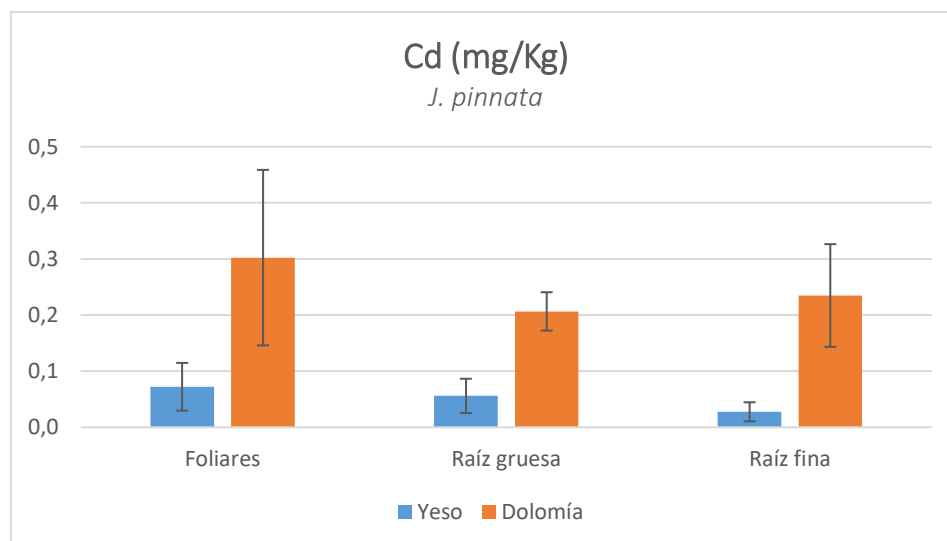


Figura. 5.1.22.- Gráfica comparativa del contenido de Cd (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

El contenido de Pb, otro metal pesado, tóxico para las plantas, en los órganos de *J. pinnata* (Fig. 5.1.23) también es más alto en todos los órganos de plantas de dolomías que en las que crecen sobre yeso. Se aprecian diferencias significativas en la raíz gruesa (Tab. 5.1.17), órganos con los valores más elevados en dolomías. En las plantas de yeso, este órgano es el que presenta los valores más bajos.

Pb (mg/Kg)	Yesos	Dolomías
Foliares	1,1904	1,8683
Raíz gruesa	0,7415	2,5735
Raíz fina	1,1659	1,4702

Tabla. 5.1.17.- Valores medios para el contenido de Pb (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos. En rojo, los valores medios que presentaron diferencias significativas ($p < 0,01$).

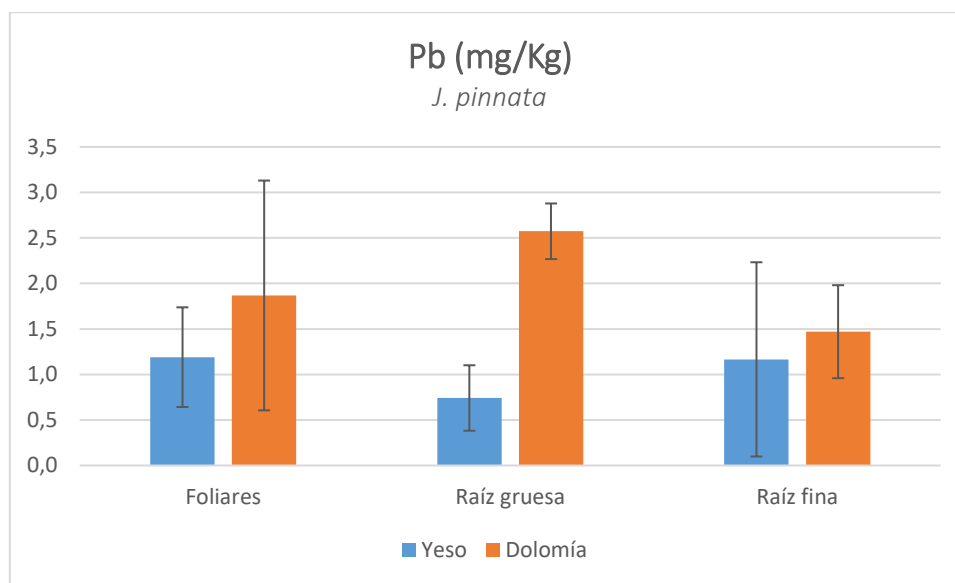


Figura. 5.2.23.- Gráfica comparativa del contenido de Pb (mg/Kg) en cada uno de los órganos de *J. pinnata* en ambos sustratos con sus respectivas desviaciones estándar.

En resumen, como en el caso de *H. syriacum*, las hojas de *J. pinnata*, son las que presentan un mayor número de elementos con diferencias significativas entre yesos y dolomías. Entre los más importantes destacan el N, K, S y Sr, con contenidos más elevados en las plantas de yesos, mientras que el Mg y el Ca son más abundante en las plantas de dolomías.

Por lo que se refiere a las raíces gruesas, existen diferencias significativas entre yesos y dolomías para, Cd, Pb, S y Sr. Cd y Pb son más abundantes en las plantas procedentes de dolomías mientras que, S y Sr, lo son en las plantas de yesos. Es importante destacar que, las raíces gruesas de las plantas de dolomías, presentan contenidos más elevados de Ca y Mg que las de plantas de yesos, con diferencias significativas. En el caso del Mg es lógico debido a la composición del sustrato, pero lo del Ca es más difícil de explicar, pues se trata de un elemento muy abundante en ambos casos.

En el caso de las raíces finas los casos más destacables son Sr y Cd. El contenido en Sr es mucho más alto en raíces finas de plantas que crecen en yesos con respecto a las que lo hacen en dolomías. Por el contrario, los contenidos en Cd son más altos para las plantas que crecen en dolomías.

En cuanto a los metales pesados y microelementos sólo existen diferencias significativas para Cd y Pb, es decir, solo para los metales pesados y no para los microelementos, como se ha mencionado anteriormente en el contenido de Cd en las raíces gruesas y finas, este es más alto en dolomías que en yesos en todos los órganos al igual que el Pb.

Pese a la importancia del Fe y el Al, estos no muestran diferencias significativas, aunque se puede observar que en la raíz gruesa, estos se acumulan más en dolomías que en yesos, siendo justo el caso contrario en los demás órganos.

Tras los análisis de estos elementos en cada uno de los órganos podemos destacar que Cd y Pb son más abundantes en las plantas procedentes de las dolomías (Fig. 5.2.9, 5.2.10, 5.2.19 y 5.2.20) Como ya se mencionó anteriormente, debido al parecido con las serpentinas, las dolomías tienen la capacidad de acumular metales pesados ([Mota, 2007](#); [Salmerón et al., 2014b](#)) por lo que el contenido de Cd y Pb en dolomías podría considerarse como algo normal.

El S y Sr (Fig. 5.2.5, 5.2.6, 5.2.15 y 5.2.16) son más abundantes en las plantas de yesos para ambas especies. Esto coincide con los contenidos encontrados por otros autores ([Rosell et al., 1998](#); [Kasprzyk, 2013](#); [Mota et al., 2016](#)), llegando a considerar a algunas de ellas como acumuladoras de estos elementos e incluso hiperacumuladoras, en el caso del Sr (*Teucrium turredanun* y *Gypsophila struthium*).

Otros elementos a tener en cuenta en ambos casos son el Mg y el Ca, abundantes en los dos sustratos pero que, como se ha mencionado anteriormente, pese a que los mayores contenidos de Mg en dolomías sean algo lógico debido al sustrato del que se trata ([Mota, 2007](#); [Mota et al., 2016](#)) (Fig. 5.2.4 y 5.2.14), en el caso del Ca, los contenidos más altos en dolomías, más concretamente, en la raíz gruesa de *J. pinnata* y foliares de ambas especies (Fig. 5.2.3 y 5.2.12), no concordarían con lo esperado respecto al sustrato, debido al ratio Mg/Ca que presentan ([Mota, 2007](#)).

5.2.- Fluorescencia

En el caso de *H. syriacum* las curvas de la fluorescencia, atendiendo a los valores Fv/Fm, presentaron un patrón similar, tanto en primavera como en verano, y en ambos tipos de suelos. En ambos casos, los valores más altos se dieron, como era de esperar, al amanecer y al anochecer. A mediodía se observó, en todos los casos, un descenso de este valor, si bien se puede observar que en primavera fue menos contrastado que en verano (Fig. 5.2.1) y (Fig. 5.2.2). A pesar de que el descenso primaveral no fue tan acusado como el estival, sí se observaron diferencias significativas entre los valores del mediodía y los del amanecer y los del anochecer (Tab. 5.2.1), aunque no entre los dos últimos. También se encontraron diferencias significativas entre los sustratos en las medidas de Fv/Fm del mediodía y del anochecer, con valores más altos en las plantas de yesos, en primavera, y en las de dolomías, en verano, aunque las diferencias significativas en este último caso fueron solo al 95%.

Fv/Fm	<i>Helianthemum syriacum</i>			
	Primavera		Verano	
	Yesos	Dolomías	Yesos	Dolomías
Amanecer	0,8115	0,8017	0,7897	0,8059
Mediodía	0,7709	0,7154	0,6329	0,6960
Anochecer	0,8253	0,7778	0,7471	0,7966

Tabla. 5.2.1- Resumen de los valores de Fv/Fm para *H. syriacum* en dolomías y en yeso, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y en verano. Los números en rojo indican diferencias significativas entre los valores medios.

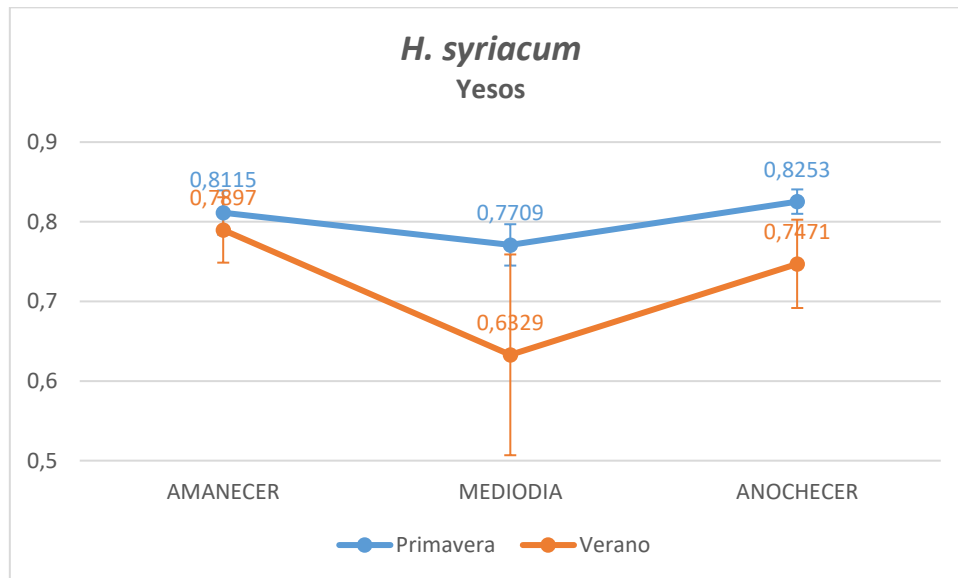


Figura. 5.2.1- Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para *H. syriacum* en yesos, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y verano.

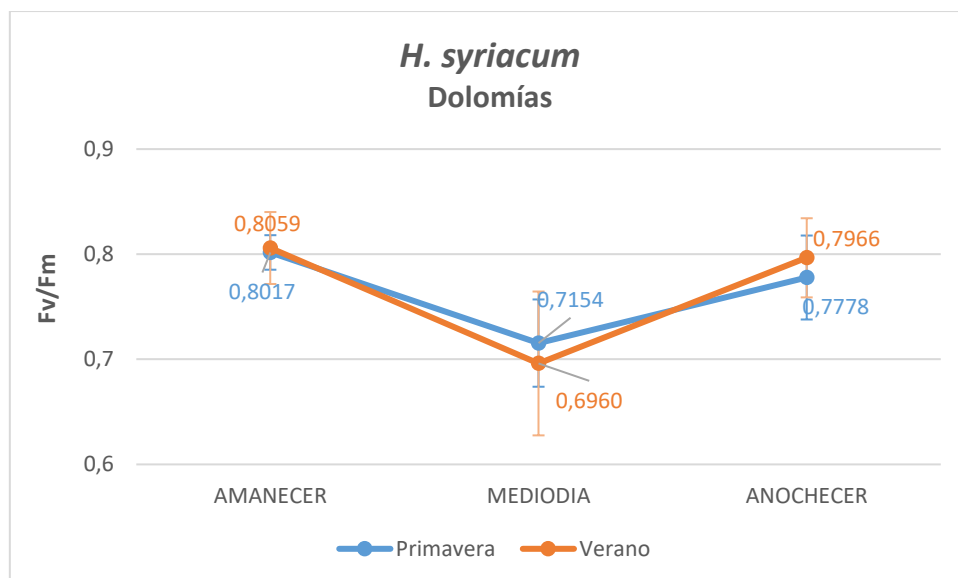


Figura. 5.2.2.- Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para *H. syriacum* en dolomías, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y verano.

En el caso de *J. pinnata*, los valores de fluorescencia, atendiendo a los valores Fv/Fm, son muy parecido a los de *H. syriacum*, presentando un patrón similar tanto en primavera como en verano y en ambos tipos de suelo, dándose los valores más altos al amanecer y al anochecer. Se encontraron diferencias significativas también entre los valores del mediodía y los del amanecer y anochecer, con mayores diferencias que en el caso de *H. syriacum*, siendo también menos contrastadas en primavera que en verano (Fig. 5.2.3) y (Fig. 5.2.4). En este caso, los valores del amanecer y anochecer son más bajos que en el caso de *H. syriacum*, sobre todo en verano, aunque dentro de los valores que podrían considerarse normales. No se aprecian diferencias significativas entre sustratos en ningún caso.

Fv/Fm	<i>Jurinea pinnata</i>			
	Primavera		Verano	
	Yesos	Dolomías	Yesos	Dolomías
Amanecer	0,7878	0,7879	0,7732	0,7680
Mediodía	0,6808	0,6985	0,4990	0,5447
Anochecer	0,7739	0,7757	0,7250	0,7494

Tabla. 5.2.2- Resumen de los valores de Fv/Fm para *J. pinata* en dolomías y en yeso, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y en verano. Los números en rojo indican diferencias significativas entre los valores medios.

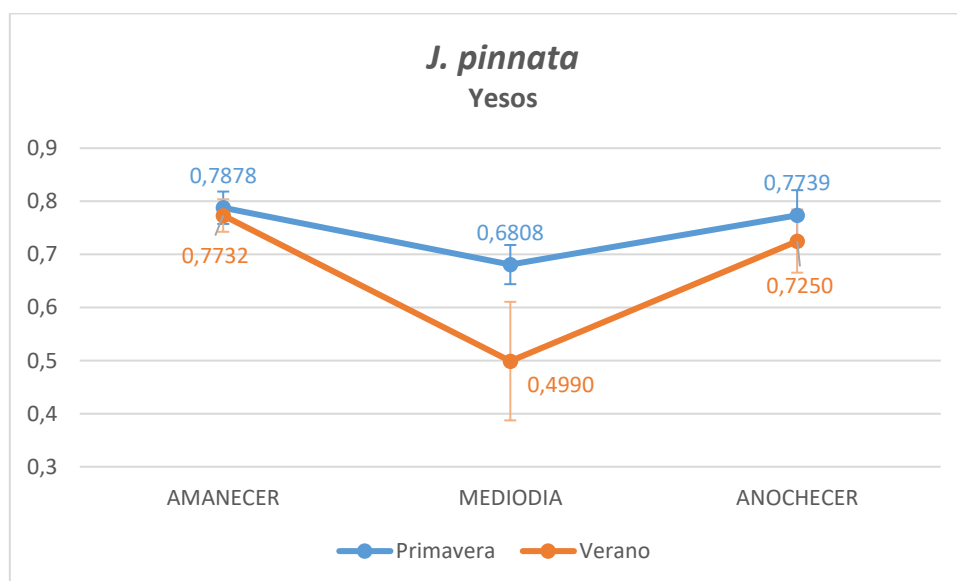


Figura.5.2.3.-Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para *J. pinnata* en yesos, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y verano.

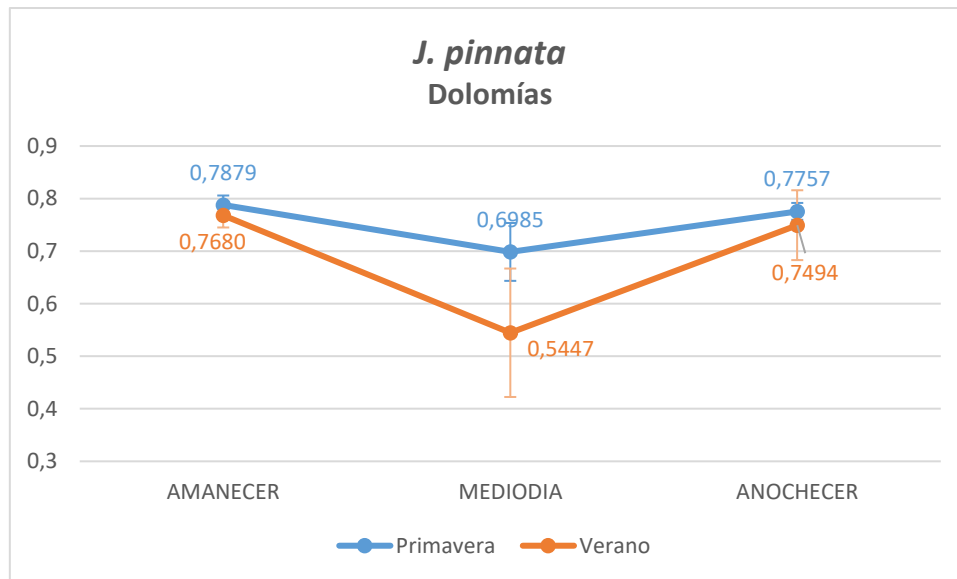


Figura.5.2.4.-Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para *J. pinnata* en dolomías, durante el amanecer, mediodía y anochecer en primavera y verano.

Como podemos observar en los resultados, para amanecer y mediodía en las dos especies y en ambos sustratos, los valores de Fv/Fm oscilan entre 0,75 y 0,85 (Tab. 5.2.1) y (Tab. 5.2.2) por lo que se pueden considerar normales ([Baker, 2008](#); [González Moreno et al., 2008](#); [Brestic and Zivcak, 2013](#)). De hecho, se recuperan valores mayores que 0,8 durante la noche. En casi todos los casos la recuperación ocurre antes en dolomías que en yesos, sin embargo, en *H. syriacum* parece que esa recuperación ocurre antes en el yeso que en dolomías, en primavera. Si no se recuperaran los valores próximos a 0,8 eso indicaría daños permanentes, sobre todo, en el Fotosistema II, pero aunque en verano la situación es crítica, no existen daños permanentes, en este caso.

También se puede observar, aunque no existen diferencias significativas, que los valores en *J. pinnata* durante el mediodía son más bajos que en *H. syriacum* (Tab. 5.2.1) y (Tab. 5.2.2), sobre todo en yeso, en verano. Esto podría indicar que *J. pinnata* sufre más estrés que *H. syriacum* aunque, como se ha comentado, en ambos casos se recuperan los valores normales.

Por otra parte, calculando los valores medios de los resultados obtenidos en ambas plantas para la relación de Fv/Fm, en ambos sustratos, se obtienen los valores medios en relación con la estación de medida, primavera y verano (Fig. 5.2.5) y (Fig. 5.2.6). Como se ha mencionado anteriormente, destaca el hecho de que la diferencia más alta se produce al mediodía en la temporada estival en ambas especies siendo más alta en *J. pinnata* que en *H. syriacum*, lo que podría indicar que, la primera, presentaría una menor resistencia frente a las condiciones ambientales de los sustratos estudiados

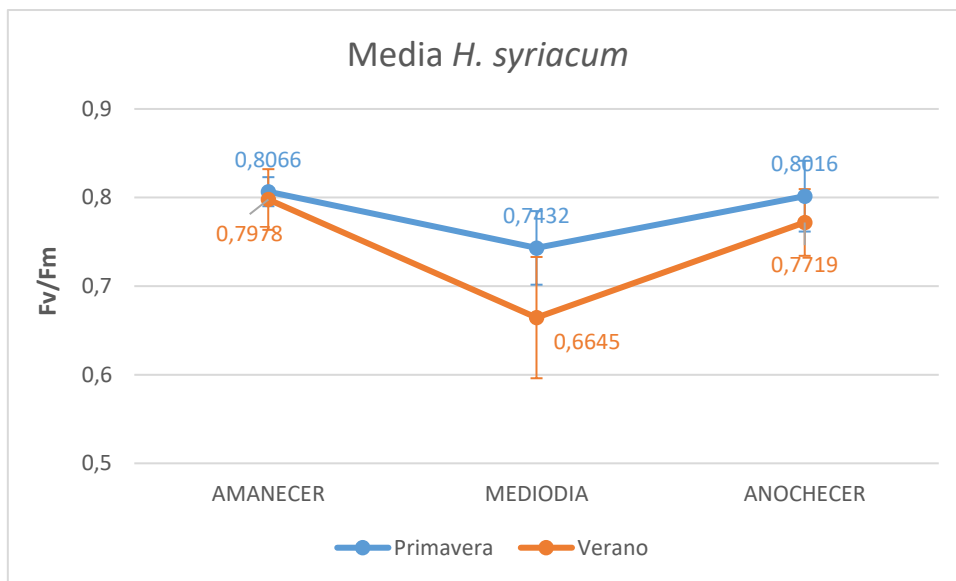


Figura.5.2.5.-Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para la media de *H. syriacum* en ambos suelos en primavera y verano, durante el amanecer, mediodía y anochecer.

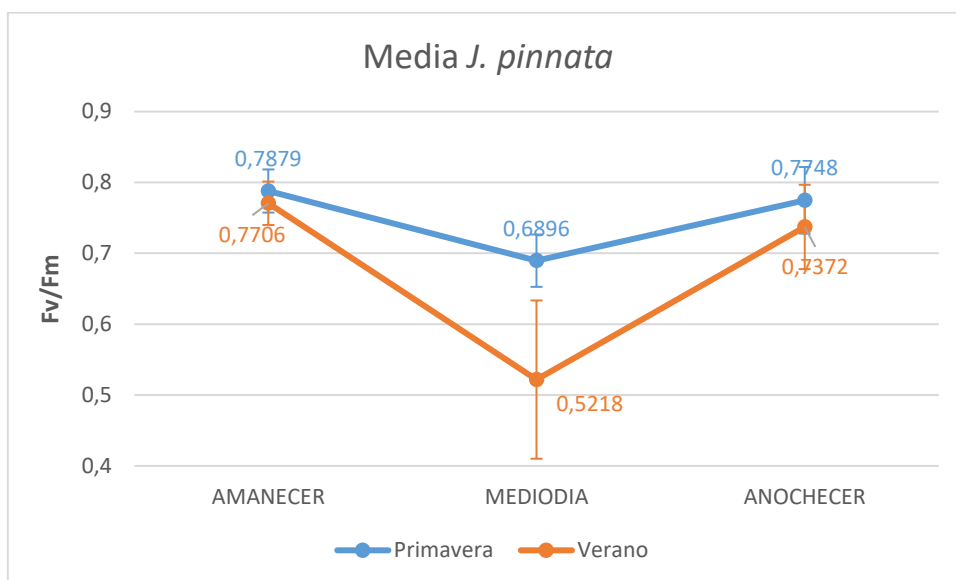


Figura.5.2.6.-Valores de Fv/Fm, con sus respectivas desviaciones estándar, para la media de *J. pinnata* en ambos suelos en primavera y verano, durante el amanecer, mediodía y anochecer.

Por otro lado, se ha tenido en cuenta el valor de qL , o coeficiente de apagado fotoquímico (proporción de centros activos oxidados, cuyo valor máximo es 1), expresado como $1-qL$, que indicaría la proporción de centros primarios que todavía son capaces de aceptar electrones. Valores de $1-qL=0$ indican que todos los centros están abiertos (oxidados); los valores más próximos a 1 indicarían, mayor capacidad de apagado fotoquímico, mientras que los valores más bajos de esta relación, por el contrario, serían la consecuencia del cierre de los centros de reacción, debido a una saturación lumínica o a una inhibición del transporte electrónico de la fotosíntesis por lo que aumentarían los valores de los parámetros de apagado no fotoquímico como la disipación de energía en forma de calor o la fluorescencia, indicando posibles daños en el aparato fotosintético que afectarían,

sobre todo, al PSII, el más sensible a situaciones de estrés ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [González Moreno et al., 2008](#)).

En la tabla para *H. syriacum* (Tab. 5.2.3), se muestran los valores de este parámetro en primavera y verano, en los dos sustratos estudiados. Al igual que para Fv/Fm, hay diferencias significativas para los valores de 1-qL entre la medida del mediodía y las del amanecer y anochecer, pero no entre estas dos últimas, tanto en primavera como en verano. No hay diferencias significativas entre sustratos en ningún caso. Los valores del amanecer y anochecer son cero en todos los casos debido a que las medidas eran tomadas en plantas adaptadas a oscuridad.

1-qL <i>H. syriacum</i>	Primavera		Verano	
	Yesos	Dolomías	Yesos	Dolomías
Amanecer	0	0	0	0
Mediodía	0,77	0,7482	0,55320	0,59385
Anochecer	0	0	0	0

Tabla.5.2.3.-Tabla de los valores de 1-qL para la media de *H. syriacum* en ambos suelos en primavera y verano, durante el amanecer, mediodía y anochecer. Los números en rojo indican diferencias significativas entre los valores medios.

Este patrón se repite para *J. pinnata*, con distintos valores pero con la misma relación entre las medidas realizadas, ya que para los valores de 1-qL de *J. pinnata* (Tab. 5.2.4) existen diferencias significativas entre las medidas del mediodía y las del amanecer y anochecer, tanto en primavera como en verano, pero no entre estas dos últimas, Tampoco se obtuvieron diferencias significativas entre sustratos.

1-qL <i>J. pinnata</i>	Primavera		Verano	
	Yesos	Dolomías	Yesos	Dolomías
Amanecer	0	0	0	0
Mediodía	0,68963	0,74718	0,56733	0,68875
Anochecer	0	0	0	0

Tabla.5.2.4.-Tabla de los valores de 1-qL para la media de *J. pinnata* en ambos suelos en primavera y verano, durante el amanecer, mediodía y anochecer. Los números en rojo indican diferencias significativas entre los valores medios.

Al considerar los valores de 1-qL como indicativos de apagado fotoquímico, como ya se ha comentado, los valores de este parámetro servirían para determinar la eficiencia para eliminar electrones de los aceptores de la quinona del PSII, lo que estaría directamente relacionado con la velocidad a la que se consumen los productos del transporte electrónico de la fotosíntesis (NADPH y ATP) y, por tanto, de la eficiencia fotosintética y de la fijación de CO₂ ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [González Moreno et al., 2008](#)).

Por tanto, respecto a los valores 1-qL, se observa que los valores en primavera son más altos que en verano (Tab. 5.2.3) y (Tab. 5.2.4), lo que indicaría predominio de los procesos de apagado fotoquímico de la fluorescencia, con efecto fotoprotector, es decir, la energía se utilizaría, en su mayor parte, para asimilar CO₂; por el contrario, los valores más bajos durante el verano indicarían mayor proporción de apagado no fotoquímico (emisión de calor y fluorescencia) ([Maxwell and Johnson, 2000](#); [González Moreno et al., 2008](#)). Pese a que los valores de temperatura y de PAR son similares en primavera y verano, el cambio estacional implica un aumento de las horas de exposición a estos

factores, lo que podría explicar la diferencia de resultados encontrados entre las dos estaciones.

Por último, se puede observar que las medidas de los parámetros de la fluorescencia de la clorofila, realizadas en plantas previamente adaptadas a la oscuridad, que se han utilizado en este trabajo (F_v/F_m , $1-qL$) han demostrado ser útiles en plantas silvestres, como *H. syriacum* y *J. pinnata*, para el seguimiento de su estado fisiológico y de sus respuestas frente a situaciones de estrés, habiéndose encontrado diferencias significativas entre primavera y verano para ambas especies.

6. Conclusiones

Con respecto a los objetivos planteados, se pueden indicar las siguientes conclusiones:

1. Los análisis ionómicos llevados a cabo mostraron diferencias significativas en la composición mineral de las dos especies estudiadas cuando se compararon los individuos que crecían en dolomías con los de yesos. Aunque estas diferencias se dieron para varios elementos, el Ca, S y Mg fueron los que mejor evidenciaron las diferencias, especialmente en las hojas. Como conclusión general del estudio estequiométrico se puede decir que ambas especies mostraron adaptaciones a los dos tipos de sustrato, de manera que puede afirmarse que se trata de especies aptas para ser empleadas en la restauración de estos hábitats, explotados por la minería y considerados como prioritarios por la Directiva Hábitats de la UE.
2. Los análisis llevados a cabo sobre la composición mineral de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* muestran que ninguna de las dos especies tiene adaptaciones nutricionales que permitan considerarlas como plantas especialistas de estos tipos de sustratos, dolomías y yesos. Sin embargo, su capacidad para incrementar sus contenidos en Ca y S, especialmente en el caso del yeso, o Mg en las dolomías, demuestra una gran capacidad, por parte de estas especies, para asumir los desequilibrios edáficos de estos suelos. Desde este punto de vista, parecen responder a la estrategia “indicadora”, i.e., sin ser plantas acumuladoras sí que responden a la discordancia que presentan en su composición geoquímica ambos tipos de suelos, de manera que a partir de la composición mineral de las hojas, especialmente, puede inferirse el tipo de sustrato en el que crecen. Por otra parte, la determinación de los niveles de N y P podría ser de utilidad a la hora de abordar posibles deficiencias en macronutrientes del suelo en el caso de llevar a cabo restauraciones y, a partir de ellas, sugerir intervenciones de abonado o fertilización del suelo.
3. Por lo que respecta a los resultados de la fluorescencia de la clorofila, es evidente que ambas especies pasan por un periodo crítico en verano, en el que el nivel de estrés es máximo hacia el mediodía. Sin embargo, ninguna de las dos especies sufrió daños crónicos durante esta época del año. No obstante, en el caso de que se empleen para llevar a cabo restauraciones ecológicas de estos hábitats, debe tenerse muy presente este periodo del año a la hora de llevar a cabo plantaciones. En la práctica, aunque no disponemos de resultados experimentales, convendría llevar a cabo las plantaciones inmediatamente después del periodo estival y

probablemente implementar riegos de apoyo. Sobre todo durante el primer verano, tras la restauración, convendría hacer seguimiento de las plantas para ver si requieren de estos riegos de apoyo.

- Esta investigación ha puesto de manifiesto que hay dos factores de estrés capitales a la hora de entender los ecosistemas de yeso y dolomías. El primero tiene que ver con el estrés nutricional. Del estudio de *Helianthemum syriacum* y *Jurinea pinnata* llevado a cabo se puede concluir que las especies que se utilicen en la restauración de estos ambientes deben ser capaces de hacer frente a bajos contenidos en N y P, además de mostrar cierta capacidad para asimilar Ca y S. Junto a estos elementos, el Mg también parece clave. De acuerdo con esta investigación, podrían ser plantas útiles para la restauración de estos hábitats, especies de la familia leguminosas (por su capacidad para fijar N), crucíferas (por ser ricas en metabolitos que incorporan el S, especialmente en el caso del yeso) y algunas de la familia cistáceas (a la que pertenece el género *Helianthemum*) y asteráceas (a la que pertenece *Jurinea*). En todos los casos se sugiere buscar, en la bibliografía y bases de datos biológicas, indicaciones sobre qué especies de estas familias son habituales sobre yesos y dolomías. Esas fuentes de información están reflejadas en esta memoria y han sido de gran ayuda a la hora de redactarla.

7. Referencias

- Aedo C, Medina L, Fernández-Albert M. 2013.** Species richness and endemism in the Spanish vascular flora. *Nordic Journal of Botany* 30: 001–011.
- Anónimo. 1992.** Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y la flora silvestres.
- Allison JR, Stevens TE. 2001.** Vascular flora of Ketona dolomite outcrops in Bibb County, Alabama. *Castanea* 66: 154–205.
- Ater M, Lefèbvre C, Gruber W, Meerts P. 2000.** A phytogeographical survey of ultramafic and adjacent normal soils in North Morocco. *Plant Soil* 218:127–135.
- Baker NR. 2008.** Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu Rev Plant Biol.*
- Blanca G. 1993.** Origen de la flora de Andalucía. In: Valdés Bermejo, E. (Eds.), *Introducción a la flora de Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla:19-35.
- Bolukbasi A, Kurt L, Palacio S. 2015.** Unravelling the mechanisms for plant survival on gypsum soils: an analysis of the chemical composition of gypsum plants from Turkey. *Plant Biology ISSN: 1435-8603*.
- Brady KU, Kruckeberg AR, Bradshaw JHD. 2005.** Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 243–266.
- Brestic M, Zivcak M. 2013.** PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: protocols and applications. In: *Molecular Stress Physiology of Plants (pp. 87-131)*. Springer India.
- Brinson MM. 1990.** Riverine forests. In: Lugo AE, Brinson MM & Brown S (Eds). *Forested Wetlands, Volume 15 (pp 87-141)*. Elsevier, New York, NY
- Brinson MM. 1993.** Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands* 13: 65-7.
- Brooks RR. 1987.** Serpentine and its vegetation. *Dioscorides Press, Portland, A multidisciplinary approach*.

- Brown, JC. 1978.** Mechanism of iron uptake by plants. *Plant Cell Environ* 1: 249-257.
- Castroviejo, S. (coord. gen.). 1986-2012.** Flora iberica 1-8, 10-15, 17-18, 21. *Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.*
- Cerrillo MI, Dana ED, Castro H, Rodriguez-Tamayo ML, Mota JF. 2002.** Selection of priority areas for the conservation of gypsophilous flora in southeast Iberian Peninsula. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 395–408.
- Cseresnyés I, Csontos P, Bózsing E. 2006.** Stand age influence on litter mass of *Pinus nigra* plantations on dolomite hills in Hungary. *Canadian Journal of Botany* 84: 363–370.
- Damschen EI, Harrison S, Ackerly DD, Fernandez-Going BM, Anacker BL. 2012.** Endemic plant communities on special soils: early victims or hardy survivors of climate change? *Journal of Ecology* 100: 1122–1130.
- Datnoff LE, Elmer WH, Huber DM. 2007.** Mineral nutrition and plant disease. *American Phytopathological Society.*
- Davis SD, Droop SJM, Gregerson P, Henso L, Leon CJ, Villa-Lobos JL... Zantovska J. 1986.** Plants in Danger: What do We Know? *UNEP-WCMC, Cambridge.*
- Delgado-Baquerizo M, Covelo F, Maestre FT, Gallardo A. 2013.** Biological soil crusts affect smallscale spatial patterns of inorganic N in a semiarid Mediterranean steppe. *Journal of Arid Environments* 91: 147–150.
- Denaeyer-De Smet S. 1970.** Note on the chemical composition of salts secreted by various gypsohalophytic species of Spain. *B Soc Bot Belg* 103:273–278.
- Doerge SJ. 2003.** The Role of Natural Calcium Oxalate Crystals in Plant Defense Against Chewing Insects. *Inquiry: The University of Arkansas Undergraduate Research Journal*: Vol. 4 , Article 15.
- Dobolyi K. 2002.** Studies of vegetation dynamics on the rock grassland Csíki-Hegyek (Budaörs, Hungary). *Studia Botanica Hungarica* 33: 83–89.
- Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet S. 1966.** Accumulation du soufre dans quelques espèces gypsophiles d'Espagne. *B Soc Bot Belg* 99:263–269.
- Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet S. 1968.** Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du Bassin de l'Ebre. *B Soc Bot Belg* 101:279–291.
- Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet S. 1973.** Considérations sur l'écologie de la nutrition minerale des tapis vegetaux naturels. *Oecologia Plantarum* 8: 219–246.
- European Community. 1992.** Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora. *Brussels, Belgium: European Community.*
- Escudero A, Somolinos RC, Olano JM, Rubio A. 1999.** Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology*, 87: 290–302.
- Escudero A, Iriando JM, Olano JM, Rubio A, Somolinos RC. 2000.** Factors affecting establishment of a Gypsophyte: the case of *Lepidium subulatum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 87: 861– 871.
- Escudero A, Palacio S, Maestre FT, Luzuriaga AL. 2014.** Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews*: 000-000.
- Gankin R, Major J. 1964.** *Arctostaphylos myrtifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* 45: 792–808.
- Gómez-Campo C. 1987.** Libro rojo de especies vegetales amenazadas de España peninsular e Islas Baleares. *Madrid, ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.*

- González Moreno SG, Vela HP, Álvarez MOS. 2008.** La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4): 119-129.
- Guerrero-Campo J, Alberto F, Maestro-Martínez M, Hodgson J, Montserrat Martí G. 1999.** Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. II. Effects of ion washing on topographic distribution of vegetation. *Journal of Arid Environments*, 41, 411–419.
- Hansatech Instruments Ltd. 1996.** An Introduction to Fluorescence Measurements with the Plant Efficiency Analyser (PEA). *Pentney, Norfolk, England: Hansatech.*
- Hinsinger P. 2001.** Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237: 173–195.
- Hodgson J, Montserrat-Martí G, Alberto F, García-Ruiz JM, Guerrero J, Colasanti R. 1994.** A comparison of the functional characteristics of plants from sedimenting and eroded areas with particular reference to the gypsum hills of the Ebro Depression. In *Geomorfología en España* (eds J. Arnáez, J. M. García-Ruiz and A. Gómez-Villar), pp. 39–251. *Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.*
- Johnston IM. 1941.** Gypsophily among Mexican desert plants. *Journal of the Arnold Arboretum*, 22: 145–170.
- Kanter U, Hauser A, Michalke B, Dräxl S, Schäffner AR. 2010.** Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects. *Journal of Experimental Botany*, Volume 61, Issue 14: 3995–4009.
- Kautsky H, Appel W, Amann H. 1960.** Chlorophyllfluorescenz und kohlenassaassimilation. *Biochemische Zeitschrift* 322, plants
- Kruckeberg AR, Walker RB, Whittaker RH. 1954.** The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35: 258–288.
- Kruckeberg AR. 2006.** Introduction to California soils and plants. *University of California Press, Berkeley.*
- Malavolta E, Vitti GC, Oliveira SA. 1997.** Assessment of Nutritional Status of Plants: Principles and Applications. *2nd Edition, POTAFOS, Piracicaba.*
- Malavolta E, Moraes MF. 2005.** Orelha de rato. Informe Laboratorio de Nutrição Mineral de Plantas, CENA –USP. *Piracicaba, Brasil. 2 p.*
- Marschner P. 2012.** Marschner’s mineral nutrition of higher plants. *Elsevier.*
- Martínez-Nieto MI, Segarra-Moragues JG, Merlo E, Martínez-Hernández F, Mota JF. 2013.** Genetic diversity, genetic structure and phylogeography of the Iberian endemic *Gypsophila struthium* (Caryophyllaceae) as revealed by AFLP and plastid DNA sequences: connecting habitat fragmentation and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 654–675.
- Maxwell K, Johnson GN. 2000.** Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, Volume 51, 345: 659–668.
- Medina-Cazorla JM, Pérez-García FJ, Garrido-Becerra JA, Martínez-Hernández F, Mendoza A, Pérez Latorre AV, Mota JF. 2005.** Riqueza y rareza florísticas en los afloramientos dolomíticos de las Cordilleras Béticas (sur de España): ensayo preliminar. *Acta Botanica Malacitana*, 30: 111-127.
- Medina-Cazorla JM, Pérez-García FJ, Garrido-Becerra JA, Martínez-Hernández F, Mendoza A, Romera MC... Mota JF. 2007.** Análisis biogeográfico de la flora de dolomías de Andalucía: Ensayo preliminar.

- Medina-Cazorla JM, Garrido-Becerra JA, Fernández AM, Pérez-García FJ, Salmerón-Sánchez E, Gil C, Mota JF. 2010a.** Biogeography of the Baetic ranges (SE Spain): a historical approach using cluster and parsimony analyses of endemic dolomitophytes. *Plant Biosystems* 144: 111–120.
- Medina-Cazorla JM, Gil de Carrasco C, Merlo ME, Martínez-Hernández F, Garrido-Becerra JA, Salmerón E, Mendoza AJ... Mota JF. 2010b.** The dolomite shrublands of the *Convolvuletalia boissieri* order and their preservation by means of the Habitats Directive. *Acta Botanica Gallica*.
- Merlo ME, Cabello J, Márquez MM, Alemán M. 1997.** On the germination of plants in gypsum soils in relation to the medium calcium content. In *Island High Mountain Vegetation Biodiversity, Bioclimate and conservation* (ed. W. WILDPRET): 195-206.
- Merlo ME, Mota JF, Alemán MM, Cabello J. 1998.** La gipsofilia en plantas: un apasionante edafismo. *Investigación y Gestión* 3:103-112.
- Merlo ME, Jiménez M, Mota JF, Rodríguez M. 2001.** Recapitulación sobre el comportamiento biogeoquímico de algunos gipsófitos y halófitos ibéricos. *Monografías Flora Vegetación Bética* 12:97–106.
- Merlo ME, Garrido-Becerra JA, Mota JF, Salmerón-Sánchez E, Martínez-Hernández F, Mendoza-Fernández A, Pérez-García FJ. 2019.** Threshold ionic contents for defining the nutritional strategies of gypsophile flora Ecological Indicators Volume 97: 247-259.
- Meyer SE. 1986.** The ecology of gypsophile endemism in the Eastern Mojave desert. *Ecology*, 67: 1303–1313.
- Meyer SE, García-Moya E. 1989.** Plant community patterns and soil moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 16: 147–155.
- Montero JL, González JL. 1974.** Diagramas bioclimáticos. *Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza*.
- Montero JL, González JL. 1983.** Diagramas bioclimáticos. *Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza*.
- Mota JF. 1990.** Estudio fitosociológico de las altas montañas calcáreas de Andalucía (Provincia corológica Bética). Ph.D. Thesis, Universidad de Granada, Granada.
- Mota JF, Valle F, Cabello J. 1993.** Dolomitic vegetation of south Spain. *Vegetatio* 109: 29–45.
- Mota JF, Merlo ME, Rodríguez-Tamayo ML, Peñas J, Pérez FJ, Dana E. 1998.** Examen de la vegetación de los aljezares ibéricos con especial atención a la provincia de Almería. *Inv Gest* 3:142–158
- Mota JF, Sola AJ, Dana ED. 2003.** Plant succession in abandoned gypsum quarries in SE Spain. *Phytocoenologia*, 33: 13–28.
- Mota JF, Merlo ME, Pérez-García FJ, Garrido-Becerra JA, Martínez-Hernández F, Sánchez-Gómez P... Gil de Carrasco C. 2007.** Plants growing on unusual substrates: the edaphism. Notes from the antipodes (Iberian Peninsula). In: Van Lessen RA, ed. *New Zealand: new home, new habitat! New ideas? Book of Abstracts*. Palmerston North: Massey University, 165.
- Mota JF, Medina-Cazorla JM, Navarro FB, Pérez-García FJ, Pérez-Latorre A, Sánchez-Gómez P... Merlo ME. 2008.** Dolomite flora of the Baetic ranges glades (south Spain): a review. *Flora* 203: 359–375.
- Mota JF, Sánchez-Gómez P, Guirado JS. 2011.** Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. *ADIF- Mediterráneo Asesores Consultores, Almería*.

- Mota JF, Garrido-Becerra JA, Merlo ME, Medina-Cazorla JM, Sánchez-Gómez P. 2017.** The edaphism: gypsum, dolomite and serpentine flora and vegetation. *In The Vegetation of the Iberian Peninsula. Springer: 277-354.*
- O'Dell RE, James JJ, Richards JH. 2006.** Congeneric serpentine and nonserpentine shrubs differ more in leaf Ca:Mg than in tolerance of low N, low P, or heavy metals. *Plant Soil 280:49–64.*
- Palacio S, Escudero A, Montserrat-Martí G, Maestro M, Milla R, Albert A. 2007a.** Plants living on gypsum: beyond the specialist model. *Annals of Botany 99, 333–343.*
- Palacio, S, Maestro M, Montserrat-Martí G. 2007b.** Relationship between shoot rooting and root-sprouting abilities and the carbohydrate and nitrogen reserves of Mediterranean dwarf shrubs. *Annals of Botany 100: 865–874.*
- Parsons RF. 1976.** Gypsophily in plants. A review. *American Midland Naturalist, 96, 120.*
- Pittman RN. 2011.** Oxygen gradients in the microcirculation. *Acta Physiologica 202, Issue 3: 311-322.*
- Powell AM, Turner BL. 1977.** Aspects of the plant biology of gypsum outcrops of the Chihuahuan desert. *In: Riskinn D.H. (ed.) Transactions of a Symposium on Biological Resources of the Chihuahuan desert. US Department of the Interior, National Park Service, Transactions Proceedings Series 3, Alpine, TX, USA: 315–325.*
- Queiroz TFD, Baughman C, Baughman O, Gara M, Williams N. 2012.** Species distribution modeling for conservation of rare, edaphic endemic plants in White River Valley, Nevada. *Natural Areas Journal 32: 149–158.*
- Rivas-Martínez S, Costa M. 1970.** Comunidades gipsícolas del centro de España. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles 27: 193–224.*
- Roháček K, Soukupová J, Barták M. 2008.** Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. *Plant Cell Compartments-Selected Topics. Research Signpost, India, 661(2): 41–104.*
- Salmerón-Sánchez E, Martínez-Nieto MI, Martínez-Hernández F, Garrido-Becerra JA, Mendoza-Fernández AJ, Gil de Carrasco C... Mota JF. 2014a.** Ecology, genetic diversity and phylogeography of the Iberian endemic plant *Jurinea pinnata* (Lag.) DC. (Compositae) on two special edaphic substrates: dolomite and gypsum. *Plant Soil 374:233–250.*
- Salmerón-Sánchez E, Merlo E, Medina-Cazorla JM, Pérez-García FJ, Martínez Hernández F, Garrido-Becerra JA... Mota JF. 2014b.** Variability, genetic structure and phylogeography of the dolomitophilous species *Convolvulus boissieri* (Convolvulaceae) in the Baetic ranges, inferred from AFLPs, plastid DNA and ITS sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society 176: 506–523.*
- Scheidegger AM, Sparks DL. 1996.** A critical assessment of sorption-desorption mechanisms at the soil mineral/water interface. *Soil Sci. 161: 813-831.*
- Sharkey TD. 2005.** Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell & Environment, 28: 269-277.*
- Richardson CJ, Marshall PE. 1986.** Processes controlling movement, storage, and export of phosphorus in a fen peatland. *Ecol. Monogr. 56: 279-302.*
- Römheld V, Marschner H. 1986.** Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv. Plant Nutr. 2: 155-204.*
- Römheld V. 1987.** Different strategies for iron acquisition in higher plants. *Physiol. Plantarum 70: 231-234.*

- Ruiz JM, López-Cantarero I, Rivero RM, Romero L. 2003.** Sulphur phytoaccumulation in plant species characteristic of gypsiferous soils. *Int J Phytoremediat* 5:203–210.
- Vera JA. 2004.** Geología de España. *SGE-IGME, Madrid*.
- Verheye WH, Boyadgiev TG. 1997.** Evaluating the land use potential of gypsiferous soils from field pedogenic characteristics. *Soil Use and Management*, 13, 97–103.
- Walbridge MR. 1993.** Functions and values of forested wetlands in the southern United States. *J. For.* 91: 15-19
- Walbridge MR, Lockaby BG. 1994.** Effects of forest management on biogeochemical functions in southern forested wetlands. *Wetlands* 14: 10-17.
- Wen TN, Li C, Chen CS. 1988.** Ubiquity of selenium-containing tRNA in plants. *Plant Science* 57: 185-193.
- Yuan J, Tan X, Ye S, Zhou N, Shi B. 2013.** The organic acids in root exudates of oiltea and its role in mobilization of sparingly soluble phosphate in red soil. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research* 5(11):572-577.
- Red Natura 2000** (https://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/temas/espacios-protegidos/red-natura-2000/rn_espana.aspx).