

FACTORES QUE LIMITAN A LAS COMUNIDADES DE
GRAMINEAS PERENNES EN LOS PASTOS MEDITERRANEOS DE LA
SIERRA NORTE DE SEVILLA

María José Leiva Morales

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS
C/ Tomares, 11 - 41013 Sevilla
Tel. 954 55 62 00 - Fax 954 55 62 01
E-mail: leiva@iica.us.es
Código de barras: 954-55-62-00-125-74
Bibliografía: Leiva, M. J. (1994).
Leiva Morales

TD-320



UNIVERSIDAD DE SEVILLA
FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para
que mi Tesis Doctoral FACTORES QUE AFECTAN EL
DESARROLLO DE GRANITEAS PERENNES
(MARIA JOSÉ LEIVA MORALES)
sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.

LEIVA MORALES, MS JOSÉ

Firmado:

Sevilla, a 26 de Enero de 1998

FD
R. 11734 320



FACTORES QUE LIMITAN A LAS COMUNIDADES DE GRAMINEAS PERENNES
EN LOS PASTOS MEDITERRANEOS DE LA SIERRA NORTE DE SEVILLA.

Memoria que presenta la Licenciada María
José Leiva Morales para optar al grado de
DOCTORA EN BIOLOGIA

Sevilla 27 de Diciembre de 1991.

A handwritten signature in black ink, appearing to be "M. J. Leiva Morales".

Fdo. :María José Leiva Morales.

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL Y ECOLOGIA, FACULTAD DE
BIOLOGIA, UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACTORES QUE LIMITAN A LAS COMUNIDADES DE GRAMINEAS PERENNES
EN LOS PASTOS MEDITERRANEOS DE LA SIERRA NORTE DE SEVILLA.

Memoria que presenta la Licenciada María
José Leiva Morales para optar al grado de
DOCTORA EN BIOLOGIA

Sevilla 27 de Diciembre de 1991.

DIRECTORA

Rocio Fdez Alés

Fdo. :Prof. Dra. Rocío Fernandez Alés.

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL Y ECOLOGIA, FACULTAD DE
BIOLOGIA, UNIVERSIDAD DE SEVILLA

A Manolo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Directora de esta Tesis Dra. Rocío Fernandez Alés el haberme dado la oportunidad de realizar este trabajo, haberlo dirigido excelentemente y haberme dedicado tan generosamente su siempre escaso tiempo.

A mis compañeros del equipo de pastos : Jose Manuel Laffarga, Isabel Roldán, Inmaculada Fernandez y Fabiola Lloret, su colaboración en el campo, su ayuda cuando estuve fuera, y su compañerismo en todos los sentidos.

Al Dr. Richard Joffre sus valiosas sugerencias y comentarios sobre el trabajo durante mi estancia en el Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive / CNRS, de Montpellier, y a Louise Marie, su amistad que me hizo mucho más agradable mi estancia.

A mi hermano Juan Antonio por haber hecho todas las pruebas que le pedí y finalmente realizado los dibujos.

A todos los miembros del Departamento de Ecología, que colaboraron en los detalles más diversos y me brindaron su amistad en todo momento, y especialmente a Carmelo por los consejos técnicos.

A Mi familia, que siempre me alentó en mis decisiones pese a que supusieran tener que prescindir de mi, y muy especialmente a Manolo por su valiosa ayuda técnica, sus ánimos contínuos durante el desarrollo de la Tesis, su enorme paciencia durante la escritura, y su apoyo incondicional desde que alcanza mi memoria.

A D. Miguel Hugues, por su amabilidad al permitirme llevar a cabo este trabajo en la finca de su propiedad.

Este proyecto ha sido financiado parcialmente por la CAICYT; PR:84/1121. La Junta de Andalucía me ha concedido una beca de FPI para la realización de la Tesis.

INDICE

I - ASPECTOS PRELIMINARES Y PLANTEAMIENTO DEL TRABAJO.....	1
II - METODOLOGIA EMPLEADA.....	5
III - MATERIAL.....	6
1 - LA ZONA DE ESTUDIO.....	6
1.1 - Clima.....	6
1.2 - Suelo.....	10
1.3 - Vegetación y usos.....	13
2 - ESPECIES ELEGIDAS.....	15
2.1 - Gramíneas perennes.....	15
2.2 - Gramíneas anuales.....	16
1 - CARACTERISTICAS CLIMATICAS Y UTILIZACION DEL PASTIZAL DURANTE LOS AÑOS DE ESTUDIO.....	18
1 - PRECIPITACION.....	19
1.1 - Precipitación total y su distribución estacional.....	19
1.2 - Duración de las estaciones húmedas y secas.....	21
1.3 - Contenido de agua en el suelo durante el período otoño-invernal.....	22
2 - UTILIZACION DEL PASTIZAL.....	24

2 - CARACTERISTICAS DE LAS GRAMINEAS ANUALES Y PERENNES EN RELACION CON LOS FACTORES FISICOS DEL MEDIO.....	26
2.A - ESPECIES PERENNES.....	27
1 - METODOLOGIA.....	27
1.1 - Respuesta a la disponibilidad de agua y nutrientes en el medio.....	27
1.2 - Patrón de enraizamiento	30
1.3 - Supervivencia de las plantas en el campo a lo largo de cuatro años....	31
2 - RESULTADOS.....	33
2.1 - Respuesta a la disponibilidad de agua y nutrientes en el medio.....	33
2.1.1 - Diferencias entre especies en condiciones productivas.....	33
2.1.2 - Respuesta a los nutrientes minerales.....	33
2.1.3 - Respuesta a la humedad.....	39
2.2 - Patrón de enraizamiento.....	41
2.3 - Supervivencia de las plantas en el campo a lo largo de cuatro años.....	48
3 - DISCUSION.....	52
2.B - ESPECIES ANUALES, COMPARACION CON PERENNES.....	57
1 - METODOLOGIA.....	57
2 - RESULTADOS.....	58
3 - DISCUSION.....	65

3 - RESPUESTA A LA DEFOLIACION Y AL PASTOREO INTENSO EN ESPECIES ANUALES Y PERENNES.....	68
1 - METODOLOGIA.....	69
1.1 - Respuesta a la defoliación de las especies anuales y perennes en condiciones favorables y adversas.....	69
1.1.1 - Variables analizadas y tratamiento de los datos.....	71
1.2 - Evolución temporal de la frecuencia de las especies en el campo bajo distinta intensidad de pastoreo.....	72
1.3 - Efecto de la defoliación sobre el rebrote otoñal de perennes bajo dos tratamientos de abonado.....	73
2 - RESULTADOS.....	74
2.1 - Respuesta a la defoliación de las especies anuales y perennes en condiciones favorables y adversas.....	74
2.1.1 - Importancia relativa de los tratamientos : recursos disponibles e intensidad de defoliación.....	74
2.1.2 - Efecto de la defoliación intensa.....	82
2.1.3 - Diferencias entre especies en la respuesta a la defoliación.....	..83
2.2 - Evolución temporal de la frecuencia de las especies en el campo bajo distinta intensidad de pastoreo.....	84
2.3 - Efecto de la defoliación sobre el rebrote otoñal de perennes bajo dos tratamientos de abonado.....	85
3 - DISCUSION.....	93
4 - CAPACIDAD DE EXPANSION DE LAS POBLACIONES DE PERENNES POR RECLUTAMIENTO DE PLANTULAS.....	98
1 - METODOLOGIA.....	99

1.1 - Producción de semillas en condiciones naturales.....	99
1.2 - Producción de semillas de las especies perennes bajo abonado y bajo pastoreo continuo.....	100
1.3 - Capacidad de implantación de <i>Phalaris aquatica</i> y <i>Dactylis glomerata</i> en el pastizal de anuales.....	101
2 - RESULTADOS.....	102
2.1 - Producción de semillas de anuales y perennes en condiciones naturales.....	102
2.2 - Producción de semillas de las especies perennes bajo abonado y bajo pastoreo continuo.....	104
2.3 - Capacidad de implantación de <i>P. aquatica</i> y <i>D. glomerata</i> en el pastizal de anuales.....	106
3 - DISCUSION.....	108
5 - SINTESIS.....	112
6 - CONCLUSIONES	116
BIBLIOGRAFIA.....	120
APENDICE I.....	136
APENDICE II.....	137
APENDICE III.....	137
APENDICE IV.....	139
APENDICE V.....	140
APENDICE VI.....	141

I - ASPECTOS PRELIMINARES Y PLANTEAMIENTO DEL TRABAJO

Las gramíneas predominan en los pastizales naturales y seminaturales de todo el mundo. La forma de vida perenne es dominante en casi todas las formaciones herbáceas de las distintas zonas climáticas: las sabanas, las estepas y los pastos seminaturales de las zonas templadas y tropicales (Coupland 1980). Sin embargo, en las zonas con clima mediterráneo predominan las especies anuales, tanto en la cuenca mediterránea (Rossiter, 1966, Pignatti, 1978) como en los pastizales de California, Australia, Chile e Israel (Rossiter, op. cit, Naveh, 1967; Stoddart et al., 1975; Gulmon, 1977). La misma situación se encuentra en los pastos mediterráneos de la Península Ibérica (Rivas y Rivas 1963), entre ellos, los pastizales de las dehesas del Oeste y Suroeste Peninsular (Gonzalez y Pineda 1980; Rivas 1980; Vacher, 1984; Joffre, 1987, Ortega, 1987).

La escasez de gramíneas perennes en los pastizales mediterráneos ha dado lugar a una amplia discusión acerca de sus causas.

Algunos autores han defendido una limitación climática. La irregularidad de las precipitaciones y la duración de la estación seca en clima mediterráneo semiárido (400 a 600 mm de precipitación anual) no permitirían el mantenimiento de las especies de gramíneas perennes (Christian y Donald, 1960; Montoya, 1983; Jackson y Roy 1986). Sin embargo, esta hipótesis no explica la existencia de formaciones de gramíneas perennes en las estepas áridas mediterráneas (con *Stipa tenacissima* L. y *Lygeum spartum* I. como especies principales), donde la precipitación es muy inferior (100 a 400 mm anuales) y la estación seca más larga (Le Houerou, 1977). Además, las grandes formaciones climáticas donde predominan las gramíneas perennes se encuentran en zonas donde la irregularidad climática y las sequías prolongadas no permiten el establecimiento de vegetación leñosa, mientras que en el mediterráneo la formación climática es el bosque (Walter, 1977).

Una segunda hipótesis considera que las perturbaciones a las que secularmente se han visto sometidos los ecosistemas mediterráneos (deforestación,

sobrepastoreo, fuego, roturación etc..) han sido, y siguen siendo, las causas principales de la desaparición de las gramíneas perennes (Rossiter, 1966; Stoddart et al., 1975; Harrington, 1981; Snaydon, 1981; Hacker, 1984; Joffre et al., 1987). Uno de los aspectos que apoya esta interpretación es la desaparición de estas especies por sobrepastoreo en numerosas formaciones vegetales: la sabana seca, las formaciones saharianas y la propia vegetación semiárida arbustiva de la cuenca mediterránea (Naveh, 1955; Le Houerou, 1977; Walter, 1977; Coupland, 1980). Su disminución por intensificación del pastoreo se ha puesto de manifiesto en diferentes trabajos (Hazell, 1967; Austin et al., 1981; Persson 1984; Smart et al. 1985; Colling, 1987). Sin embargo, entre las gramíneas perennes de distintas zonas existen especies resistentes a la herbivoría que han desarrollado mecanismos compensatorios y pueden soportar fuertes presiones del ganado (McNaughton 1979, 1983; Caldwell et al., 1981; Dyer et al., 1982; Coughenour et. al., 1985.a). A pesar de que se ha encontrado un aumento de estas especies en ciertas zonas al cambiar la forma de gestión (Naveh, op.cit; Noy- Meyr et al., 1989; Joffre, 1990), esta hipótesis no explica por qué continúan siendo escasas actualmente en otras muchas zonas, pese a que se han abandonado y ha cesado el pastoreo (White, 1967; McNaughton, 1968; Bartolome y Gemmill, 1981; Jackson y Roy, 1986).

El objetivo de este trabajo es obtener evidencias que permitan dilucidar si son los factores físicos del medio o el fuerte pastoreo, las causas principales de la baja frecuencia de gramíneas perennes en los pastizales mediterráneos, centrándonos en los pastos de las dehesas de la Sierra Norte de Sevilla.

Se han planteado cuatro causas hipotéticas que no son excluyentes entre sí.

1 - Una mala adaptación al medio físico

Los trabajos que defienden una limitación impuesta por el medio se ciñen al factor hídrico : la irregularidad de las precipitaciones y la duración de la estación seca. Sin embargo, en los pastos de la Sierra Norte de Sevilla y en general en los pastizales mediterráneos de la Península Ibérica, las especies perennes se encuentran restringidas a las zonas más húmedas pero también más fértiles (Rivas y Rivas, 1963; Montoya, 1983; Vacher, 1984), condiciones que suelen ir asociadas. Por

ello nos planteamos que tanto el factor hídrico como la pobreza en nutrientes minerales pueden ser las causas de su escasa representación.

Para comprobar esta hipótesis se ha estudiado la adaptación a las condiciones físicas de dos gramíneas perennes de características contrastadas, analizando los cambios en el crecimiento y en la morfología de las plantas frente a la disponibilidad de recursos en el medio, y realizando un seguimiento de la supervivencia de plantas jóvenes en el campo a lo largo de cuatro años de climatología notablemente distinta (capítulo 2.A).

Si esta hipótesis es cierta, deberíamos esperar que aunque se encuentren diferencias entre las dos especies, deben poseer características comunes, asociadas a su "perennidad", que indiquen una mala adaptación a las restricciones de agua y nutrientes.

2 - Aunque no estén mal adaptadas al medio físico, lo están peor que las anuales, por lo que las últimas son dominantes.

Para comprobar esta hipótesis se han estudiado los cambios en el crecimiento, frente a la disponibilidad de recursos, de tres especies de gramíneas anuales de características contrastadas, y se han comparado con los resultados obtenidos con las especies perennes (capítulo 2.B).

Si esta hipótesis es cierta deberíamos esperar que, a pesar de las diferencias que pueda haber entre especies con la misma forma de vida, deben existir características inherentes a cada grupo que supongan ventajas adaptativas de anuales frente a perennes en ambientes poco productivos.

3 - Una mayor sensibilidad de las especies perennes a fuertes presiones de pastoreo

Para contrastar esta hipótesis se ha estudiado en condiciones controladas el efecto de la defoliación sobre el crecimiento y la morfología de las gramíneas anuales y perennes indicadas anteriormente. Paralelamente se ha estudiado el efecto

de fuertes presiones de pastoreo sobre la abundancia y la persistencia de las especies en el campo a lo largo de cuatro años (capítulo 3).

Si la hipótesis es cierta deberíamos esperar que las anuales presenten ciertas características comunes que indiquen mayor resistencia frente a la defoliación, y sus poblaciones se vean menos afectada por el pastoreo intenso que las poblaciones de perennes.

4 - Una baja capacidad de expansión de las especies perennes en los pastos de terófitos, que impida su reestablecimiento una vez disminuídas.

Si las especies perennes no están mal adaptadas al medio físico, pero presentan una baja capacidad de expansión en el pastizal de anuales, será muy difícil su reestablecimiento si se ven disminuídas sus poblaciones

Para contrastar esta hipótesis se ha comparado la producción de semillas en las especies anuales y perennes, y se ha estudiado la implantación de las gramíneas perennes en zonas con alta y baja densidad de especies anuales (capítulo 4).

Si la hipótesis es cierta deberíamos esperar una menor producción de semillas en las especies perennes en comparación con las anuales y / o un bajo éxito en el establecimiento de sus plántulas en las zonas dominadas por terófitos.

II - METODOLOGIA EMPLEADA

La metodología seguida en el desarrollo de este trabajo ha sido una combinación de experiencias en condiciones naturales y controladas, junto a un seguimiento de la evolución de poblaciones espontáneas en el campo.

Las experiencias en condiciones controladas se han diseñado para averiguar el efecto de distintos factores (agua, nutrientes, defoliación) sobre el crecimiento y la morfología de las plantas. A partir de los resultados obtenidos se han planteado hipótesis acerca de la capacidad de persistencia de las especies en el campo en distintas condiciones.

Estas hipótesis se han contrastado mediante la realización de determinadas experiencias controladas en el campo, y el seguimiento de poblaciones naturales durante varios años (1987 - 1991). Para relacionar la evolución de las poblaciones en el campo con las condiciones del medio se ha hecho un análisis del clima y de la actividad del ganado durante el período de estudio.

Dada la laboriosidad de los experimentos en condiciones controladas solo se han podido realizar sobre un subconjunto de especies, anuales y perennes, que se han considerado representativas. Los criterios utilizados para su elección han sido fundamentalmente dos:

- Que las especies estén bien representadas en el área de estudio y sean frecuentes en la Sierra Norte de Sevilla y en los pastizales ácidos mediterráneos de la Península Ibérica, para poder extrapolar los resultados al área más amplia posible.

- Que presenten características contrastadas dentro de cada forma de vida (anual o perenne), para evaluar si las posibles diferencias se asocian a la forma de vida o a otras cualidades presentes tanto en anuales como en perennes.

La metodología empleada en cada caso y los resultados obtenidos se describen en los capítulos siguientes.

III - MATERIAL

1 - LA ZONA DE ESTUDIO

Para la realización de las experiencias de campo se ha elegido una dehesa de la Sierra Norte de Sevilla (Sierra Morena), situada en el término municipal de Castilblanco de los Arroyos, 4 Km al S.E. de esta población (37º, 40' N; 5º,59' W). En la parte más meridional de la Sierra, presenta una topografía formada por dos elevaciones paralelas orientadas en dirección NW-SE, entre las que se extiende una zona plana. La altitud media es de 300 m. (figura 1.)

En la zona plana se ha elegido una parcela de 31 Ha., con pendiente media inferior al 10%. En ella existe un cercado de 2.500 m que está protegido del ganado.

Esta zona se ha elegido atendiendo a varias razones: es representativa dentro de la Sierra Norte de Sevilla (Vacher, 1984); en ella existen poblaciones de varias especies de gramíneas perennes con una frecuencia apreciable; y se dispone de un buen conocimiento del área, ya que existen numerosos estudios acerca del clima, el suelo, la estructura y dinámica de la vegetación etc...(Vacher, 1984; Casa de Velazquez, 1986; Joffre, 1987; Joffre et al., 1987; Ortega, 1987; Fernandez et al., 1989).

1.1 - Clima:

La zona de estudio participa de las características generales del clima de la Sierra Norte de Sevilla. De tipo mediterráneo, se caracteriza por la alternancia de un período seco en verano con altas temperaturas, y una estación lluviosa invernal con temperaturas mínimas suaves. La precipitación media anual es de 715 mm y la temperatura media anual de 16 °C.

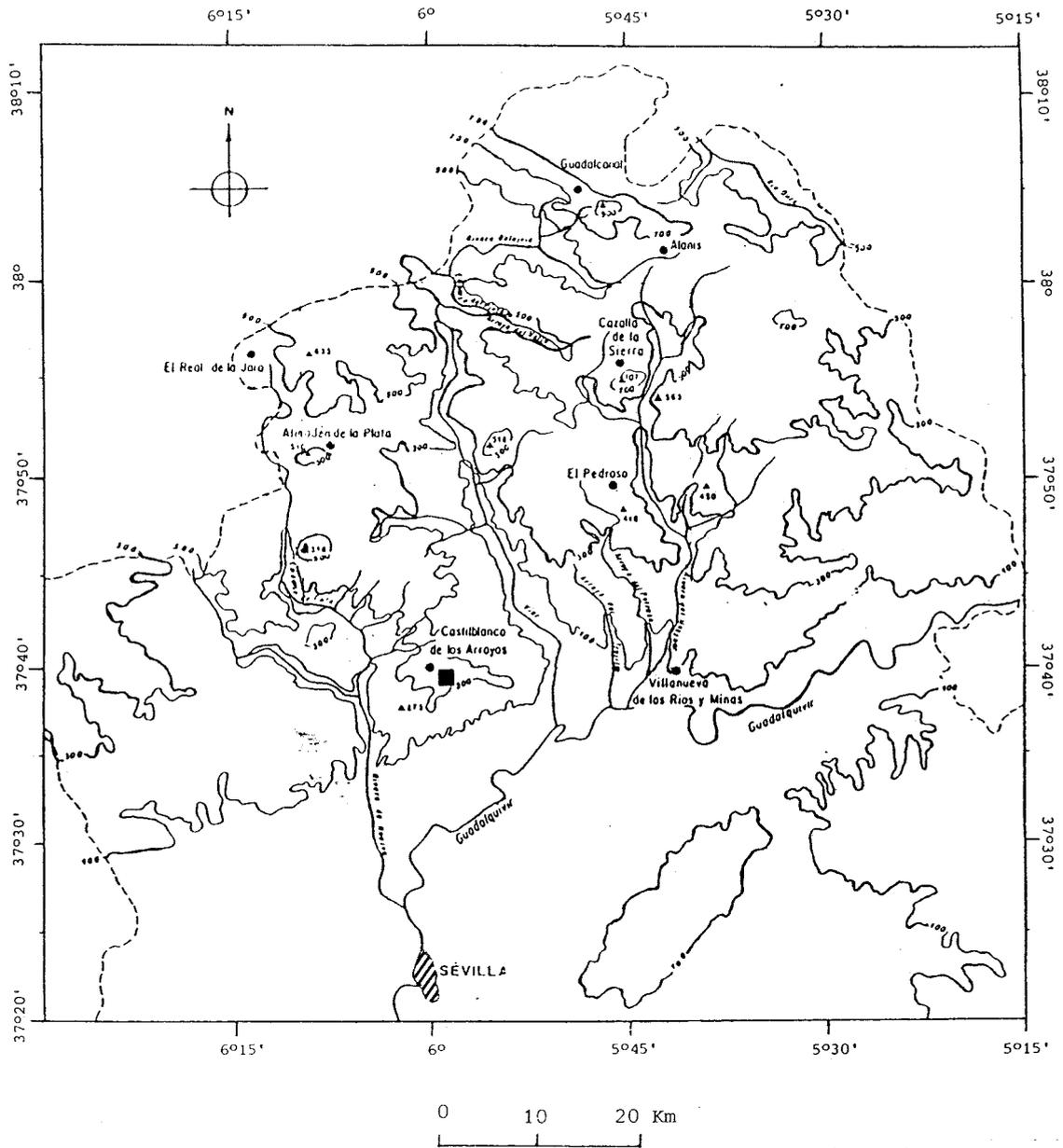


Figura 1 - topografía general de la Sierra Norte de Sevilla y localización del área de estudio : ■

Según los diagramas de Gausson (figura 2) correspondientes a las estaciones de Cala y El Pintado (extremos Norte y Sur de la Sierra) la estación seca abarca 4 meses, desde mediados de mayo hasta mediados de septiembre.

La pluviosidad total del verano (junio, julio y agosto) es inferior a 40 mm, menos del 5% de la pluviosidad anual, y con dos meses: julio y agosto, muy calurosos, con la media de las temperaturas máximas mensuales próximas o superiores a 30 °C.

La estación de las lluvias es por excelencia el invierno (diciembre, enero y febrero) con el 40% de la precipitación anual. Estos inviernos son generalmente suaves con las temperaturas mínimas medias del mes más frío (enero) por encima de 3 °C.

La primavera (marzo, abril y mayo) y el otoño (septiembre, octubre y noviembre) son igualmente lluviosos, produciéndose en cada una de estas estaciones el 30% de la precipitación anual.

De acuerdo con la clasificación de Allue (1966), el clima es de tipo mediterráneo subhúmedo con tendencia atlántica. Según la clasificación de Rivas (1980), basada en criterios de temperatura, la Sierra Norte se sitúa en una zona de transición entre el Termomediterráneo y el Mesomediterráneo.

La precipitación presenta una gran irregularidad, tanto en lo que concierne al total anual, como a la distribución a lo largo del año. Montero y Gonzalez (1974) dan un índice de irregularidad climática del 32 %, muy similar al resto del suroeste peninsular.

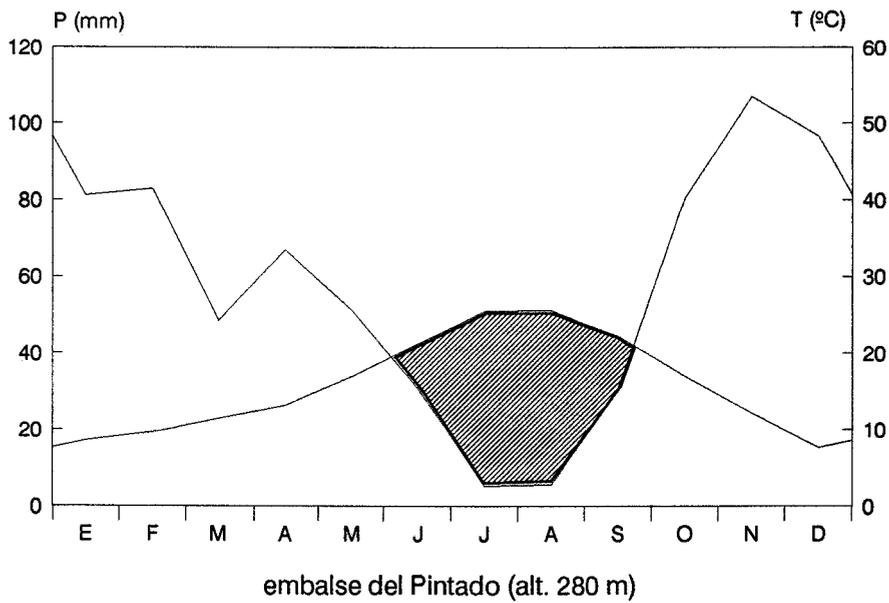
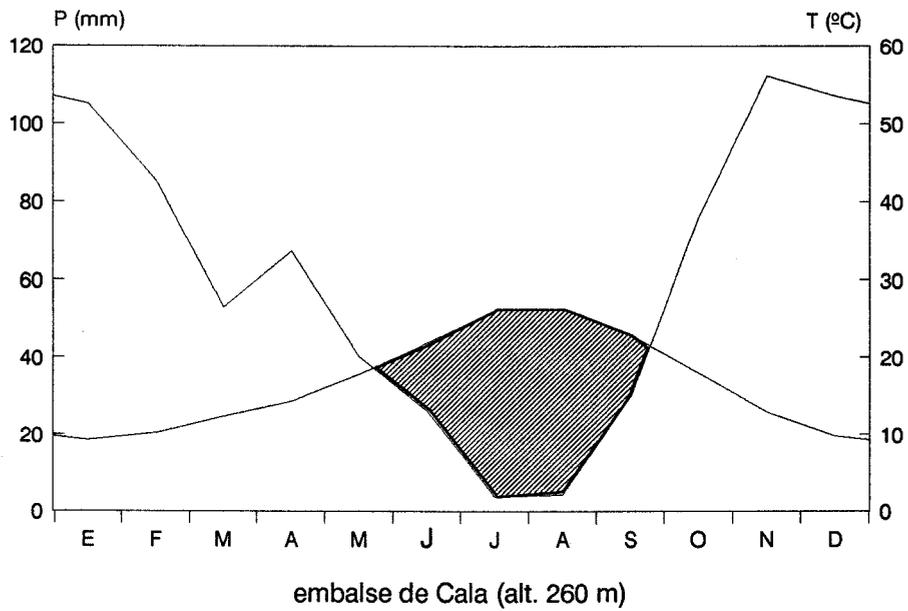


Figura 2 - Diagramas ombrotérmicos (según Gausson) de los embalses de Cala y El Pintado; precipitación y temperatura media correspondiente al período 1965 - 1990

1.2 - Suelo:

El sustrato litológico corresponde a granitos con diques básicos. El suelo es de tipo "Ochrep", presentando un espesor de 80 cm. Debajo, el material original está muy alterado. Es un antiguo suelo que se ha cubierto probablemente por depósitos de las zonas circundantes más altas. El perfil es de tipo (A, ABt, Bt, C, 2Bw, 2Br, BR, 2R).

En la tabla 1 se recogen las características físico-químicas del suelo de la zona de estudio junto a las de otros suelos representativos de la Sierra.

Los suelos tienen una textura que tiende a franca con contenidos similares en arena (58%, en los primeros 10 cm del suelo) y en elementos finos (limos + arcillas = 42%, en los primeros 10 cm del suelo). Esta textura es parecida a la que presentan otros suelos de la Sierra también sobre granitos, aunque tiene mayor contenido en arena y menor en elementos finos que los suelos sobre esquistos, a consecuencia de la naturaleza de la roca madre (Guerra et al. 1968).

El contenido en Materia Orgánica, Carbono y Nitrógeno también es similar al que se puede encontrar en otros suelos sobre granitos y algo inferior al que aparece en los suelos sobre esquistos.

El contenido en Fósforo del estrato superficial (108 ppm en los primeros 10 cm del suelo) es muy superior al que presentan otros suelos de la Sierra, mientras que los niveles de Potasio en superficie (66 ppm en los primeros 10 cm del suelo) son similares al de los suelos sobre granitos, e inferiores al de los suelos sobre esquistos.

Son suelos pobres en general, participando de las características comunes al conjunto de los suelos de las dehesas de la Sierra Norte de Sevilla.

La capacidad de retención de agua por el suelo (tabla 2) es similar a la de otros suelos sobre granitos y algo inferior a la de los suelos sobre esquistos, debido al mayor contenido en arena y menor en arcilla.

profundidad cm	GRANULOMETRIA			pH agua	MO %	C %	N %	C/N	P ₂ O ₅	
	arena %	limo %	arcilla %						Dyer ppm	K ₂ O ppm
0-10	58	29	13	6,1	1,8	1,2	1,1	11	108	66
20-40	49	29	22	7,3	0,6	0,4	0,6	6	24	56
60-80	42	28	30	7,2	0,5	0,3	0,6	5	42	75
Castilblanco (zona de estudio) [roca madre : granito]										
0-10	56	36	8	5,9	2,1	1,2	1,2	11	38	75
15-30	54	37	10	5,9	0,8	0,5	0,7	7	8	52
30-50	53	35	12	6,1	0,5	0,3	0,5	5	12	38
El Pedroso Sur [roca madre : granito]										
0-10	16	67	17	6,1	3,1	1,8	1,7	11	10	409
20-40	19	63	18	6,4	1,7	1,0	1,3	8	10	254
40-60	39	48	15	6,7	0,5	0,3	0,5	4	60	122
Cazalla [roca madre : esquisto]										
0-10	48	43	9	6,6	3,6	2,1	2,0	11	26	141
20-40	41	43	16	6,5	0,6	0,4	0,8	5	4	56
60-80	56	32	12	7,0	0,4	0,3	0,6	4	62	61
El Pedroso Oeste [roca madre : esquisto]										

Tabla 1 - Características fisicoquímicas del suelo en la zona de estudio y en otras tres dehesas representativas de la Sierra Norte de Sevilla (de Joffre, 1987)

pF	3,0	3,8	4,2
Potencial Matricial (MPa)	- 0,098	- 0,620	- 1,520
Castilblanco (zona de estudio)	0,168	0,112	0,077
El Pedroso Sur	0,157	0,118	0,102
Cazalla	0,228	0,175	0,141

Tabla 2 - Contenido de agua en los primeros 20 cm del suelo (cantidad en volumen : cm^3 de H_2O / cm^3 de suelo) a distintos potenciales matriciales, en la zona de estudio y en otras dos dehesas representativas de la Sierra Norte de Sevilla : El Pedroso Sur con suelos sobre granitos, y Cazalla, con suelos sobre esquistos (de Joffre, 1987).

	Capacidad de campo (mm)	Stock mínimo (mm)	Reserva agua (mm)
Castilblanco (zona de estudio)	352	180	172
El Pedroso Sur	372	235	137
Cazalla	381	225	156

Tabla 3 - Capacidad de campo y contenido de agua en el suelo a finales del verano (stock mínimo), en la zona de estudio y en dos dehesas representativas de la Sierra Norte de Sevilla : El Pedroso Sur (con suelos sobre granitos) y Cazalla (con suelos sobre esquistos). Reserva de agua disponible para las plantas calculada como la diferencia entre la capacidad de campo y el stock mínimo (de Joffre, 1987).

La reserva máxima de agua en el suelo (tabla 3.), (172 mm en los primeros 150 cm del perfil) es algo superior a la de otros suelos de la Sierra (137 y 176 mm en el mismo estrato en El Pedroso Sur y Cazalla, respectivamente).

La dinámica del contenido hídrico del suelo entre 1984 y 1986 (figura 3) muestra un funcionamiento contrastado entre los horizontes que van de 0 a 80 cm de profundidad y los horizontes inferiores. Durante los períodos húmedos, el agua se acumula preferentemente en los horizontes más altos (0 y 80 cm), que presentan el mayor contenido de humedad entre los meses de noviembre y marzo; mientras que los horizontes subyacentes están relativamente poco húmedos a lo largo de todo el año.

1.3 - Vegetación y usos :

La vegetación está constituida por un estrato arbóreo claro de encinas (40 a 50 árboles / Ha.) y un estrato herbáceo, o pastizal, de especies anuales. Por su composición florística estos pastos se pueden clasificar como mediterráneos ácidos u oligotrofos (Rivas y Rivas, 1963). Dentro de la Sierra Norte de Sevilla son característicos de zonas con un cierto contenido en humedad y nutrientes. La composición y la frecuencia de especies es variable entre años, aunque las gramíneas siempre son predominantes. Las especies más abundantes al comienzo de este estudio (primavera de 1986-87) y su frecuencia específica son: *Agrostis pourretii* Will. (6,1%), *Bromus hordeaceus* L. (23,4%), *Vulpia geniculata* (L.) Link (17,2%), *Vulpia myuros* L. C.C.Gemelin (19,6%), *Trifolium subterraneum* L. (7,6%) y *Echium plantagineum* L. (9,3%) (Fernandez, sin publicar).

Las gramíneas perennes son relativamente frecuentes estando presentes: *Phalaris aquatica* L., *Dactylis glomerata* L., *Lolium perenne* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers, *Poa bulbosa* L. y *Arrhenatherum album* (Vahl) W.D.

La zona no ha sido labrada ni abonada en los últimos 20 años. Los pastos son aprovechados por ganado vacuno en régimen extensivo y ganado porcino durante la montanera.

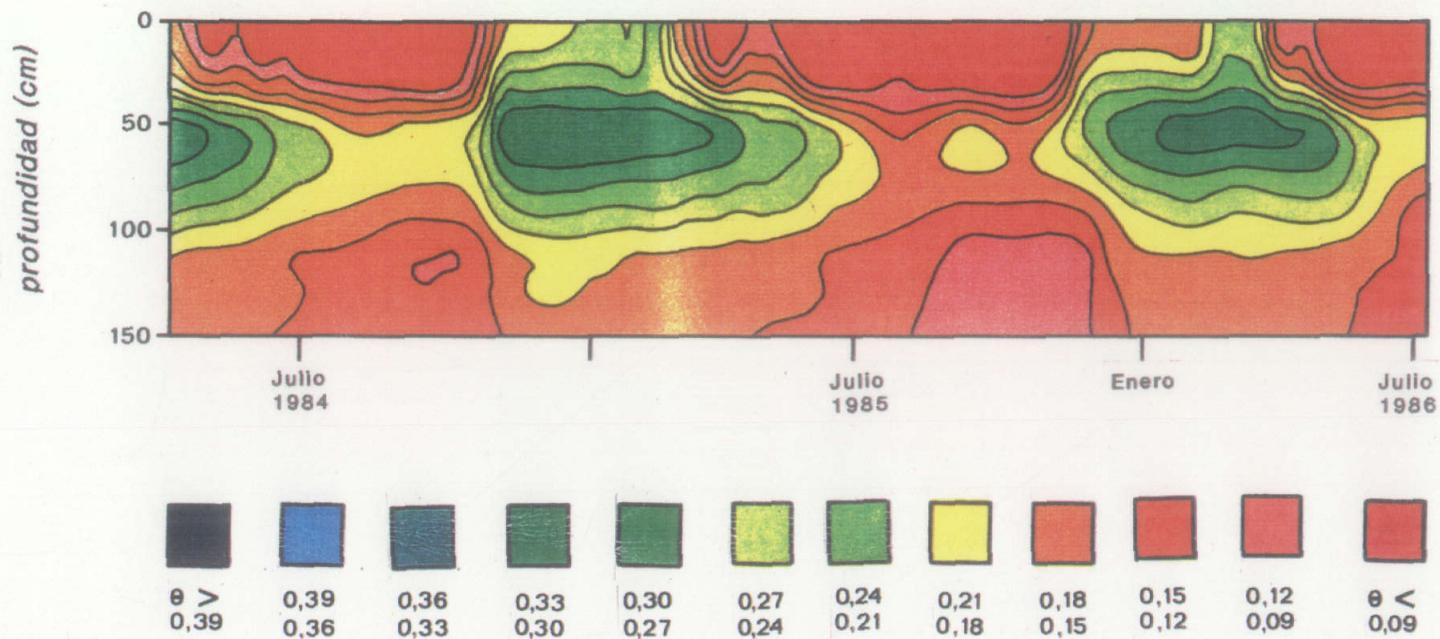


Figura 3 - Curvas de isocontenidos en agua del suelo entre 0 y 150 cm de profundidad, en la zona de estudio (Castilblanco), durante el período : abril 1984 - julio 1986. Θ = contenido de humedad: cm^3 de H_2O : cm^3 de suelo (Joffre, 1987).

2 - ESPECIES ELEGIDAS

La representatividad de las distintas especies se ha evaluado a partir de numerosos estudios realizados en la Sierra Norte de Sevilla (Vacher, 1983; Joffre, 1987; Ortega, 1987) que describen la composición florística y frecuencia de las especies en las distintas zonas; la Flora de Andalucía Occidental (Valdés et al., 1987) en la que se hace referencia a la abundancia de cada especie en la región; y la descripción de los pastizales mediterráneos de la Península Ibérica (Rivas y Rivas, 1963).

2.1 - Gramíneas perennes

Se han elegido dos especies que difieren en su morfología y tipo de crecimiento, así como en sus hábitats preferidos: *Phalaris aquatica* L. y *Dactylis glomerata* L. La morfología de las gramíneas perennes ha sido relacionada en numerosos trabajos con determinadas características ecológicas y agronómicas (Coupland, 1980; Grime, 1982; Caldwell et. al. 1983; Fenner, 1985), por lo que parece estar asociada a una tipología funcional, aunque muy pocos estudios abarcan este aspecto de forma sistemática y se sabe muy poco acerca de su patrón de funcionamiento global en relación con los distintos factores ambientales.

Dactylis glomerata L.:

Es una especie cespitosa o que forma macollas, con ahijamiento intravaginal. En la Península Ibérica es representativa de comunidades sobre suelos silíceos con pluviometría elevada (alianza *Agrostidion Castellanae* del orden *Agrostidetalia*); de comunidades de majadales sobre suelos calizos (alianza *Medicago-Brachypodium* del orden *Poetalia Bulbosae*); y de pastizales de sotobosque de la subalianza climácica *Quercion Faginea*. En Andalucía Occidental es común en todo el territorio, asociándose principalmente a taludes, bordes de caminos y sotobosques. En la Sierra Norte de Sevilla aparece en zonas con suelos profundos y pluviosidad elevada (800 mm) y se asocia a la base de los árboles. En el

área de estudio también se encuentra fundamentalmente en la base de las encinas, aunque existen algunos rodales a cielo abierto. Dentro de la zona protegida del ganado existen dos parcelas de 10 m, que fueron sembradas con esta especie en 1984 y presentan una alta densidad de individuos.

Phalaris aquatica L.

Es una especieseudorizomatosa, que forma tuberobulbos en la base de los tallos florales. Su forma de ahijamiento es extravaginal. En Andalucía Occidental es rara y se presenta en zonas cercanas a cursos de agua. En la Sierra Norte de Sevilla es característica de suelos pardo - ácidos, ricos y con alta pluviosidad. En el área de estudio está muy bien representada y forma rodales bien definidos en el seno del pastizal de anuales. En esta zona fué introducida hace más de 15 años por el ganado, a partir de cultivos adyacentes, y en la actualidad se encuentra naturalizada.

2.2 - Gramíneas anuales

Se han elegido tres especies de peso de semilla contrastado, *Bromus hordeaceus* L., *Vulpia geniculata* (L.) Link y *Agrostis pourretii* Willd, ya que el tamaño de semilla aparece como una característica diagnóstico de la estrategia ecológica de las especies anuales (Fernandez et al., 1989). Todas son de tipo cespitoso que es el que predomina entre las especies anuales más frecuentes en los pastizales de Andalucía Occidental (Valdés et al., 1987).

Agrostis pourretii Willd,

Presenta semillas pequeñas (0,03 mg) y es una de las especies de fenología más tardía, floreciendo al final de la primavera. En la Península Ibérica es representativa de los "vallicares", pastizales silicícolas que se encharcan durante el invierno (alianza Agrostidion Salmanticae del orden Agrostidetalia). En Andalucía Occidental es común en todo el territorio en prados húmedos sobre terrenos arcillosos o ácidos. En la Sierra Norte de Sevilla es característica de los pastizales de zonas pobres con humedad media que se encuentran en suelos llanos y a alturas comprendidas entre 300 y 400 m.

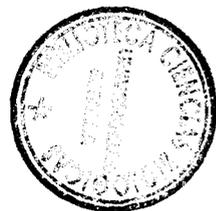
Vulpia geniculata (L.) Link,

Presenta semillas de tamaño medio (0,37 mg) y florece a mediados de primavera, coincidiendo con el pico de floración de la mayoría de las especies del pastizal. En la Península Ibérica, es representativa de pastizales silicícolas de suelos pobres, pedregosos y esqueléticos (subalianza Thero-Brachypodium siliceneum del orden Helianthemetalia). En Andalucía Occidental es muy común en los pastizales de todo el territorio.

Bromus hordeaceus L.,

Presenta semillas grandes (1,74 mg) y florece a mediados de la primavera, coincidiendo con el pico de floración de la mayoría de las especies. En la Península Ibérica es representativa de majadales silicícolas, aumentando su abundancia cuando los majadales reciben un exceso de nitrógeno (alianza Trifolium - Periballion del orden Poetalia Bulbosae). En Andalucía Occidental es una especie muy común en los pastizales de todo el territorio. En la Sierra Norte de Sevilla es característica de los pastos sobre suelos pardo - ácidos, ricos, llanos y a unas alturas comprendidas entre 300 y 400 m.

**1 - CARACTERISTICAS CLIMATICAS Y UTILIZACION DEL PASTIZAL
DURANTE LOS AÑOS DE ESTUDIO**



1 - PRECIPITACION

La precipitación en el área de estudio entre septiembre de 1987 y agosto de 1991, se recogió diariamente en un pluviómetro situado en la finca, a unos 300 m de distancia de la parcela experimental.

1.1 - Precipitación total y su distribución estacional.

En la tabla 1.1 se recogen las precipitaciones caídas en la zona de estudio y su distribución estacional durante los años agrícolas (septiembre - agosto) de 1988 (1987-1988), 1989 (1988- 1989), 1990 (1989-1990) y 1991 (1990-91). También se señala el valor medio para 54 años (1931-1984) en la estación de Cala, cercana a la zona de estudio.

El primer año fue muy lluvioso (1.454 mm), con una precipitación total superior al doble de la media. Se puede definir como "muy húmedo" según Ortega (1987), quien define los años húmedos, en la Sierra Norte de Sevilla, como aquellos con precipitaciones superiores a 1.000 mm. Tanto el otoño como el invierno y la primavera presentaron precipitaciones superiores a la media para cada período, y el verano destacó por ser mucho más lluvioso de lo habitual, con 169 mm durante el mes de junio, lo que supone un 11,6% de la precipitación total, muy superior a la distribución media de precipitaciones en verano (3,1%).

El segundo año, con 553 mm de precipitación total, se encuentra por debajo de la media. Se puede definir como un año "seco" según Ortega (op. cit.). Dicho autor define estos años como los que presentan precipitaciones comprendidas entre 400 y 700 mm. Tanto el otoño como el invierno registraron una precipitación inferior a la media, pero la primavera fue algo más lluviosa de lo habitual (245 mm frente a 185 mm de media), concentrándose en este período el 44% de la precipitación anual, cantidad muy superior a la distribución media de precipitaciones en primavera (28%).

El tercer año también fue lluvioso (1.268 mm) con una precipitación total cercana al doble de la media. Se puede definir como un año "húmedo" (Ortega, op. cit.). El otoño y el invierno presentaron precipitaciones superiores a la media para cada período. El otoño fue especialmente lluvioso con el 49,5% de la precipitación anual concentrada en los primeros tres meses del año, muy por encima de la

PRECIPITACION (mm)											
		CASTILBLANCO						(zona de estudio)		CALA	
		1987-88		1988-89		1989-90		1990-91		1931-1984	
		(%)		(%)		(%)		(%)		(%)	
SEP.		42		0		138		0		21	
OCT.		144		106		141		87		80	
NOV.		108		40		349		60		85	
otoño		294	20,2	146	26,4	628	49,5	147	25,1	186	28,7
DIC.		263		52		411		14		87	
ENE.		365		67		71		26		89	
FEB.		17		38		7		132		81	
invierno		645	44,4	157	28,4	489	38,6	172	29,4	257	39,6
MAR.		12		24		26		193		87	
ABR.		56		221		125		38		60	
MAY.		278		0		0		0		38	
primavera		346	23,8	245	44,3	151	11,9	231	39,5	185	28,0
JUN.		169		0		0		35		15	
JUL.		0		0		0		0		1	
AGO.		0		5		0		0		4	
verano		169	11,6	5	00,9	0	00,0	35	06,0	20	03,1
ANUAL		1.454		553		1.268		585		648	

Tabla 1.1 - Precipitaciones mensuales, estacionales y anuales recogidas en la zona de estudio (Castilblanco) entre 1987 y 1991 y su distribución por estaciones (en porcentaje respecto al total anual). También se indican los valores medios de las variables anteriores para 54 años en la estación de Cala (proxima a la zona de estudio).

distribución media (28,7%). En primavera, sin embargo, se registraron precipitaciones ligeramente inferiores a la media de la zona.

El cuarto año fue muy similar al segundo en cantidad y distribución de las precipitaciones. La precipitación total (585 mm) se encuentra por debajo de la media. Se puede definir como un año "seco" (Ortega, op. cit.). La precipitación otoñal se mantuvo algo por debajo de la media y la invernal bastante por debajo, pero en la primavera se registró una precipitación superior a la media, concentrándose en este período el 39,5% de la precipitación total, cantidad superior a la distribución media para la primavera (28%). El verano también fue ligeramente más húmedo de lo habitual, con 35 mm en el mes de junio.

1.2 - Duración de las estaciones húmedas y secas.

La duración del período húmedo es de gran importancia para el desarrollo de las especies perennes, ya que determina la duración de su ciclo de crecimiento (Laude, 1953).

Hemos considerado el comienzo del período húmedo cuando se producen precipitaciones diarias superiores a 5 mm en otoño y el final del mismo, y comienzo de la estación seca, cuando se producen precipitaciones diarias inferiores a 5 mm en primavera. Todas las precipitaciones inferiores a estos valores caídas durante el período seco se pierden inmediatamente por evaporación (Joffre, 1987).

El período húmedo del primer año agrícola (1988) fue el más largo de todos los estudiados. El comienzo, muy precoz, fue el día 6 de septiembre, y el final, muy tardío, el día 24 de junio. Su duración fue de 292 días.

La estación seca, muy corta, se prolongó hasta el día 15 de octubre, 112 días.

El período húmedo del segundo año agrícola (1989) fue mucho más corto, comenzando más tarde (15 de octubre) y lloviendo hasta el día 26 de abril por encima de 5 mm. Su duración fue de 194 días.

La estación seca, no muy larga, duró hasta el día 4 de septiembre, 130 días.

El período húmedo del tercer año agrícola (1990) fue más largo. Comenzó muy pronto (4 de septiembre) pero también terminó muy pronto, lloviendo hasta el 29 de abril por encima de 5 mm. Su duración fue de 238 días.

La estación seca, la más larga de todas las estudiadas, duró hasta el 15 de octubre, 169 días.

El período húmedo del cuarto año agrícola (1991) tuvo una duración similar a la del tercer año. El comienzo fue tardío (15 de octubre) y se prolongó hasta el 2 de junio. Su duración fue de 231 días.

1.3 - Contenido de agua en el suelo durante el período otoño - invernal.

Aunque no disponemos de medidas directas del contenido de agua en el suelo durante el período otoño - invierno, es de gran importancia, porque en este período se produce preferentemente el crecimiento de las raíces de las especies perennes de los pastos de la Sierra Norte de Sevilla (Leiva, 1986), y la distribución vertical de las raíces de las plantas se ve muy influida por el contenido de agua en el suelo (Fitter, 1986). A partir de las medidas realizadas por Joffre (1987) y de las precipitaciones de los años de estudio, se pueden hacer algunas estimas sobre el contenido de agua en el suelo al comienzo de las estaciones húmedas de los años estudiados.

Durante la estación húmeda la dinámica del agua en el suelo comienza con la recarga otoñal, que lleva al suelo hasta su capacidad de campo, manteniéndose en este nivel hasta final del invierno. Posteriormente el contenido hídrico decrece hasta final de la primavera (por absorción de la vegetación) y se mantiene constante durante el verano.

Se ha calculado la cantidad de agua necesaria para llevar al suelo a capacidad de campo en el otoño de 1984-85 (figura 1.1), a partir de los datos del autor antes citado. Esto se ha hecho sumando las precipitaciones diárias desde el comienzo del período de lluvias, hasta que se alcanza la capacidad de campo en todo el perfil. En total se necesitaron 280 mm de precipitación otoñal para que el suelo alcanzara la capacidad de campo en 1984- 85. Aunque esta cifra solo és estimativa, permite hacer comparaciones con los años de estudio.

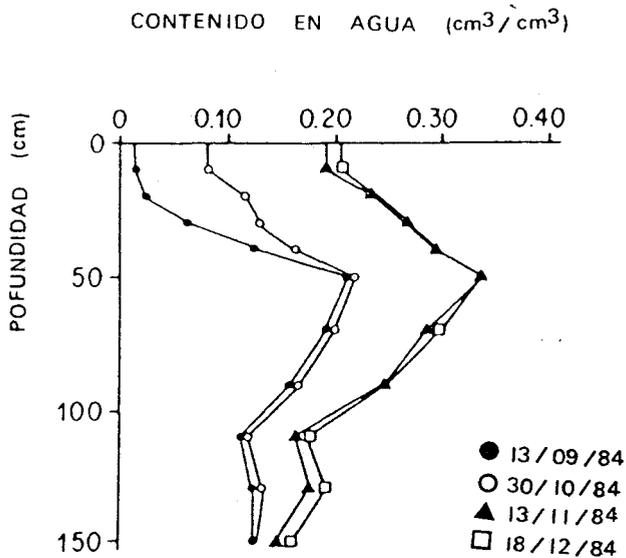


Figura 1.1 Evolución del contenido de agua en el perfil del suelo en el otoño de 1984 - 1985. El perfil del 13/9/84 corresponde al final de la estación seca, antes de las primeras lluvias del otoño. Posteriormente se producen precipitaciones de 63 mm (entre el 13/9/84 y el 30/10/84), 217 mm (entre el 30/10/84 y el 13/11/85) y 93 mm (entre el 13/11/84 y el 18/11/84). (de Joffre, 1987)

En los años más lluviosos 1988 y 1990, en los que el período húmedo comenzó muy pronto, se alcanzaron los 280 mm de precipitación acumulada, que tomamos como referencia, los días 7 de noviembre y 28 de octubre respectivamente. En consecuencia el suelo debió alcanzar la capacidad de campo muy pronto. En ambos años se observaron condiciones de encharcamiento durante el otoño y/o el invierno, con agua libre en la superficie del suelo durante un prolongado período (especialmente en 1990, con casi dos meses de encharcamiento).

En los años más secos 1989 y 1991, en que el comienzo de las precipitaciones fue más retardado, no se alcanzaron los 280 mm de precipitación acumulada hasta el 24 de febrero y el 18 de febrero respectivamente. El suelo debió mantenerse por debajo de la capacidad de campo durante el otoño y parte del invierno, ya que respecto a los años más húmedos el desfase fue de casi 4 meses.

2 - UTILIZACION DEL PASTIZAL

La utilización del pastizal a lo largo del período de estudio se ha evaluado a partir de las observaciones realizadas en las diferentes salidas al campo durante el desarrollo del trabajo (al menos una vez al mes), las observaciones de otros miembros del equipo de pastos del departamento de Ecología, que trabajan en la misma zona, y las consultas a los encargados de la finca.

El ganado mantenido en la zona es vacuno (retinto) en régimen extensivo. Además suelen introducirse unos 30 cerdos cada año para el aprovechamiento de la bellota.

La carga ganadera ha sido muy fluctuante durante los años de estudio, variando tanto la cantidad de animales como la duración de la estancia.

Durante el año agrícola de 1988, aproximadamente 40 vacas se mantuvieron en la zona desde principios de enero (3/1/88) hasta finales de mayo (27/5/88). La carga anual media fue de 0,5 reses / Ha / año. Además del pasto un recurso adicional disponible para el ganado fue el ramón de poda de las encinas, que duró desde final de octubre hasta final de marzo. Los cerdos estuvieron durante el mes de noviembre.

Durante el año agrícola de 1989, la misma cantidad aproximada de vacas se mantuvo en la zona durante parte del invierno (17/1/89) y toda la primavera (1/6/89). La carga anual media fue de 0,5 reses / Ha / año. Los cerdos estuvieron desde el final del otoño hasta la mitad del invierno.

Durante 1990, la cantidad de vacas aumentó aproximadamente a 60 y se mantuvieron en la zona durante todo el año, desde el principio del otoño (5/9/89) hasta el final de la primavera (3/6/90). La carga anual media fue de 1,5 reses / Ha / año. Los cerdos estuvieron durante el invierno.

Durante 1991, la cantidad aproximada de vacas también fue de 60, pero solo estuvieron en la zona durante la primavera (28/2/1991 al 30/5/91). La carga anual media fue de 0,5 reses / Ha / año. Los cerdos estuvieron durante el invierno.

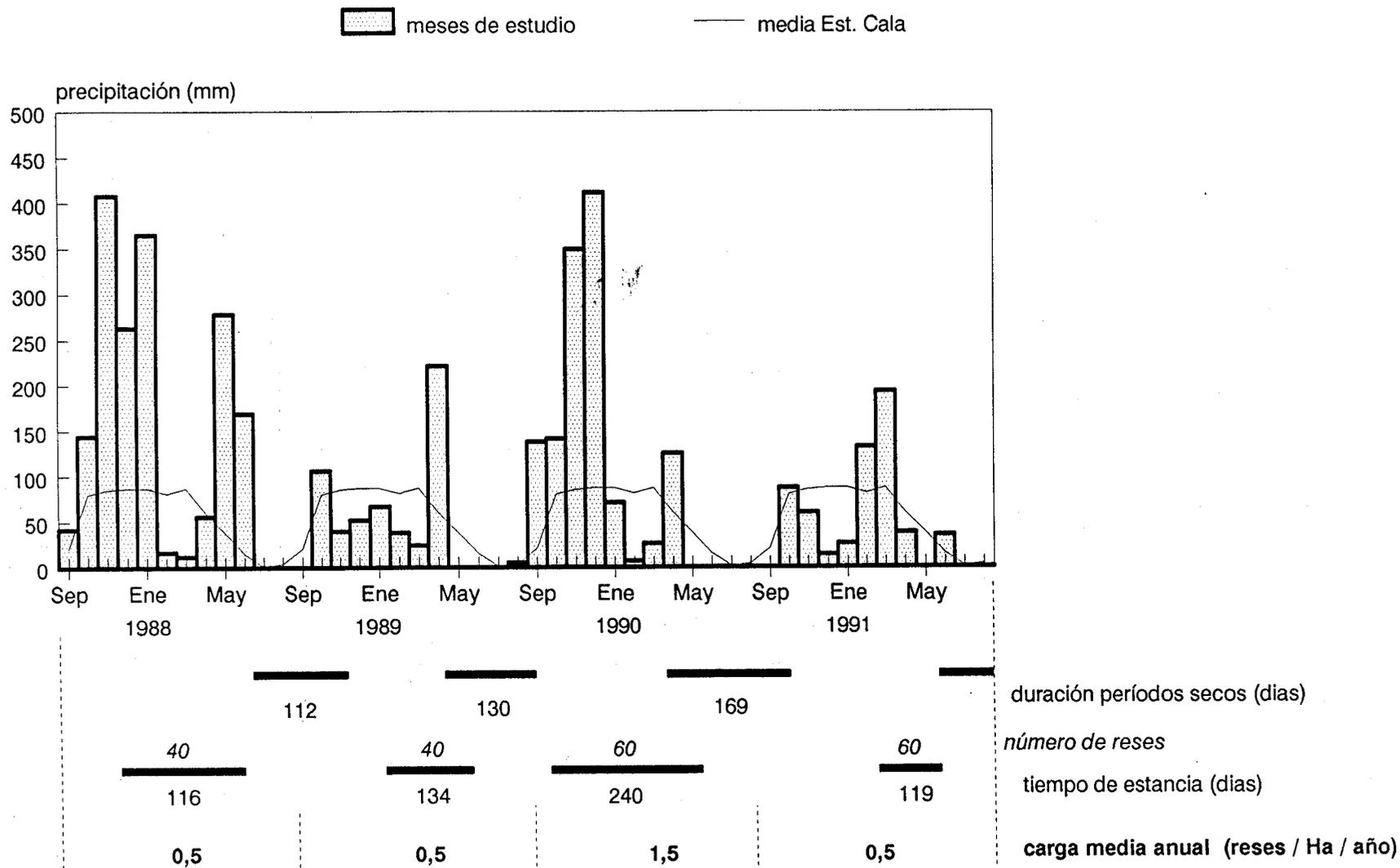


Figura 1.2 Precipitación y utilización del pastizal durante el período de estudio. Se representa la precipitación mensual entre 1987 y 1991, y la media mensual para 54 años (1931-1984) en la estación de Cala. En la parte inferior se ha representado la duración de las estaciones secas y la duración de la estancia del ganado (indicando el número de reses), así como la carga ganadera media anual.

2 - CARACTERISTICAS DE LAS GRAMINEAS ANUALES Y PERENNES EN RELACION CON LOS FACTORES FISICOS DEL MEDIO.

2. A - ESPECIES PERENNES

El objetivo de este estudio es evaluar las respuestas morfofuncionales de las especies perennes *Phalaris aquatica* y *Dactylis glomerata* a la disponibilidad de recursos en el medio, y su relación con el comportamiento de las plantas en el campo. Para ello se han realizado tres experimentos:

En el primero se analiza la respuesta de las plantas a distintos contenidos de agua y nutrientes en el medio de cultivo, en condiciones controladas.

En el segundo se estudia la dinámica del crecimiento de los sistemas radicales de ambas especies y su estructuración vertical en el perfil del suelo, también en condiciones controladas.

En el tercero se estudia la supervivencia de un conjunto de plantas jóvenes de ambas especies sembradas en el campo, a lo largo de cuatro años tras su implantación.

1 - METODOLOGIA

1.1 - Respuesta a la disponibilidad de agua y nutrientes en el medio.

Semillas de *Phalaris aquatica* y *Dactylis glomerata*, recolectadas en la zona de estudio, se pusieron a germinar en tubos de PVC (250 cm³ de volumen) llenos de arena de río lavada, y se mantuvieron durante tres semanas, tras la germinación, en invernadero, regándose a diario. Posteriormente se seleccionó un grupo de tamaño homogéneo de 40 plántulas de cada especie y se trasplantaron a tubos de PVC de mayor tamaño (10 cm de diámetro x 50 cm de profundidad), también llenos de arena de río lavada, manteniéndose en el mismo invernadero. Se aplicaron cuatro tratamientos de cultivo combinando dos niveles de agua y dos niveles de nutrientes minerales. Hemos denominado dichos tratamientos según las cantidades de agua y

nutrientes aportados : Rico Húmedo (RH), Rico Seco (RS), Pobre Húmedo (PH) y Pobre Seco (PS).

En los tratamientos húmedos los tubos se pusieron con la arena a capacidad de campo al comienzo del experimento (ver apéndice I). En los tratamientos secos los tubos se pusieron con la arena al 4% de humedad. La solución nutritiva empleada es la Long Ashton standard (apéndice II).

En la tabla 2.1 se indican las características de los tratamientos aplicados.

		HUMEDO	SECO
RICO	Lunes :	50 ml de solución Long Ashton al 50%	50 ml de solución Long Ashton al 100%
	Miercoles :	50 ml de Agua	-----
	Viernes:	50 ml de solución Long Aston al 50%	-----
POBRE	Lunes :	50 ml de solución Long Ashton al 3,1%	50 ml de solución Long Ashton al 6,2%
	Miercoles :	50 ml de Agua	-----
	Viernes :	50 ml de solución Long Ashton al 3,1%	-----

Tabla 2.1 - Aporte semanal de solución nutritiva y agua en cada uno de los tratamientos del experimento de cultivo en condiciones controladas.

Se pusieron 10 réplicas por especie y tratamiento, empleándose un total de 80 plántulas.

El experimento se llevó a cabo durante 8 semanas, desde el 21 de marzo al 15 de mayo de 1988. Durante este período la duración del día evolucionó de 12,0 a 13,5 horas. La temperatura media máxima en el invernadero fue de 29,0 °C y la mínima de 13,5 °C.

Tras las ocho semanas de cultivo las plantas se extrajeron y se separaron los distintos componentes: hojas (limbos y vainas), bases de los tallos y raíces, distinguiendo entre las raíces superficiales (de 0 a 10 cm de profundidad) y las profundas (de 10 a 50 cm). También se cuantificó el número de ahijamientos por planta; se midió el área foliar con un digitalizador de imágenes; y se estimó la longitud de raíces mediante el método de las intercepciones (Tennant 1975). Finalmente se secaron las plantas en estufa de aire forzado a 80 °C durante 48 h, y se pesaron.

A partir de estas medidas se han calculado los valores medios y desviaciones típicas de : Biomasa aérea (peso de las hojas + peso de la base de los tallos), Biomasa subterránea (peso de las raíces), Biomasa total (biomasa aérea + biomasa subterránea), Área foliar, Longitud radical y Número de ahijamientos, para cada especie y tratamiento.

Con las variables anteriores se han calculado distintos índices :

- SUB/AER, o cociente entre las biomásas aérea y subterránea, que representa el reparto de biomasa entre los componentes de la planta y es indicativo de la estructura de cada especie y su plasticidad frente a las condiciones del medio. Ha sido frecuentemente utilizado por numerosos autores (Davidson, 1969; Singh y Coleman, 1974; Coupland, 1980; Hunt et al., 1987; Caloin, 1987; Hirose, 1988 etc...)

- LAR (Leaf Area Ratio), o cociente entre la superficie foliar y la biomasa total de la planta, que en un sentido amplio representa la razón entre la fotosíntesis y la respiración en las plantas (Briggs et al., 1920 en : Hunt, 1978).

- SLA (Specific Leaf Area), o cociente entre la superficie foliar y el peso de las hojas. Es un indicador de la densidad o grosor relativo de las hojas (Hunt, 1978).

- SRL (Specific Root Length), o cociente entre la longitud y el peso radical. Indica la estructura de las raíces y es muy sensible a cambios en el contenido de agua y nutrientes en el medio (Fitter 1976).

- ALOCACION : hacia hojas, bases de los tallos y raíces, calculada como el porcentaje del peso de cada órgano respecto al peso total.

Para ver si estos parámetros difieren de forma significativa entre tratamientos, en cada especie, se han comparado mediante análisis de la varianza de una entrada.

Para ver si la distribución de las raíces en los tubos de cultivo entre la superficie y la zona más profunda es significativamente distinta entre tratamientos se ha comparado mediante el test de la G, analizándose los residuales (Haberman, 1973), para ver que valores son responsables de las diferencias.

1.2 - Patrón de enraizamiento

El estudio del patrón de enraizamiento se llevó a cabo a la vez que el experimento anterior, en el mismo invernadero, utilizando un rizotróf (Böhm, 1979; Bragg et al. 1983). El dispositivo consiste en un soporte metálico sobre el que van apoyados seis contenedores de PVC de 1m de altura, 50 cm de ancho y 15 cm de profundidad. Una de las caras de dichos contenedores es de cristal y está inclinada 15 ° respecto a la vertical. Esta cara permanece tapada con una plancha opaca de material aislante, para evitar que la luz y los cambios de temperatura alteren el crecimiento de las raíces.

Los contenedores se llenaron con una mezcla al 50 % de arena de río lavada y suelo procedente de la parcela de estudio.

El día 21 de febrero de 1988, se plantó una plántula de *P. aquatica* en uno de los contenedores y otra de *D. glomerata* en otro contenedor, ambas de 5 semanas de edad. Dichas plántulas se habían cultivado anteriormente en tubos de

PVC (de 250 cm³ de volumen) con arena de río lavada, regándose 2 veces por semana con agua, y una vez por semana con solución nutritiva Long Ashton. Una vez trasplantadas a los contenedores se regaron con 500 ml de agua dos veces por semana con objeto de mantener el suelo siempre húmedo.

Para cuantificar el crecimiento radical se fueron dibujando las raíces pegadas al cristal sobre una lámina de acetato adherida al mismo. El muestreo comenzó cuando aparecieron las primeras raíces visibles (7 de marzo), repitiéndose cada cuatro días hasta que alcanzaron el fondo del contenedor (19 de abril). Los segmentos de raíces aparecidas en distintos períodos se dibujaron con distinto color.

Al final del experimento se extrajo la lámina de acetato y se midió la longitud del sistema radical con un curvómetro. Se midieron por separado las raíces correspondientes a distintas fechas de muestreo y a distintas profundidades, dividiendo el suelo en 20 niveles de 5 cm de espesor.

Se ha calculado la tasa diaria de crecimiento de raíces para el perfil completo y para cada nivel del suelo. Para ello se ha dividido el incremento de longitud entre muestreos sucesivos por el tiempo transcurrido.

1.3 - Supervivencia de las plantas en el campo a lo largo de cuatro años.

En la primavera de 1987 se eligieron dos parcelas adyacentes de 1 m² de superficie, dentro de la zona protegida del pastoreo del área de estudio, donde el terreno era llano y homogéneo, y el pasto estaba constituido exclusivamente por especies anuales.

Antes de comenzar el experimento (agosto 1987) y con objeto de eliminar en lo posible el banco de semillas de anuales, se extrajo, con ayuda de una pequeña pala, la capa superficial del suelo (primeros 5 cm, donde se encuentra la mayor parte del banco de semillas: Arnold y Anderson, 1987); se trasladó al laboratorio y se sometió a tres procesos sucesivos de humectación y posterior secado en estufa de aire forzado a 80 °C durante 48 horas. Realizado el tratamiento se tomaron cinco muestras de suelo, se extendieron en placas de Petri y se estuvieron regando

diariamente durante 10 días, comprobándose que no germinaban plantas. Con el suelo así tratado se volvieron a cubrir las dos parcelas.

El día 1 de octubre de 1987 se sembró una de las parcelas con 10.000 semillas de *P. aquatica* y la otra con 18.000 de *Dactylis glomerata*, esparciendo las semillas al vuelo. En el caso de de *D. glomerata* la densidad de siembra fue casi el doble porque se había comprobado, mediante observación a la lupa, que una alta proporción de las semillas estaban estropeadas, debido al procedimiento de extracción utilizado.

Para ver la implantación y posterior supervivencia de las plantas se midió su abundancia en diferentes fechas. Sobre cada parcela se colocó una malla con cuadros de 25 cm² de luz, anotándose el número de cuadros en los que aparecían individuos enraizados.

El muestreo se repitió 5 veces a lo largo de 4 años agrícolas. La primera medida se realizó en la primavera del año de implantación (18/5/88) para registrar la abundancia de las plantas que habían conseguido establecerse y sobrevivir hasta el final del período húmedo del primer año. Esta medida se toma como nivel de referencia. El muestreo se repitió al otoño siguiente (29/11/88) para estimar la supervivencia de las plantas durante la estación seca; y al comienzo del verano (14/6/89) para estimarla durante el período húmedo del segundo año. Posteriormente (tercer y cuarto año) los muestreos se realizaron una sola vez al año en el período otoño-invierno (16/1/90 y 16/11/90), para estimar la supervivencia anual.

La supervivencia se ha evaluado a partir del porcentaje que representan los cuadros ocupados en cada muestreo respecto a los ocupados en la primavera del primer año.

2 - RESULTADOS

2.1 - Respuesta a la disponibilidad de agua y nutrientes en el medio.

2.1.1- Diferencias entre especies en condiciones productivas.

Cuando la disponibilidad de nutrientes y humedad es alta (tratamiento RH) existen importantes diferencias entre las dos especies estudiadas (figura 2.1.a, b, c y d.). *P. aquatica* presenta un peso total 5 veces más alto que *D. glomerata*, una superficie foliar 4 veces mayor, una longitud de raíces 4.6 veces más elevada y un número de ahijamientos doble.

La alocaión a diferentes órganos también es distinta (figura 2.2.a). En *P. aquatica* la inversión en partes estructurales (bases de los tallos y raíces) es proporcionalmente mayor que en *D. glomerata*, que dedica proporcionalmente más biomasa a hojas. Estas diferencias estructurales se mantienen en todos los tratamientos como se puede observar en las figuras 2.2.b, c y d.

2.1.2 - Respuesta a los nutrientes minerales.

La respuesta a los nutrientes se observa en ambas especies cuando hay agua disponible (tratamientos RH y PH), pero no en condiciones secas (tratamientos RS y PS), en las cuales la mayor parte de las variables se mantienen sin diferencias significativas (tabla 2.2).

La respuesta a los nutrientes es mucho mayor en *P. aquatica* que en *D. glomerata* (tabla 2.2). Comparando las características de las plantas en el tratamiento RH frente al PH, en *P. aquatica* el peso total aumenta 4,7 veces, el area foliar 7 veces, el número de ahijamientos 3 veces y la longitud de las raíces 3 veces. En *D. glomerata* el peso total y el area foliar aumentan menos (2,9 veces) y no existen diferencias significativas en la longitud de las raíces ni en el número de ahijamientos.

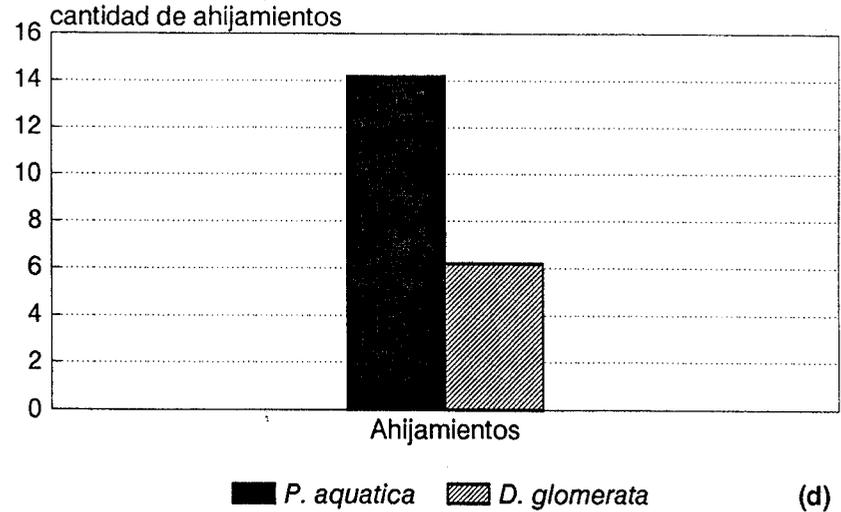
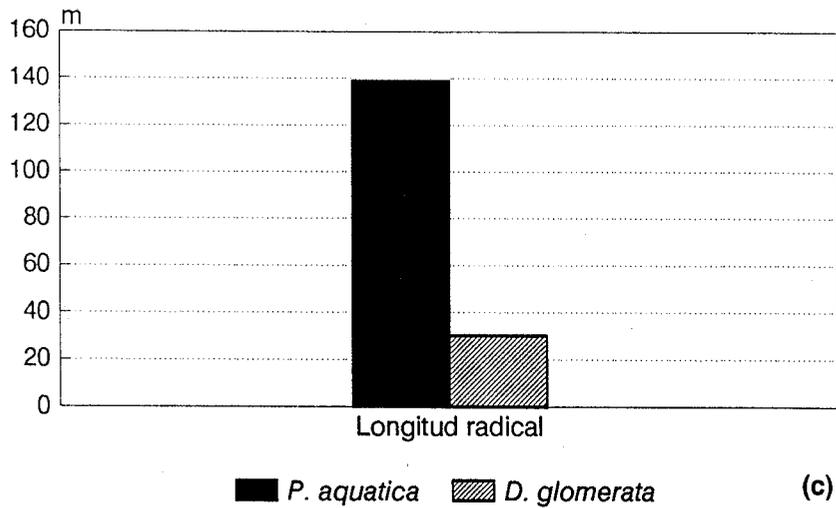
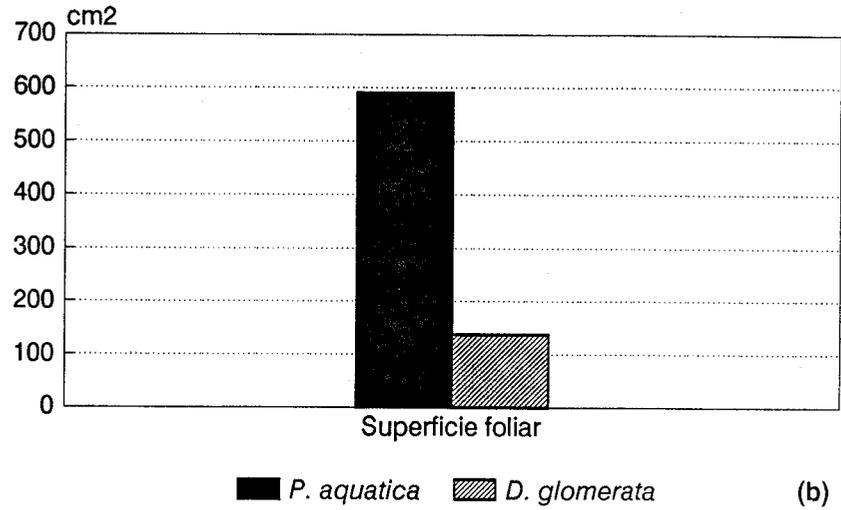
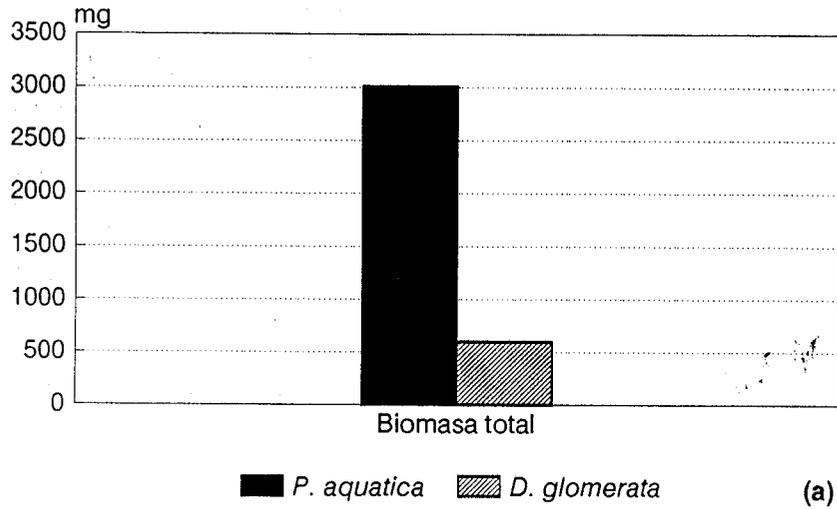


Figura 2.1 - Biomasa total (a), Superficie foliar (b), Longitud radical (c) y Número de ahijamientos (d) de las plantas de *P. aquatica* y *D. glomerata* en el tratamiento Rico y Húmedo.

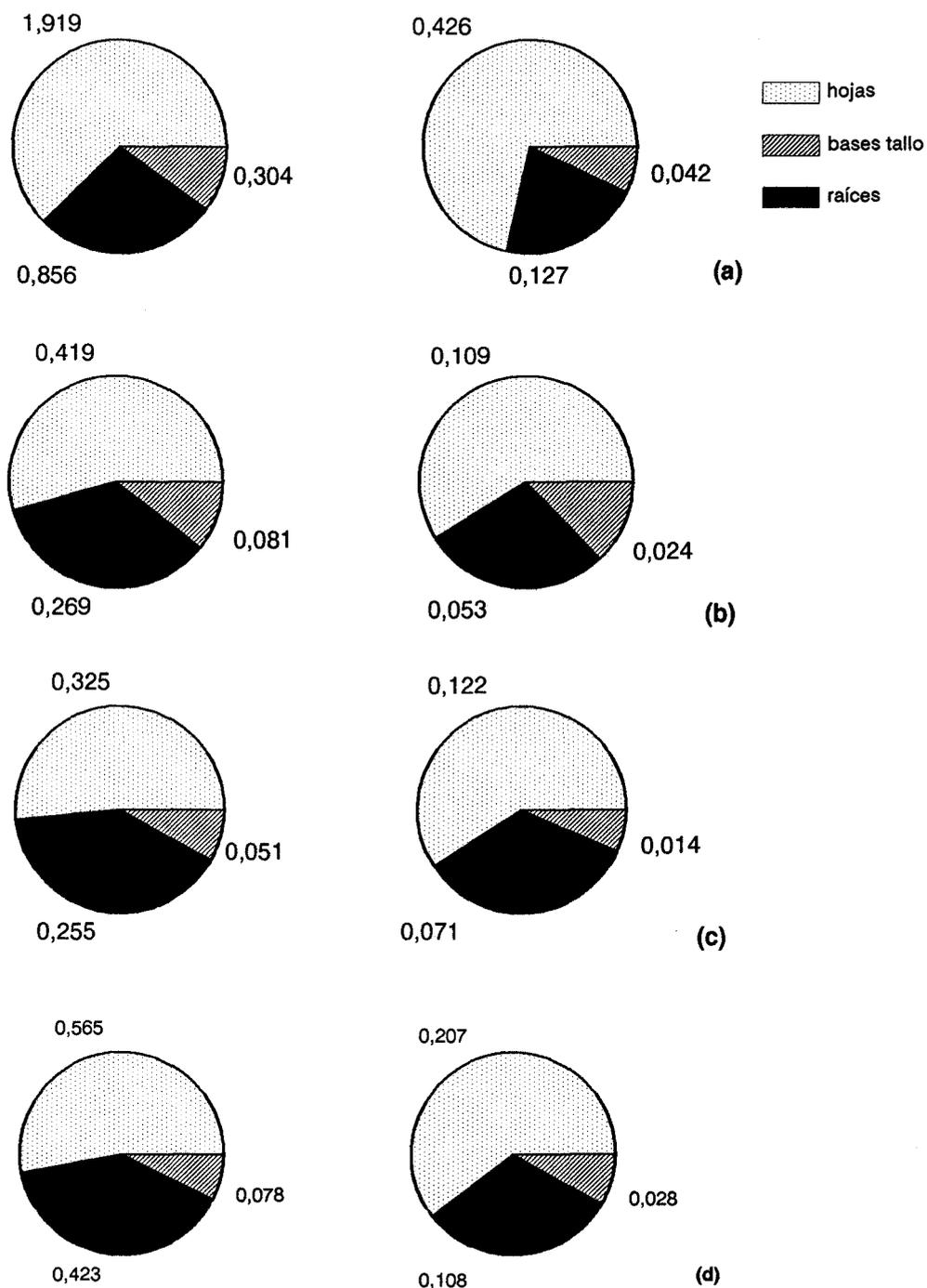
*Phalaris aquatica**Dactylis glomerata*

Figura 2.2 - Alorcación de biomasa a los distintos órganos , hojas , bases de los tallos y raíces , en plantas de *P. aquatica* y *D. glomerata* , en los cuatro tratamientos : Rico húmedo (a) , Rico Seco (b) , Pobre Húmedo (c) y Pobre Seco (d). Las cifras indican el valor de la biomasa (g)

	<u>P. aquatica</u>		<u>D. glomerata</u>	
PESO TOTAL (g)	RH	PH	RH	PH
	3,009 a (0,778)	0,637 c (0,241)	0,596 a (0,204)	0,207 b (0,106)
PESO AEREO (g)	RS	PS	RS	PS
	0,770 bc (0,319)	1,066 b (0,304)	0,187 b (0,144)	0,343 b (0,173)
PESO RADICAL (g)	RH	PH	RH	PH
	2,154 a (0,402)	0,382 c (0,117)	0,468 a (0,169)	0,136 b (0,062)
NUMERO DE AHIJAMIENTOS	RS	PS	RS	PS
	0,500 b (0,199)	0,643 b (0,116)	0,143 b (0,112)	0,235 b (0,134)
NUMERO DE AHIJAMIENTOS	RH	PH	RH	PH
	0,856 a (0,427)	0,255 b (0,137)	0,128 a (0,038)	0,071 b (0,052)
NUMERO DE AHIJAMIENTOS	RS	PS	RS	PS
	0,269 b (0,134)	0,423 b (0,217)	0,043 a (0,034)	0,108 b (0,045)
NUMERO DE AHIJAMIENTOS	RH	PH	RH	PH
	14,2 a (3,7)	4,7 b (1,4)	6,1 a (2,2)	3,6 a (1,1)
NUMERO DE AHIJAMIENTOS	RS	PS	RS	PS
	5,8 a (2,1)	4,7 b (0,7)	4,8 a (3,7)	5,2 a (2,4)

Tabla 2.2

	<u>P. aquatica</u>		<u>D. glomerata</u>	
AREA FOLIAR (cm ²)	RH	PH	RH	PH
	591 a (153)	83 c (27)	138 a (49)	46 b (20)
	RS	PS	RS	PS
	129 b (42)	31 b (38)	62 b (26)	86 c (29)
LONGITUD RADICAL (m)	RH	PH	RH	PH
	139,0 a (45,0)	41,8 bc (21,4)	30,1 a (12,0)	16,8 a (7,0)
	RS	PS	RS	PS
	25,7 c (10,3)	58,9 b (12,2)	14,2 a (13,6)	27,8 a (16,5)
SUB/AER	RH	PH	RH	PH
	0,636 b (0,140)	0,279 b (0,217)	0,519 a (0,040)	0,386 a (0,202)
	RS	PS	RS	PS
	0,532b (0,132)	0,644 b (0,262)	0,326 b (0,103)	0,511 a (0,172)
LAR (cm ² /g)	RH	PH	RH	PH
	200 a (42)	135 b (21)	232 a (26)	232 a (37)
	RS	PS	RS	PS
	110 b (14)	124 b (28)	154 b (31)	186 b (28)

Tabla 2.2 (continúa)

	<i>P. aquatica</i>		<i>D. glomerata</i>	
SLA (cm ² /g)	RH	PH	RH	PH
	413 a	328 b	412 b	502 a
	(70)	(46)	(40)	(38)
	RS	PS	RS	PS
	266 c	299 bc	365 b	397 b
	(45)	(55)	(50)	(62)
SRL (cm/g)	RH	PH	RH	PH
	192 a	224 a	235 a	324 a
	(30)	(43)	(29)	(62)
	RS	PS	RS	PS
	120 b	198 a	305 a	274 a
	(23)	(36)	(76)	(25)

Tabla 2.2. (continúa) - Valores de las distintas variables (medias y desviaciones típicas) en plantas de *P. aquatica* y *D. glomerata*. Se comparan las diferencias entre los cuatro tratamientos RH : Rico Húmedo ; RS : Rico Seco; PH : Pobre Húmedo ; PS : Pobre Seco. Letras diferentes indican valores significativamente distintos : $p < 0,05$ (análisis de la varianza de una entrada). SUB/AER = Biomasa aérea / Biomasa subterránea. LAR (Leaf Area Ratio) = Superficie foliar / Biomasa total. SLA (Specific Leaf Area) = Superficie foliar / Peso de las hojas. SRL (Specific Root Length) = Longitud radical / Biomasa radical.

En ambas especies el cociente subterráneo / aéreo disminuye cuando hay más nutrientes disponibles, ya que el peso aéreo aumenta proporcionalmente más que el peso subterráneo. En *P. aquatica* el peso aéreo aumenta 5,6 veces y el subterráneo 3,3 veces. En *D. glomerata* el peso aéreo aumenta 3,4 veces y el subterráneo 1,8 veces (tabla 2.2).

La razón area foliar/peso total (LAR) se comporta de forma diferente en cada especie. *P. aquatica* presenta una razón muy baja cuando los nutrientes son escasos ($135 \text{ cm}^2/\text{g}$), pero aumenta significativamente cuando aumentan los nutrientes ($200 \text{ cm}^2/\text{g}$). También cambia la morfología de las hojas. Cuando los nutrientes son escasos los limbos foliares presentan una baja relación superficie / peso (SLA : $328 \text{ cm}^2/\text{g}$), pero aumenta significativamente cuando aumentan los nutrientes (SLA: $413 \text{ cm}^2/\text{g}$) lo que puede ser debido al aumento en la proporción de hojas jóvenes, ya que el número de ahijamientos es muy alto en estas condiciones. En *D. glomerata* la razón area foliar/peso total (LAR) se mantiene constante al cambiar el contenido de nutrientes ($232 \text{ cm}^2/\text{g}$), al igual que la relación superficie/peso de los limbos foliares (SLA) que presenta siempre valores parecidos a los más altos de *P. aquatica*.

2.1.3 - Respuesta a la humedad.

El mayor aporte de agua, cuando los nutrientes minerales son escasos (medio PH), no produce modificaciones en las variables (tabla 2.2). Es más, en el tratamiento PS el peso y el área foliar son más altos que en el tratamiento PH, especialmente en *P. aquatica* donde las diferencias son significativas. Esta anomalía puede deberse a una mayor acumulación de los nutrientes en medio seco, pues el tratamiento húmedo está más diluído y además puede sufrir un lavado de nutrientes al regarse con agua.

Diferencias en la morfología de las plantas relacionadas con la humedad se producen en *D. glomerata* pero no se observan en *P. aquatica*. En la primera especie la razón area foliar / peso total (LAR) aumenta en condiciones húmedas, tanto en medio rico como en medio pobre (tabla 2.2). Los menores valores de LAR, en condiciones secas, pueden suponer una reducción de las pérdidas de agua por transpiración cuando la humedad del medio es escasa.

Tratamientos	RH	RS	PH	PS	
SUPERFICIE (0 - 10 cm)	45% +	19% -	49% +	26% -	<i>P. aquatica</i>
PROFUNDIDAD (10 - 50 cm)	55% -	81% +	51% -	73% +	
SUPERFICIE (0 - 10 cm)	34% +	17% -	38% +	14% -	<i>D. glomerata</i>
PROFUNDIDAD (10 - 50 cm)	66% -	83% +	61% -	86% +	

Tabla 2.3 - Distribución de la longitud de las raíces de *P. aquatica* y *D. glomerata* en los primeros 10 cm de los tubos de cultivos y en los 40 cm restantes, en los cuatro tratamientos; RH: Rico Húmedo; RS: Rico Seco; PH: Pobre Húmedo; PS: Pobre Seco. Los símbolos + y - indican diferencias significativas en la distribución (Haberman, 1973)

SRL : Longitud radical / peso radical (cm / g)				
Tratamientos	<i>P. aquatica</i>		<i>D. glomerata</i>	
	RS	PS	RS	PS
SUPERFICIE (0 - 10 cm)	59	185	176	130
PROFUNDIDAD (10 - 50 cm)	62	210	393	338
	(***)	(ns)	(*)	(***)

Tabla 2.4 - Longitud radical / peso radical (Specific Root Length) en *P. aquatica* y *D. glomerata* en los tratamientos secos (RS: Rico Seco; PS: Pobre Seco) a dos profundidades. Se comparan las diferencias entre las raíces de la superficie (primeros 10 cm de los tubos de cultivo) y las raíces profundas (40 cm restantes) (análisis de la varianza de una entrada) : * = $p < 0,05$; *** = $p < 0,001$; ns = no significativo.

La humedad ejerce una fuerte influencia sobre la distribución de las raíces en ambas especies (tabla 2.3). En los tratamientos húmedos hay proporcionalmente más raíces en superficie que en los tratamientos secos. En estos últimos las raíces se acumulan más en el fondo (donde hay más humedad). Esto ocurre en las dos especies pero con distinta intensidad. *P. aquatica* siempre presenta mayor proporción de raíces en superficie. En medio húmedo aproximadamente la mitad de la longitud está en los primeros 10 cm del suelo, y en medio seco entre el 19 y el 26% de la longitud. *D. glomerata* presenta menor proporción de raíces en superficie, en medio húmedo la tercera parte de la longitud, y en medio seco entre el 14 y el 17%.

En las dos especies la relación longitud radical / peso radical (SRL), o morfología de las raíces, cambia significativamente en respuesta al contenido de humedad (tablas 2.2 y 2.4). Cuando se analiza el valor medio para el sistema radical completo (tabla 2.2) el cociente tiende a aumentar en medio húmedo (raíces más finas), aunque las diferencias no son significativas. No obstante, si se estudia por separado la morfología de las raíces más superficiales (primeros 10 cm del suelo) y más profundas (por debajo de 10 cm) este efecto es mucho más notable (tabla 2.4). En los tratamientos secos disminuye la SRL de las raíces más superficiales, que son las que registran un estrés hídrico mayor, mientras que las raíces más profundas, y por tanto con más humedad, mantienen valores superiores, semejantes a los tratamientos húmedos.

2.2 - Patrón de enraizamiento

La estructura que presentan los sistemas radicales de las dos especies tras 58 días de cultivo en el rizotrón es muy diferente (figuras 2.3 y 2.4). *D. glomerata* (figura 2.3) presenta numerosas raíces verticales que alcanzan gran profundidad (90 cm) y se ramifican lateralmente con profusión. La longitud total de las raíces registradas es de 115,4 m. *P. aquatica* no desarrolla raíces verticales (figura 2.4) sino que las raíces principales crecen de forma oblicua formando un ángulo de unos 45 ° con la vertical. Estas raíces alcanzan menor profundidad y su ramificación lateral es menos importante. La longitud total de las raíces registradas es de 63,3 m.

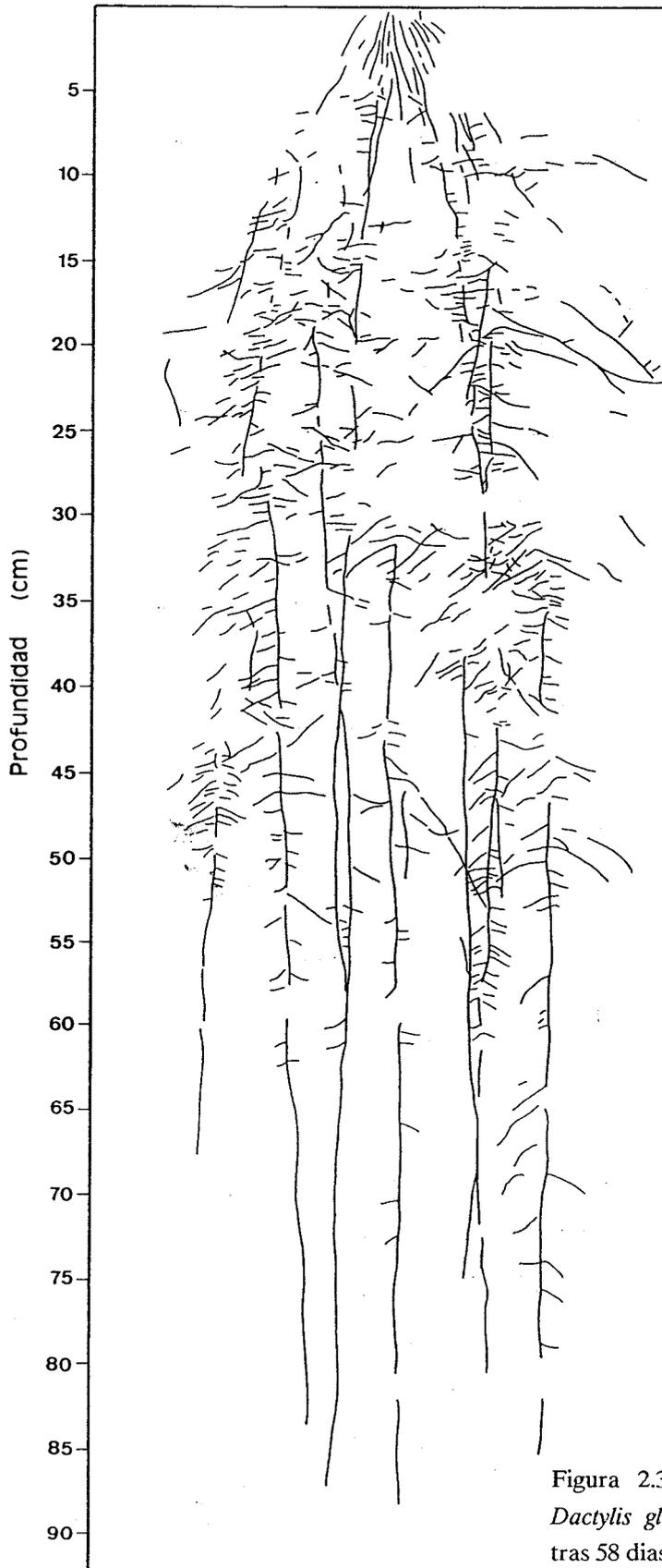


Figura 2.3 - Sistema radical de *Dactylis glomerata* visible en rizotróon tras 58 días de crecimiento

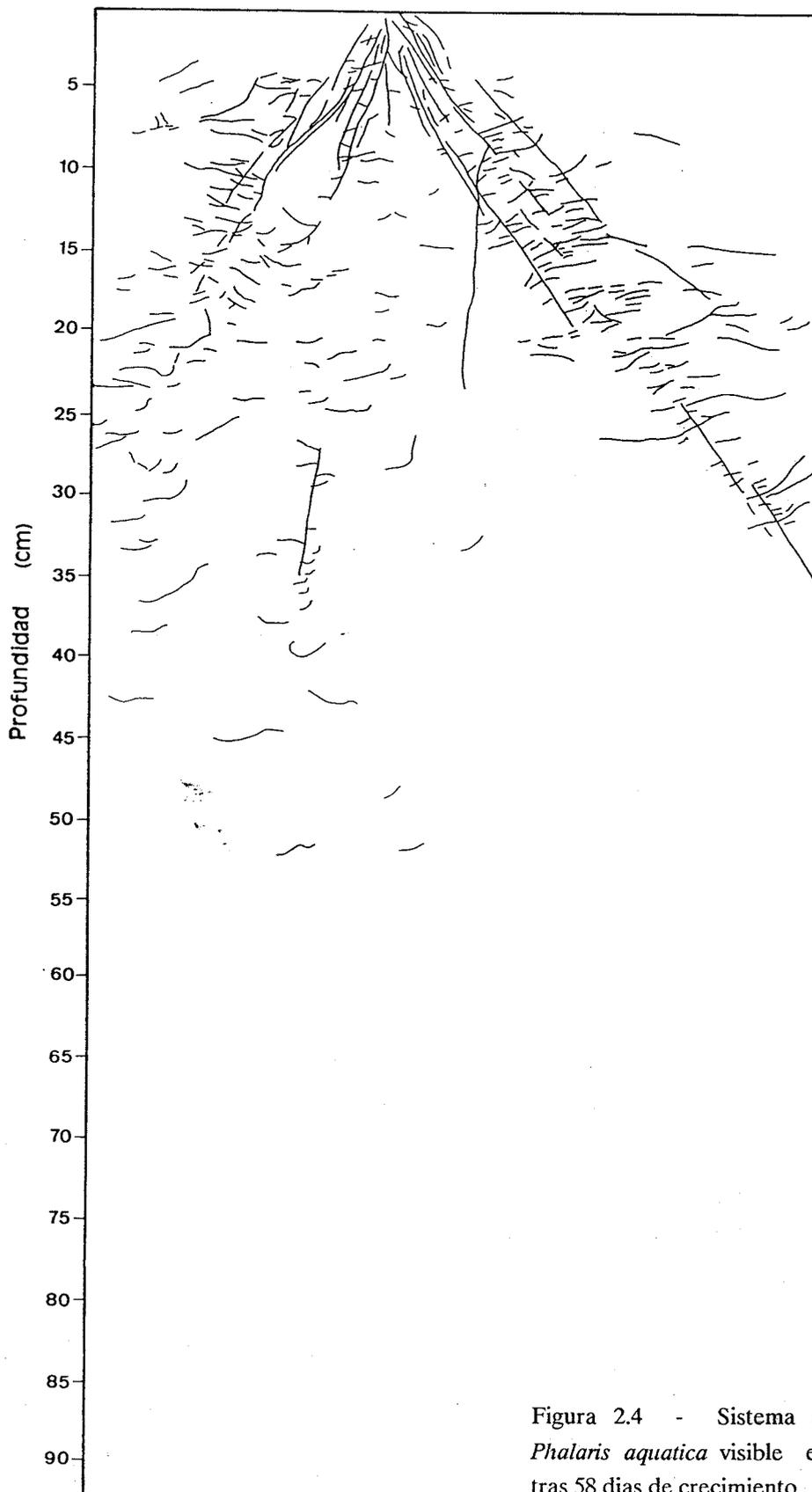


Figura 2.4 - Sistema radical de *Phalaris aquatica* visible en rizotrófon tras 58 días de crecimiento

Distribución de raíces en el perfil

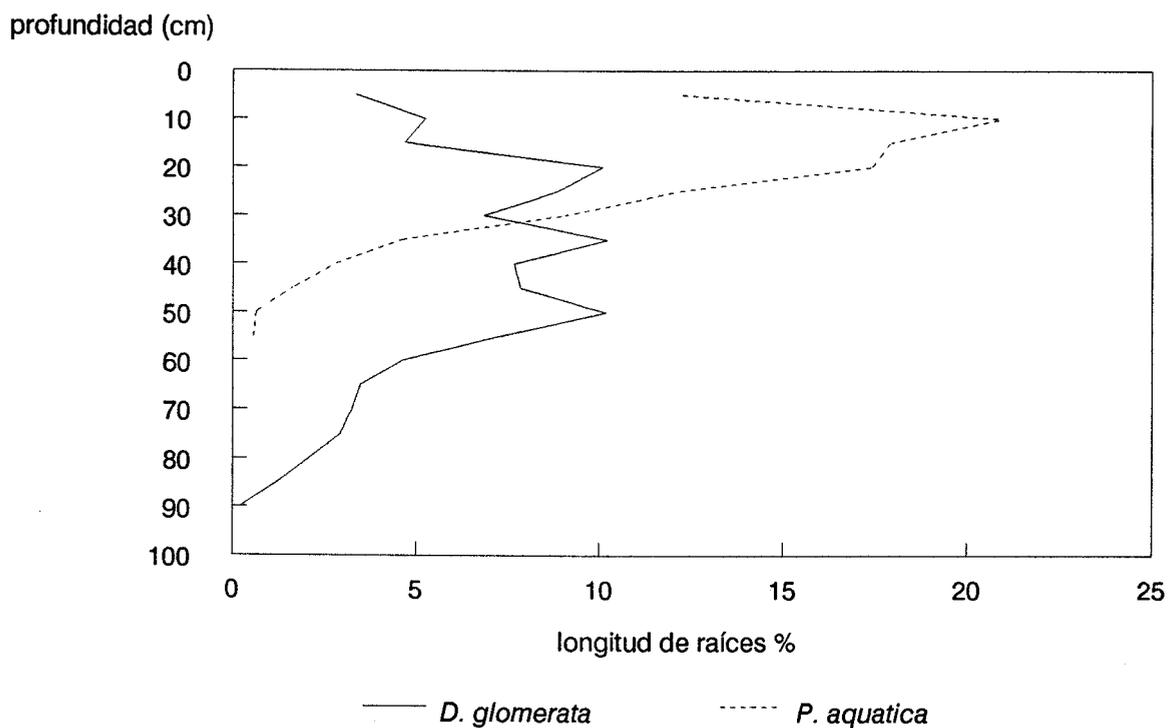


Figura 2.5 - Proporción de raíces de *P. aquatica* y *D. glomerata* en cada nivel del perfil respecto a la longitud radical total tras 58 días de crecimiento.

Evolución temporal longitud de raíces

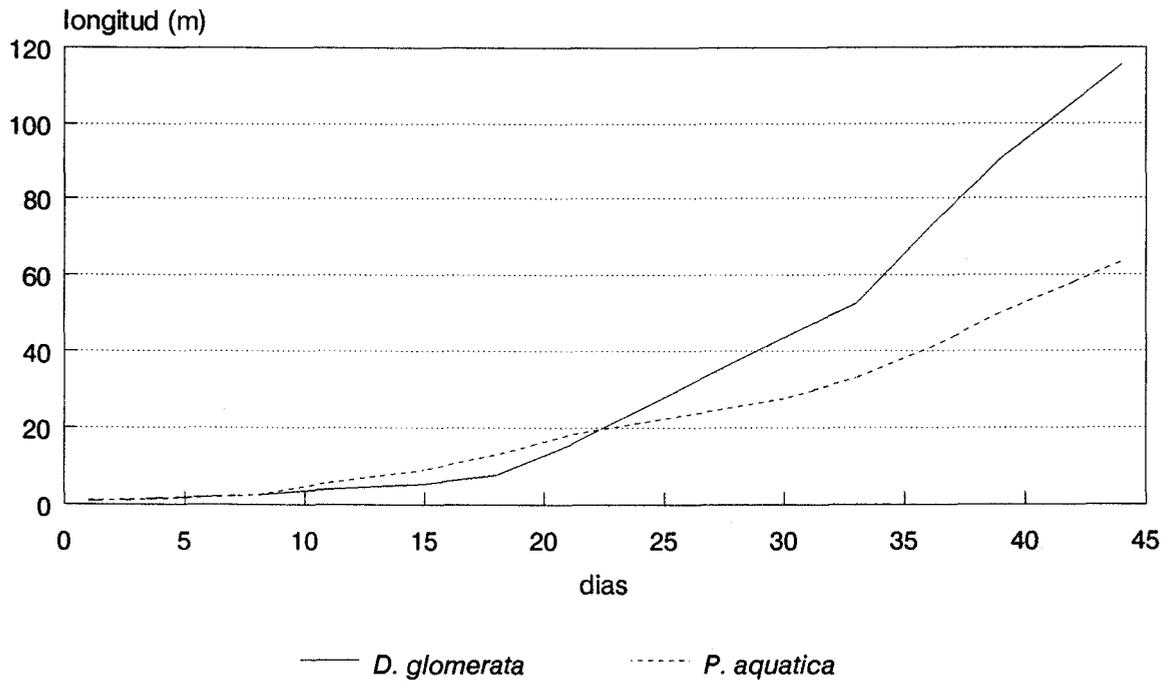


Figura 2.6 - Evolución de la longitud de las raíces de *P. aquatica* y *D. glomerata*, desde su aparición (día 1) hasta que las primeras (de *D. glomerata*) alcanzan el fondo del contenedor (día 44).

Evolución tasa de crecimiento radical

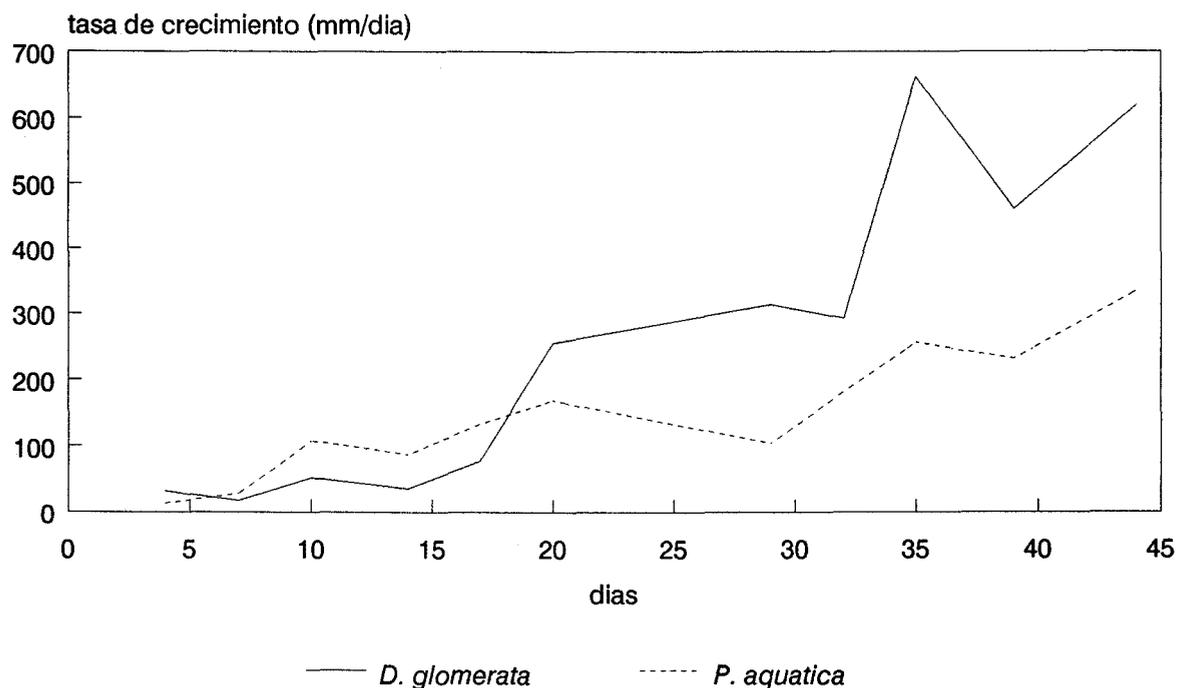


Figura 2.7 - Evolución de la tasa diaria de crecimiento de las raíces de *P. aquatica* y *D. glomerata*, durante el período comprendido entre su aparición (día 1) y el momento en que las primeras (de *D. glomerata*) alcanzan el fondo del contenedor.

Como consecuencia, la distribución de las raíces en el perfil es muy distinta en ambas especies (figura 2.5). En *P. aquatica* el 80,7% de la longitud se encuentra en los primeros 25 cm del contenedor, mientras que solo hay un 19,3% en los 30 cm inmediatamente inferiores. El nivel de 5 a 10 cm es el que acumula más raíces con un 20,9% de la longitud total. En *D. glomerata* las raíces están distribuidas de forma más equitativa en el perfil, distinguiéndose 3 zonas: los primeros 15 cm del suelo donde se concentran pocas raíces (13,3% de la longitud total); los 40 cm siguientes (entre 15 y 55 cm de profundidad) donde se observa una alta acumulación de raíces (68,9 % de la longitud total) con una distribución discontinua, alternando estratos muy ocupados con otros poco ocupados; y los últimos 35 cm del perfil (entre 55 y 90 cm de profundidad) donde se encuentra el 17,7% de la longitud total.

En la figura 2.6 se representa la evolución temporal de la longitud radical en las dos especies. Durante los primeros 20 días el crecimiento de las raíces mantiene el mismo ritmo en ambas especies, pero a partir del día 20 el crecimiento de *D. glomerata* es mayor que el de *P. aquatica*.

Esto se ve más claramente en la figura 2.7, donde se representa la tasa diaria de crecimiento de la longitud radical. En *P. aquatica* esta tasa aumenta suavemente y de forma constante a lo largo del tiempo. En *D. glomerata* tras un período inicial más estacionario, aumenta exponencialmente aunque con fuertes fluctuaciones.

La tasa diaria de crecimiento presentan distintos valores a lo largo del perfil. En las figuras 2.8 y 2.9 se representan las tasas de crecimiento en las tres últimas decenas del estudio, junto con la longitud radical al comienzo de cada decena. Comparando las tasas de crecimiento por niveles con la distribución de las raíces al comienzo de cada decena se observa una marcada estructuración vertical de la actividad radical, muy diferente en ambas especies.

En *P. aquatica* (figuras 2.8.a, b y c) el crecimiento siempre se localiza preferentemente en superficie, donde aumenta progresivamente el reclutamiento de raíces, mientras que a mayor profundidad la tasa de crecimiento es poco importante.

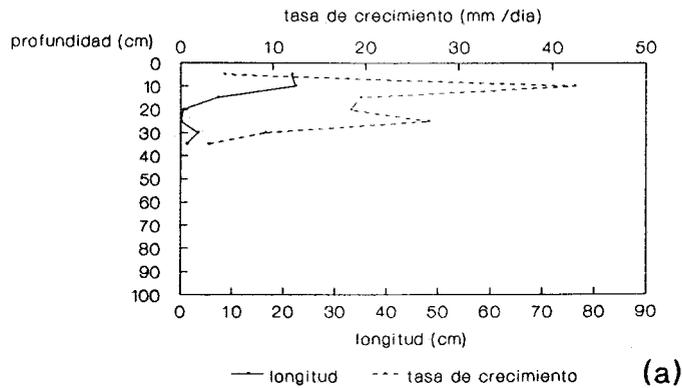
En *D. glomerata* se producen alternativamente ciclos de crecimiento en superficie y en profundidad (figuras 2.9.a, b y c). Tras los primeros 10 días de crecimiento (figura 2.9.a) los horizontes más profundos, no ocupados hasta el momento, son los que cobran la mayor actividad, acumulándose gran cantidad de raíces en esta zona. En la tercera decena (figura 2.9.b) hay un crecimiento importante en los niveles más altos ya colonizados. En la cuarta decena (figura 2.9.c) vuelve a producirse una actividad importante en profundidad.

2.3 - Supervivencia de las plantas en el campo a lo largo de cuatro años.

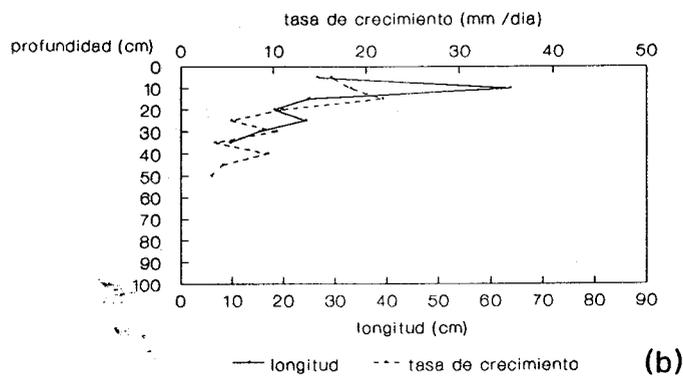
La dinámica de ambas especies a lo largo de los cuatro años de estudio es muy diferente (figura 2.10). La abundancia de *D. glomerata* se mantiene constante durante todo el tiempo, mientras que la de *P. aquatica* experimenta importantes decrementos. Las plántulas de esta especie mueren principalmente durante las estaciones secas, aunque con diferencias entre años. La mayor mortalidad se registró el primer verano (reducción de la abundancia del 56%, en 1988), seguida del tercero (reducción del 23%, en 1990), pero a penas se registraron cambios durante la estación seca del segundo año (1989). Tampoco se registró mortalidad apreciable durante la estación húmeda del segundo año, con una abundancia semejante entre el otoño (noviembre de 1988) y el principio del verano (junio de 1989).

Phalaris aquatica

segunda decena (días 10 al 20)



tercera decena (días 20 al 30)



cuarta decena (días 30 al 40)

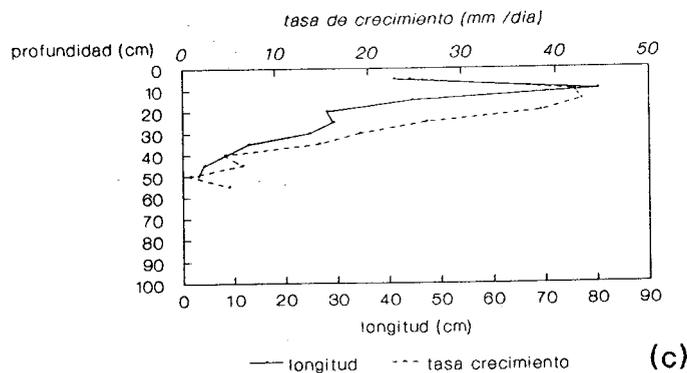
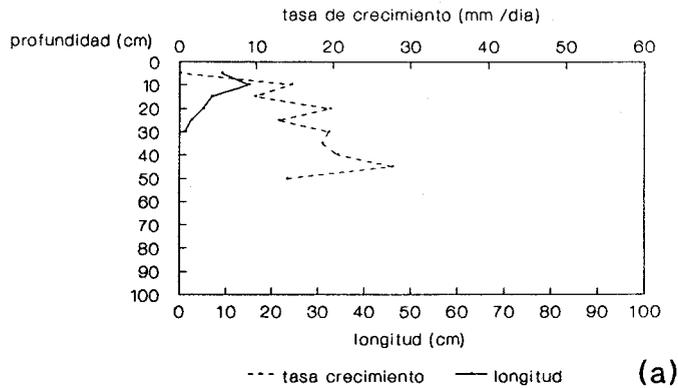


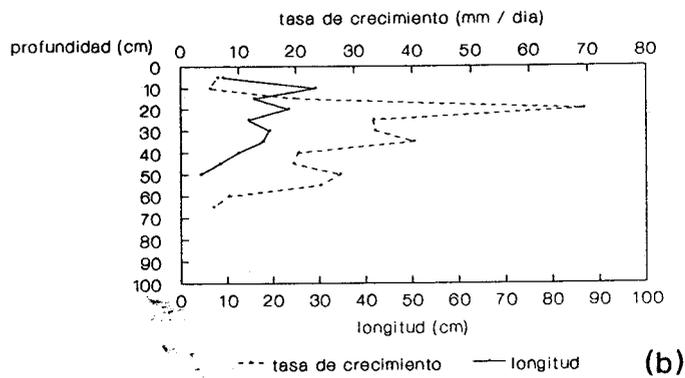
Figura 2.8 - Longitud de raíces de *P. aquatica* en distintos niveles del perfil, en diferentes fechas. En línea discontinua se representa la tasa diaria de crecimiento de raíces durante los 10 días siguientes; (a) : longitud el día 10 (desde que las primeras raíces aparecen) y tasa de crecim. entre los días 10 y 20, (b) : longitud el día 20 y tasa de crecim. entre los días 20 y 30, (c) : longitud el día 30 y tasa de crecim. entre los días 30 y 40.

Dactylis glomerata

segunda decena (días 10 al 20)



tercera decena (días 20 al 30)



cuarta decena (días 30 al 40)

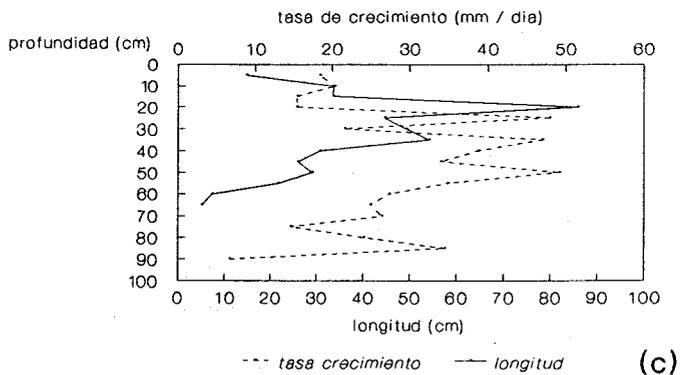


Figura 2.9 - Longitud de raíces de *D. glomerata* en distintos niveles del perfil, en diferentes fechas. En línea discontinua se representa la tasa diaria de crecimiento de raíces durante los 10 días siguientes ; (a) : longitud el día 10 (desde que las primeras raíces aparecen) y tasa de crecim. entre los días 10 y 20 , (b) : longitud el día 20 y tasa de crecim. entre los días 20 y 30 , (c) : longitud el día 30 y tasa de crecim. entre los días 30 y 40.

Evolución temporal de la abundancia de *P. aquatica* y *D. glomerata*

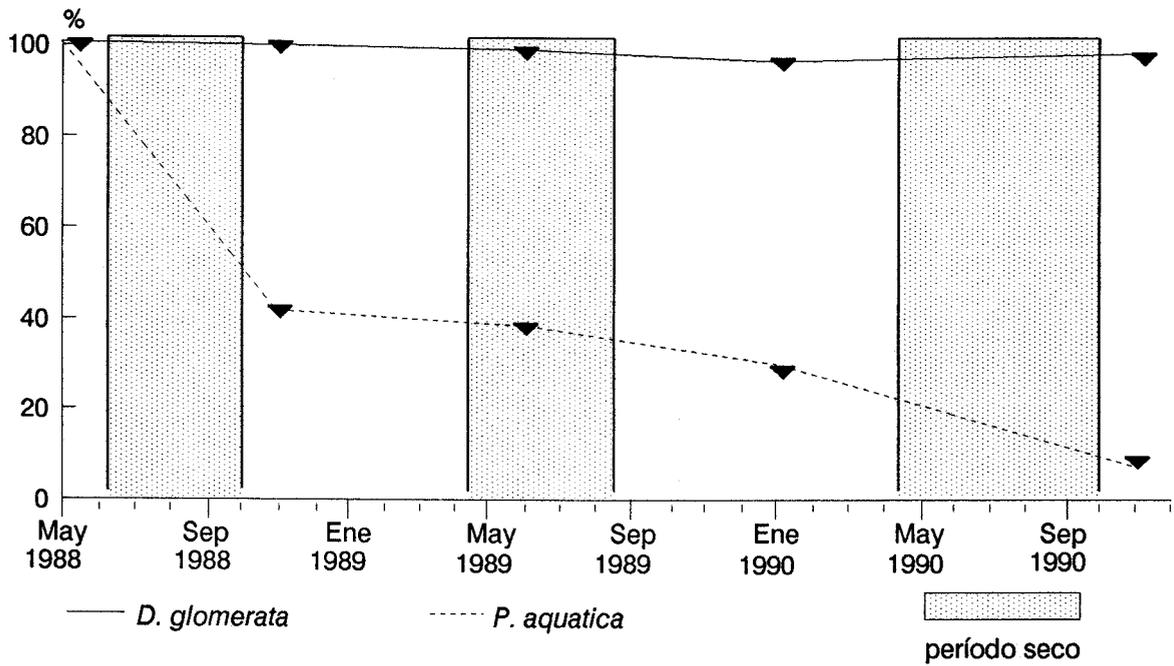


Figura 2. 10 - Porcentaje de cuadros ocupados por plantas de *P. aquatica* y *D. glomerata* en distintas fechas respecto a los cuadros ocupados en la primavera de 1988 (100 %), en parcelas sembradas en el campo.

3 - DISCUSION.

Entre las dos especies estudiadas, *P. aquatica* y *D. glomerata*, existen diferencias muy importantes en el tamaño y morfología de las plantas, en la capacidad de crecimiento, en la respuesta al aumento de agua y de nutrientes en el medio, y en el patrón de distribución de sus raíces en el suelo. Algunas de estas características constituyen adaptaciones a determinadas condiciones físicas del medio y acercan a cada especie a una estrategia diferente en el sentido de Grime (1982).

Phalaris aquatica presenta plantas de mayor tamaño que *Dactylis glomerata* cuando ambas especies se cultivan en condiciones idénticas, manteniendo valores superiores en todas las variables analizadas. Morfológicamente difiere de *D. glomerata* por la biomasa relativa de los distintos órganos, con mayor inversión en componentes estructurales : bases de tallos y raíces, y menor inversión en hojas. Esta morfología es esperable en una especie que en estado adulto presenta una estructuraseudorrizomatosa y cuya forma de ahijamiento, extravaginal, requiere una participación importante de la base de los tallos en el desarrollo de los nuevos hijos. Se ha podido observar que este tipo de ahijamiento va asociado a un marcado patrón de colonización horizontal del espacio desde los primeros estadíos del desarrollo de las plántulas (ver apéndice III).

La capacidad de *P. aquatica* para responder al aumento de nutrientes minerales en el medio es muy alta, aumentando notablemente el peso total, el área foliar y la longitud radical, ahijando más y sufriendo alometrías y modificaciones foliares. Este tipo de respuestas, en especial los aumentos en el área foliar y en el ahijamiento, por aumento de la disponibilidad de nutrientes minerales, han sido señaladas por numerosos autores para otras especies de gramíneas (Margalef, 1974; Fliervoet y Van de Ven, 1984; Belanger et al., 1989, para el área foliar. Langer, 1959; Holmes, 1980; Muslera y Ratera, 1984, para el ahijamiento).

El sistema radical de *P. aquatica* es más superficial que el de *D. glomerata*. Las raíces principales se desarrollan de forma oblícua, formando un ángulo de aproximadamente 45° con la vertical. En consecuencia tienden a ocupar el suelo

formando un cono de base muy ancha, cuyo vértice se encuentra bajo la base de la planta. Durante su desarrollo tiene lugar un continuo reclutamiento de raíces en superficie, donde aumenta progresivamente la longitud acumulada, mientras que solo algunas raíces crecen en niveles más profundos del perfil. Este tipo de enraizamiento coincide con el señalado para esta especie por McWilliam y Kramer (1968), quienes indican que una alta cantidad de las raíces de *P. aquatica* se desarrollan en superficie, mientras que solo unas cuantas llegan a gran profundidad. La acumulación de raíces en la zona superficial del suelo debe favorecer el aprovechamiento de los niveles más fértiles del perfil.

Las características señaladas acercan a esta especie a una estrategia de tipo "Competitiva" en el sentido de Grime (1982), quien define la estrategia competitiva como la gama de características genéticas que permiten un alto nivel de adquisición de recursos en una vegetación densa y productiva. Las plantas mejor dotadas para extraer el exceso de recursos y maximizar la producción de materia seca se verían favorecidas en este ambiente. El crecimiento porseudorizomas de *P. aquatica* también es una de las características de las especies competitivas (según el mismo autor), pues el mayor crecimiento por expansión lateral que conlleva la presencia de los rizomas, junto a una alta estatura de las plantas, posibilita una alta competencia por la luz, el agua y los nutrientes. Chapin (1980 y 1987) también considera que la capacidad de responder fuertemente al aumento de nutrientes en el medio es propia de las especies adaptadas a los hábitats más fértiles.

Dactylis glomerata presenta plantas de menor tamaño que *P. aquatica*, con valores inferiores en todos los parámetros. Morfológicamente presenta mayor proporción de hojas y menor de componentes estructurales: bases de los tallos y raíces, lo que es lógico en una especie que forma macollas y cuya forma de ahijamiento, intravaginal, requiere una menor inversión de la base de los tallos para el desarrollo de los nuevos hijos. Su capacidad de responder al aumento de los nutrientes en el medio es muy baja, con escasos incrementos en peso, superficie foliar y longitud de raíces; sin modificaciones alométricas y sin cambios en la morfología de las hojas. Algunos autores han encontrado una mayor capacidad de respuesta a los nutrientes en esta especie, aumentando el ahijamiento cuando aumenta la disponibilidad de nitrógeno (Yu y Gounot, 1981; Sambo, 1983). No obstante, dada la enorme heterogeneidad genética del taxón "*Dactylis glomerata*" (Mizianty, 1986; Roy y Lumaret, 1987), es lógico encontrar esta disparidad de

resultados, sobre todo cuando en muchos de los casos las pruebas han sido realizadas sobre variedades comerciales seleccionadas por su mayor productividad.

Su enraizamiento es más profundo que el de *P. aquatica*. Las raíces principales crecen verticalmente en el suelo y tienden a ocupar una columna muy profunda, de unos 25 cm de diámetro, situada bajo la proyección de la parte aérea de la planta. El crecimiento radical parece dirigirse de forma secuencial, alternando períodos de profundización, con períodos de crecimiento lateral por ramificación de las raíces principales en los niveles más altos del perfil. La mayor capacidad de esta especie para prospectar la zona profunda del suelo en comparación con otras gramíneas, ha sido señalada por autores como Evans (1978), quien señala que en céspedes establecidos *Dactylis glomerata* enraiza más profundamente que *Lolium perenne*.

Muchas de las características encontradas en *D. glomerata*, han sido identificadas por diferentes autores como adaptaciones a los hábitats con limitaciones hídricas. El desarrollo de sus raíces a gran profundidad permite un mejor acceso a los niveles húmedos del suelo durante la estación seca. Garwood y Sinclair (1979) señalan que esta especie presenta menor sensibilidad a la sequía que *Lolium multiflorum*, debido a su mayor profundidad de enraizamiento (80 cm y 30 cm respectivamente). La propia estructura en macolla es frecuente entre las gramíneas de zonas secas (Coupland, 1980; Caldwell et al., 1983). Los cambios en la relación superficie / peso, que encontramos en nuestros resultados, como respuesta a distintos contenidos de humedad en el medio deben favorecer el control de las pérdidas de agua. Otros mecanismos de adaptación a las restricciones hídricas señalados para esta especie son: un uso económico del agua mediante la disminución de la conductancia estomática y una importante tolerancia a la deshidratación (Spedding y Diekmahns, 1972; Roy et al., 1987). También su especial disposición del parénquima acuoso en el mesófilo de la hoja es interpretada como un mecanismo de control de la transpiración (Metcalf, 1960).

Las características señaladas acercan a esta especie a una estrategia de tipo "Resistente al estrés" en el sentido de Grime (1982). Dentro de esta estrategia se incluye un amplio rango de especies de muy contrastada ecología y forma de vida, que presentan adaptaciones a distintos tipos de limitaciones : luz, agua, nutrientes minerales, temperatura etc... La baja capacidad de crecimiento, encontrada en *D.*

glomerata, incluso en condiciones de alta disponibilidad de recursos, es una de las características comunes a las especies resistentes a las restricciones, ya que están adaptadas a acumular nutrientes más que a maximizar la producción. La morfología en macollas de hojas estrechas de *D. glomerata* también es la forma que predomina entre las gramíneas resistentes a las limitaciones de nutrientes (Grime 1982). Esta especie también presenta una alta capacidad para desarrollarse en condiciones de baja luminosidad, según han señalado distintos autores (Rivas y Rivas, 1963; Vacher, 1984). Ello indica un síndrome de adaptación a bajos niveles de los principales factores físicos que limitan la producción.

Existe relación entre las características morfofuncionales que presentan las dos especies estudiadas y la supervivencia de sus plántulas en el campo, observada durante cuatro años de estudio. Esta relación se ajusta al modelo propuesto por Grime (1982).

D. glomerata, la especie que parece más resistente a las limitaciones de nutrientes y humedad, presenta una alta supervivencia a lo largo del tiempo. Los individuos que se implantan el primer año (1988) persisten durante los tres años siguientes. Sin embargo *P. aquatica*, la especie que parece mejor adaptada para desarrollarse en condiciones más fértiles, sufre importantes recesiones a lo largo de los cuatro años de estudio, con una alta mortalidad de individuos concentrada en los períodos secos estivales.

El período estival es una fase crítica para las gramíneas perennes mediterráneas, muchas de las cuales, como *P. aquatica* y *D. glomerata*, sobreviven a esta época en un estado de dormancia (hemcriptófitos) en el que la actividad, muy ralentizada, se reduce a los órganos subterráneos: raíces y yemas de resistencia (en *P. aquatica* los tallos portadores de espigas también se mantienen verdes en el verano, obs. pers.). El mantenimiento de las yemas durmientes se realiza gracias al aporte de agua de las raíces profundas, que en los individuos adultos llegan a los niveles húmedos del suelo y pueden compensar las pérdidas por transpiración (Joffre et. al., 1987; McWilliam y Kramer, 1968).

El enraizamiento más superficial de *P. aquatica* debe ser la causa principal de la mortalidad de plantas jóvenes durante el verano, especialmente tras el establecimiento (primer año: 1988) cuando la mortalidad estival fue más elevada.

Posteriormente las plantas siguen mostrando sensibilidad a las condiciones climáticas, ya que sufrieron una segunda mortandad el tercer año (1990), que presentó un verano muy largo y concentró las precipitaciones en el otoño y el invierno (capítulo primero). La elevada humedad en el suelo durante el período otoño-invierno que se produjo el primer y el tercer año, también debió contribuir a que las raíces no alcanzaran una profundidad de penetración adecuada (Fitter, 1986) aumentando la mortalidad. Por el contrario la supervivencia estival fué alta el segundo año (1989), en el que la precipitaciones estuvieron mejor distribuídas y el verano fue tardío y no muy largo.

Otro posible mecanismo relacionado con la mortandad de plantas de esta especie, podría ser una escasa producción de yemas durmientes (esenciales para el rebrote otoñal) durante los estadíos juveniles, ya que la inmensa mayor parte de las plantas sembradas en el campo no llegaron a producir espigas durante los años de estudio, y las yemas, en *P. aquatica*, se desarrollan en los entrenudos engrosados de la base de las espigas, según McWilliam y Kramer (op. cit.). Sin embargo en nuestro caso también se han encontrado estas yemas en losseudorizomas de las plantas adultas (obs. pers.), y deben existir en las plantas jóvenes aunque no florezcan, ya que las plantas sobrevivieron durante el verano del segundo año, rebrotando en el otoño. Este mecanismo no parece ser la causa principal de mortalidad.

A la vista de los resultados encontrados no se puede concluir que la forma de vida perenne esté mal adaptada al ambiente físico de los pastizales mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla. Hay especies como *P. aquatica* más sensible a la sequía estival durante los estadíos juveniles, pero otras como *D. glomerata* se muestra bastante resistente a este factor. La actual distribución de estas especies en los pastos mediterráneos de la Península Ibérica, restringidas a las zonas más húmedas y eutrofas (Montoya, 1983, Rivas y Rivas, op. cit.; Vacher 1984), no se explica exclusivamente por sus características adaptativas a los factores físicos.

2.B - ESPECIES ANUALES, COMPARACION CON PERENNES.

Para determinar si las especies anuales presentan características que indiquen que están mejor adaptadas que las perennes a las condiciones físicas de los pastizales mediterráneos, se ha estudiado la respuesta a distintos contenidos de nutrientes y humedad en tres especies anuales y se ha comparado con la de las especies perennes que se acaban de estudiar.

1- METODOLOGIA.

A la vez que se cultivaron las especies perennes en el experimento presentado en el apartado anterior, se cultivaron las anuales: *Agrostis pourretii*, *Vulpia geniculata* y *Bromus hordeaceus*, siguiendo una metodología idéntica. Este experimento se ha hecho en colaboración con Jose Manuel Laffarga.

Se comparan solo dos tratamientos : Rico Húmedo (RH) y Pobre Seco (PS), que representan las situaciones más extremas de disponibilidad hídrica y trófica y resumen bien las variaciones en el crecimiento de las plantas.

Se han analizado las mismas variables que en el caso anterior.

Para ver si las variables difieren significativamente entre especies dentro de cada tratamiento, se han comparado mediante análisis de la varianza de una entrada.

Para ver si las variables difieren de forma significativa entre tratamientos dentro de cada especie, se han comparado mediante el mismo análisis.

La "respuesta" (R) a la disponibilidad de recursos (nutrientes y humedad) se ha analizado a partir del cociente de las biomásas totales en medio Rico Húmedo y Pobre Seco (en logaritmos naturales):

$$R = \text{Ln} [\text{biomasa total en medio RH} / \text{biomasa total en medio PS}]$$

Este criterio es equiparable al utilizado por Bradshaw et al. (1964) para el análisis de la respuesta a distintos niveles de nitrógeno en ocho especies de gramíneas. Dichos autores utilizan el cociente entre la máxima y la mínima producción a seis concentraciones de nitrógeno. Este índice es un indicador de la sensibilidad al estrés de las distintas especies (Shiple y Keddy, 1988). Las especies más sensibles serían las que experimentan mayor decremento del crecimiento para un decremento de recursos determinado.

2.- RESULTADOS.

Cuando las plantas se cultivan en medio Rico y Húmedo (figura 2.11) la biomasa total está positivamente relacionada con el peso de semilla en las tres especies anuales y la perenne *P. aquatica* : $r = 0.997$, $p < 0.001$, pero *D. glomerata* queda fuera de la regresión, ya que presenta un valor de biomasa total muy inferior al resto de las especies.

La biomasa aérea también aumenta con el peso de semilla (tabla 2.5), pero las perennes tienden a presentar menor biomasa aérea que las anuales, a igualdad de peso de semillas (*P. aquatica* presenta un valor más bajo que *B. hordeaceus*, mientras que *D. glomerata* se aleja mucho de las demás especies). Por el contrario, la biomasa subterránea tiende a ser proporcionalmente mayor en las perennes (en *P. aquatica* es mayor que en *B. hordeaceus* y en *D. glomerata* es similar a *A. pourretii*). En consecuencia, el cociente : subterráneo / aéreo es significativamente mayor en las perennes que en las anuales.

La relación : superficie foliar / peso total (LAR) es similar en todas las especies (tabla 2.5).

Las raíces de las especies perennes muestran una relación : longitud radical / peso radical (SRL) inferior a las anuales (tabla 2.5), lo que indica que tienen raíces más gruesas.

Cuando el medio de cultivo es Pobre y Seco (tabla 2.6) las diferencias entre especies dejan de ser significativas para casi todas las variables analizadas. No

obstante *D. glomerata* mantiene una biomasa total, aérea y radical significativamente inferior al resto de las especies.

El componente radical (tabla 2.6) mantiene las mismas diferencias, entre anuales y perennes, que se encuentran en el tratamiento Rico y Húmedo. Las perennes presentan un cociente subterráneo / aéreo mayor (o mayor proporción de raíces) y una relación longitud radical / peso radical (SRL) inferior.

Comparando el efecto de los dos tratamientos en cada especie (tabla 2.7), se observa que en todas ellas se produce un descenso de biomasa aérea, subterránea y total, así como de superficie foliar y longitud de raíces, al descender la disponibilidad de recursos. La pérdida de peso total y aéreo es proporcionalmente mayor en las especies de mayor peso de semilla.

El cociente subterráneo / aéreo, por el contrario, aumenta al descender los recursos (tabla 2.7).

La razón superficie foliar/peso total (LAR) disminuye en las especies perennes, mientras que en las anuales no cambia de forma significativa (tabla 2.7).

La razón longitud radical / peso radical (SRL) se mantiene igual en todas las especies salvo en *A. pourretii* que desciende (tabla 2.7).

La respuesta de las distintas especies a la disponibilidad de nutrientes y humedad (figura 2.12) está correlacionada positivamente con el peso de semilla ($r = 0.892$, $p < 0.05$). Las especies de mayor peso de semillas son las que mejor responden al aumento de agua y nutrientes.

Esta respuesta también está relacionada con la forma de vida, siendo mayor en anuales que en perennes, a igualdad de peso de semilla. *D. glomerata* presenta un valor muy inferior a *V. geniculata*, la anual de peso de semilla similar, y *P. aquatica* también está por debajo de *B. hordeaceus*, la anual de peso de semilla semejante.

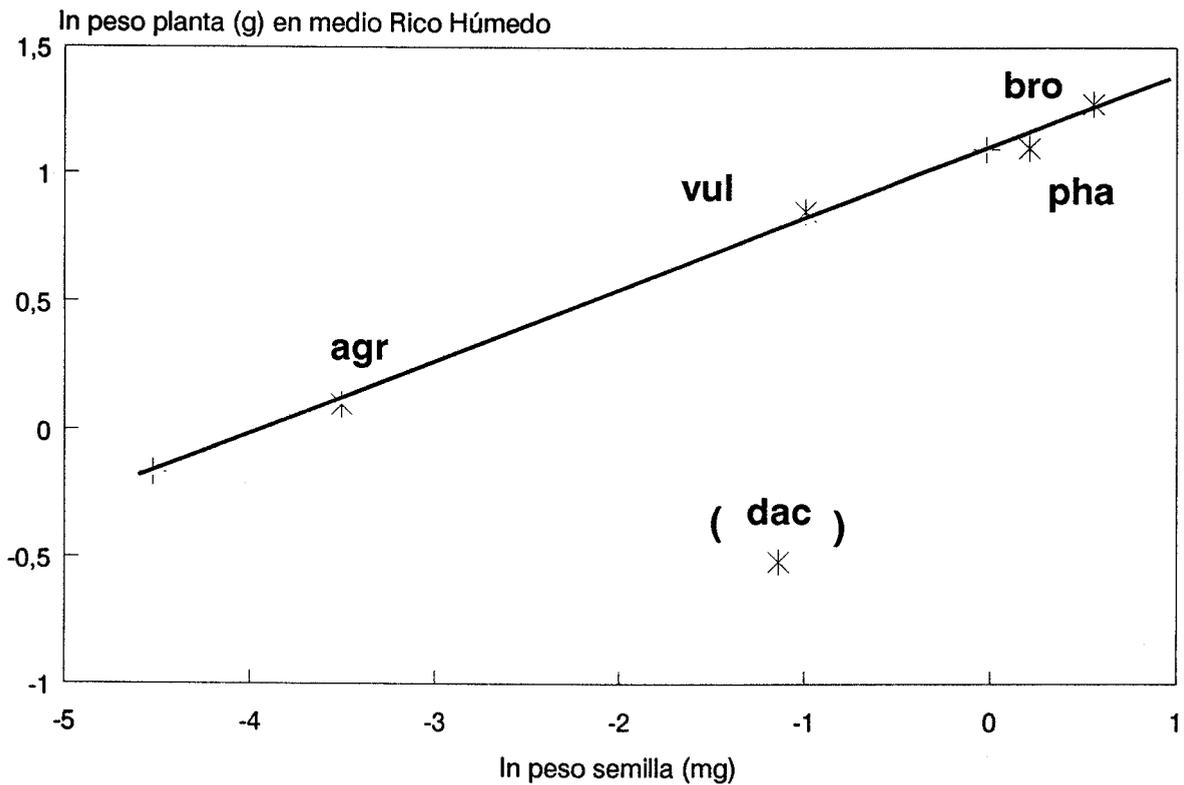


Figura 2.11 - Relación entre el peso total de las plantas tras 8 semanas de cultivo en condiciones productivas (Rico Húmedo) y el peso de semilla : $r = 0,997$, $p < 0.001$. **agr** = *Agrostis pourretii* , **vul** = *Vulpia geniculata* , **bro** = *Bromus hordeaceus* , **dac** = *Dactylis glomerata* , **Pha** = *Phalaris aquatica*

MEDIO RICO HUMEDO					
	<i>Phalaris aquatica</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Vulpia geniculata</i>	<i>Agrostis pouretii</i>
peso de semilla (mg)	1,23	0,32	1,74	0,37	0,03
PESO TOTAL(g)	3,009 a (0,778)	0,596 d (0,204)	3,576 a (0,635)	2,345 b (0,741)	1,103 c (0,436)
PESO AEREO (g)	2,154 b (0,407)	0,468 d (0,169)	3,029 a (0,464)	1,894 b (0,659)	0,937 c (0,372)
PESO RADICAL (g)	0,856 a (0,427)	0,128 c (0,038)	0,547 b (0,253)	0,451 b (0,086)	0,166 c (0,073)
SUB/AER	0,386 a (0,140)	0,279 b (0,040)	0,178 c (0,070)	0,251 d (0,058)	0,178 c (0,044)
AREA FOLIAR (cm ²)	591 a (153)	137 c (49)	638 a (53)	421 b (156)	241 b (144)
LAR (cm ² /g)	199 a (42)	232 a (26)	184 a (47)	183 a (43)	209 a (35)
LONGITUD RADICAL (m)	139,2 a (54,1)	30,1 b (12,1)	192,2 a (59,5)	152,9 a (47,4)	107,5 a (34,8)
SRL (cm /g)	192,6 c (30,7)	234,9 c (29,8)	374,8 b (72,3)	333,7 b (42,3)	679,7 a (91,3)

Tabla 2.5 - Valores medios y desviaciones típicas (entre paréntesis) de las distintas variables en el tratamiento Rico Húmedo. Se comparan las diferencias entre especies (análisis de la varianza de una entrada), letras diferentes indican valores significativamente distintos: $p < 0,05$. SUB/AER = Biomasa subterránea / Biomasa aérea. LAR (Leaf Area Ratio) = Superficie foliar / Biomasa total. SRL (Specific Root Length) = Longitud radical / Biomasa radical.

MEDIO POBRE SECO					
	<i>Phalaris aquatica</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Vulpia geniculata</i>	<i>Agrostis Pourretii</i>
peso de semilla (mg)	1,23	0,32	1,74	0,37	0,03
PESO TOTAL (g)	1,066 a (0,304)	0,343 b (0,173)	0,963 a (0,084)	0,972 a (0,189)	0,718 a (0,266)
PESO AEREO (g)	0,643 a (0,116)	0,235 b (0,134)	0,705 a (0,086)	0,763 a (0,149)	0,553 a (0,210)
PESO RADICAL(g)	0,423 a (0,217)	0,108 c (0,045)	0,258 b (0,018)	0,209 b (0,055)	0,165 bc (0,070)
SUB / AER	0,644 a (0,262)	0,511 a (0,172)	0,371 b (0,060)	0,275 b (0,061)	0,305 b (0,092)
AREA FOLIAR (cm ²)	129 b (38)	62 c (29)	197 a (35)	191 a (45)	134 b (65)
LAR (cm ² / g)	124 a (28)	186 b (28)	203 b (24)	196 b (21)	182 b (20)
LONGITUD RADICAL (m)	58,8 b (12,3)	27,8 c (16,5)	95,5 a (21,9)	65,2 a (10,6)	66,3 a (24,7)
SRL (cm /g)	198,5 c (39,7)	273,7 b (25,8)	371,4 a (84,1)	321,5 a (51,9)	425,5 a (118,1)

Tabla 2.6 - Valores medios y desviaciones típicas (entre paréntesis) de las distintas variables en el tratamiento Pobre Seco. Se comparan las diferencias entre especies (análisis de la varianza de una entrada), letras diferentes indican valores significativamente distintos : $p < 0,05$. SUB/AER = Biomasa subterránea / Biomasa aérea. LAR (Leaf Area Ratio) = Superficie foliar / Biomasa total. SRL (Specific Root Length) = Longitud radical / Biomasa radical.

DIFERENCIAS ENTRE TRATAMIENTOS (RH frente a PS)

	<i>Phalaris aquatica</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Vulpia geniculata</i>	<i>Agrostis pourretii</i>
PESO					
TOTAL (g)	*	*	*	*	*
PESO					
AEREO (g)	*	*	*	*	*
PESO					
RADICAL(g)	*	*	*	*	ns
SUB/AER	*	*	*	ns	*
AREA					
FOLIAR (cm ²)	*	*	*	*	*
LAR					
(cm ² /g)	*	*	ns	ns	ns
LONGITUD					
RADICAL (m)	*	ns	*	*	*
SRL (cm/g)	ns	ns	ns	ns	*

Tabla 2.7 - Se indica si las variables presentadas en las tablas 2.5 y 2.6 difieren significativamente entre tratamientos (análisis de la varianza de una entrada): * = diferencia significativa ($p < 0,05$); ns = no significativa. RH (Rico Húmedo), PS (Pobre Seco).

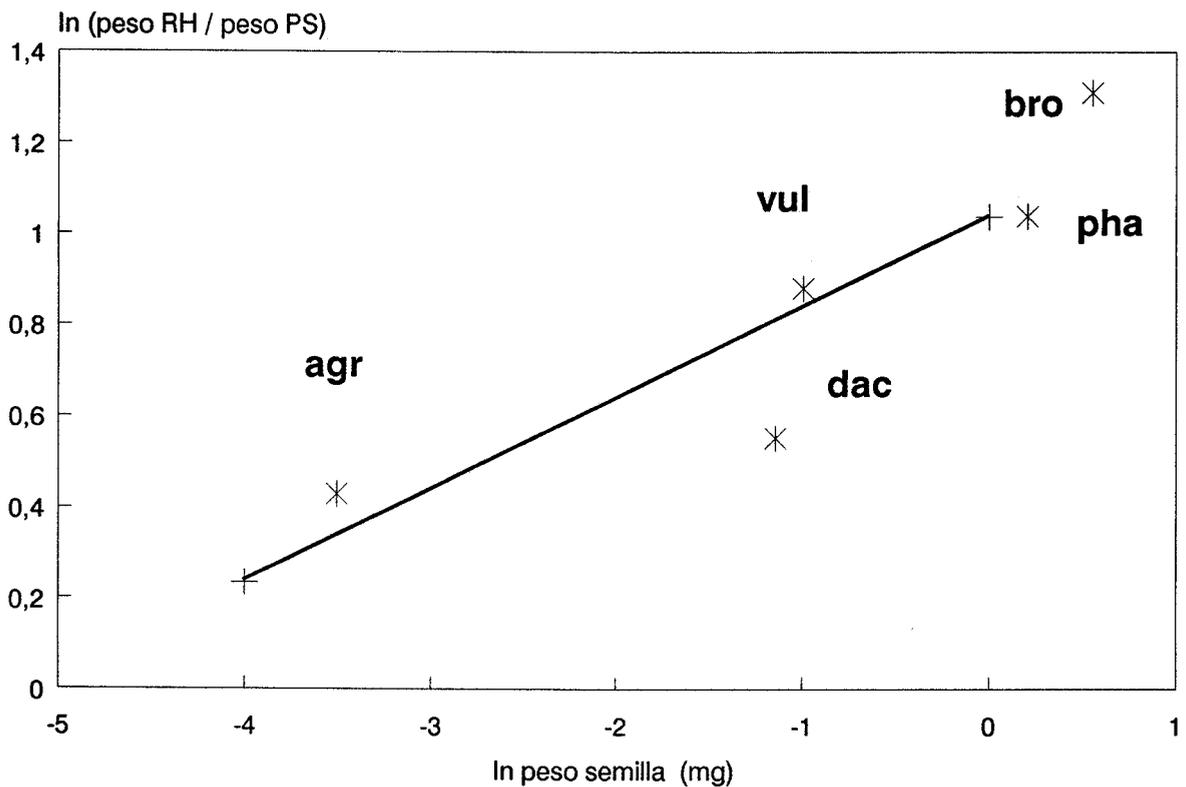


Figura 2.12 - Relación entre la respuesta de las plantas a la disponibilidad de recursos en el medio y el peso de semilla tras 8 semanas de cultivo. $r = 0,892$, $p < 0,05$. (peso RH = peso de las plantas en medio Rico Húmedo, peso PS = peso de las plantas en medio Pobre Seco) ; **agr** = *Agrostis pourretii*, **vul** = *Vulpia geniculata*, **bro** = *Bromus hordeaceus*, **dac** = *Dactylis glomerata*, **pha** = *Phalaris aquatica*

3 - DISCUSION.

El efecto de la humedad y los nutrientes sobre el crecimiento de las especies anuales es similar al encontrado en *P. aquatica* y *D. glomerata*, que se discute en el apartado anterior.

Cuando las plantas se desarrollan en condiciones de alta disponibilidad de recursos el tamaño que alcanzan al final del experimento se correlaciona positivamente con el tamaño de semilla, salvo en *D. glomerata*. Estos resultados concuerdan con los de Laffarga y Leiva (1991) que encuentran la misma relación cuando se cultivan las mismas especies durante tiempos más cortos (tres semanas), en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes y agua.

A igualdad de peso de semilla existen diferencias morfológicas entre especies anuales y perennes que concuerdan con las ya señaladas por otros autores. Las especies perennes presentan un componente subterráneo proporcionalmente más importante que las anuales (Turkington y Cavers, 1978; Zangerl y Bazzaz, 1983; Jackson y Roy, 1986; de Sousa y Vieira da Silva, 1987; Joffre et al. 1987) y sus raíces presentan menor longitud por unidad de peso, lo que representa una mayor inversión de biomasa para la fabricación de una unidad de longitud radical (Bazilevich y Titlyanova, 1980; Leiva, 1986).

En numerosos trabajos se ha encontrado que las especies perennes presentan menores tasas de crecimiento que las anuales (Scurfield, 1963; van Dobben, 1967; Grime y Hunt, 1975; Turkington y Cavers, op. cit.; Jackson y Roy, 1986; Muller y Garnier, 1990, Laffarga y Leiva, 1991). También Harris (1967) y Harris y Wilson (1970) encuentran menor crecimiento invernal en las especies perennes durante el primer año de vida. Su mayor inversión en el componente radical ha sido señalada como la causa de las inferiores tasas de crecimiento (Jackson y Roy, op. cit.; van Dobben, op.cit.). Sin embargo, esta tendencia no siempre se verifica (Bradshaw et al., 1964; Barbour, 1967). En nuestro caso solo se aprecia claramente en *D. glomerata*, que con mayor inversión en el componente radical que las especies anuales, alcanza un tamaño final muy inferior. No ocurre lo

mismo en *P. aquatica*, que también invierte más en raíces que las anuales, pero alcanza un tamaño final que está entre los más altos del conjunto.

La respuesta a la disponibilidad de nutrientes y agua, que es un indicador de la sensibilidad de las plantas al estrés (Shiple y Keddy, 1988), también se correlaciona positivamente con el peso de semilla. Las especies con mayor peso de semilla parecen más sensibles a las restricciones de agua y nutrientes. No obstante existen diferencias entre anuales y perennes. Las perennes tienden a ser relativamente menos sensibles que las anuales de peso de semilla similar, especialmente *D. glomerata*, cuya respuesta al aumento de recursos en el medio es muy baja.

Según estos resultados las especies de semilla más grande estarían bien adaptadas para desarrollarse en condiciones de alta fertilidad, donde alcanzarían un alto crecimiento y presentarían mayor capacidad competitiva, pero se verían desfavorecidas en condiciones de recursos limitantes, al ser más sensibles a las limitaciones de nutrientes y agua. Por el contrario, las especies de semilla pequeña se verían menos afectadas en condiciones adversas, donde podrían resistir mejor, ya que son menos sensibles a las restricciones. Fernandez et. al. (1989) también encuentran que existe relación entre el peso de semillas de las especies anuales y la adversidad del medio. Las especies de semilla pequeña (0,01 a 1 mg) predominan en condiciones adversas, mientras que las de semilla grande (1 a 100 mg) son dominantes en condiciones de mayor fertilidad. Igualmente Gurevitch et al. (1990) encuentran una jerarquía de superioridad competitiva, entre distintas especies, igual a la jerarquía de sus pesos de semilla.

Entre las dos formas de vida, las perennes tienden a ser menos sensibles a las limitaciones del medio que las anuales de peso de semilla similar, especialmente *D. glomerata*. Ello indica que estas últimas son más tolerantes a las restricciones que las anuales. Estas diferencias que se manifiestan a nivel de plántula son lógicas entre dos formas de vida que afrontan las variaciones temporales en el medio de forma totalmente diferente. A la escala temporal que se desarrollan las anuales, las condiciones ambientales son mucho menos restrictivas, ya que completan su desarrollo y producen las semillas durante el período húmedo del año. Su estrategia está dirigida a evitar las limitaciones hídricas durante la estación crítica (McWilliam y Kramer, 1968), presentando una fenología muy independiente de la duración de la

estación húmeda, sin diferencias en la floración ni en la salida reproductiva entre plantas sometidas a períodos húmedos de distinta duración (Jackson y Roy, 1986). Las perennes son mucho más longevas, de forma que las condiciones ambientales presentan un rango de variación mucho más importante, con períodos estivales muy restrictivos. Su ciclo de crecimiento está acoplado a la duración de la estación húmeda, alargando su crecimiento cuando se alarga la estación, y sufriendo una dormancia estival que está "inducida" por las condiciones climáticas como un mecanismo de escape a la sequía (Silsbury, 1960; Hoen, 1968).

Estos resultados muestran que ambas formas de vida parecen bien adaptadas a las condiciones físicas mediterráneas, aunque con estrategias diferentes. En este sentido, Southwood (1988) indica la existencia de diferentes soluciones adaptativas frente a una situación ambiental particular. La hipótesis de que las gramíneas anuales están mejor adaptadas que las perennes al ambiente físico mediterráneo se debe rechazar. Ambos grupos incluyen especies que parecen bien adaptadas a las distintas situaciones que se pueden encontrar, desde las más ricas y húmedas (las de elevado peso de semilla y alta capacidad de respuesta al aumento de recursos) a las más pobres y secas (las de bajo peso de semilla y escasa capacidad de crecimiento).

3 - RESPUESTA A LA DEFOLIACION Y AL PASTOREO INTENSO EN ESPECIES ANUALES Y PERENNES.

El objetivo de este estudio es analizar cómo afecta la defoliación y el pastoreo intenso al crecimiento y la supervivencia de las especies anuales y perennes.

El estudio se ha abordado mediante la realización de tres experiencias :

En primer lugar se analiza el efecto de la defoliación sobre el crecimiento y la morfología de las plantas de las tres especies anuales: *Agrostis pourretii*, *Vulpia geniculata*, *Bromus hordeaceus*, y las dos perennes: *Dactylis glomerata* y *Phalaris aquatica*, distinguiendo en estas últimas entre las plantas en su primer año de vida y los adultos de varios años de edad.

Los resultados de esta experiencias se contrastan con un estudio de la evolución de la frecuencia de las especies en el campo, bajo pastoreo continuo y bajo protección.

A raíz de los resultados obtenidos, se estudia el efecto de la defoliación sobre el rebrote otoñal de perennes.

1- METODOLOGIA.

1.1- Respuesta a la defoliación de las especies anuales y perennes en condiciones favorables y adversas.

En el invierno de 1987 se extrajeron 20 plantas de *P. aquatica* (clones de tamaño similar) y otras tantas de *D. glomerata* (macollas de tamaño homogéneo) en la zona de estudio, y se plantaron en macetas de 3.500 cm³ de volumen llenas de arena de río lavada y suelo procedente de la parcela experimental, mezclados al 50%. Las plantas se mantuvieron en invernadero durante tres años para su aclimatación. En septiembre de 1989, antes del rebrote otoñal, se separaron una serie de propágulos vegetativos de estas plantas y se sembraron en tubos de PVC, de 15 cm de diámetro x 50 cm de profundidad, llenos de arena de río lavada, manteniéndose en el invernadero.

En *P. aquatica* cada propágulo vegetativo estaba formado por un segmento verde de una caña floral, con yemas en su base, y parte de las raíces asociadas. En *D. glomerata*, por un tallo vegetativo, con parte de las hojas secas del ciclo anterior y parte de las raíces asociadas. Todos los propágulos se pesaron antes de sembrarlos y se estimó el peso seco de las raíces y la parte aérea, pesando 10 propágulos análogos, de cada especie, secados en estufa a 80 °C durante 48 h.

En noviembre de 1989, cuando los propágulos vegetativos de las perennes ya habían rebrotado, se pusieron a germinar semillas de *Agrostis pourretii*, *Vulpia geniculata*, *Bromus hordeaceus*, *Phalaris aquatica* y *Dactylis glomerata*, en tubos idénticos y en las mismas condiciones que los propágulos vegetativos de perennes. Todas las plantas se regaron diariamente con agua y una vez a la semana con solución nutritiva Long Ashton, para su mantenimiento.

El 25 de enero de 1990 se seleccionaron 20 individuos de cada especie, procedentes de semilla, de tamaño similar, y 20 propágulos vegetativos de tamaño homogéneo de las especies perennes. Se sometieron a dos tratamientos de cultivo : Rico y Húmedo (RH) y Pobre y Seco (PS). Estos tratamientos son iguales a los descritos en experimentos anteriores (capítulo segundo). La experiencia anterior había demostrado que la comparación de estos tratamientos extremos es la de mayor significación y más utilidad por la simplificación que supone.

Tras cuatro semanas de cultivo en estas condiciones, se aplicaron los tratamientos de defoliación con dos intensidades ; Suave (def.S) y Fuerte (def.F).

- La **Defoliación suave** se realizó extrayendo inicialmente el 75% de la superficie foliar, para evitar el autosombreado de las plantas. Posteriormente se extrajo, una vez a la semana, la misma proporción del nuevo tejido producido.

- La **Defoliación fuerte** consistió en la extracción inicial del 88% de la superficie foliar y tres extracciones posteriores, una vez a la semana, del nuevo tejido producido, con el mismo porcentaje de extracción (88 %). A partir del cuarto corte y dado que la evolución de la biomasa extraída en los primeros cortes no difería significativamente entre tratamientos, se intensificó el procedimiento cortando semanalmente las plantas a una altura de 5 cm del suelo.

En total se realizaron 9 cortes en ambos tratamientos .

Se pusieron 5 réplicas por especie, procedencia (anuales, perennes de semilla y de propágulos vegetativos) y tratamiento, utilizándose un total de 140 plantas .

El 26 de abril se extrajeron todas las plantas, se lavaron las raíces para eliminar la arena y se separaron de la parte aérea. Ambas fracciones se secaron en estufa a 80 °C durante 48 h, pesándose después.

Durante el período de estudio (25 de enero al 26 abril) la duración del día evolucionó de 10,5 h a 13,0 h. La temperatura media máxima del invernadero fue de 35,0 °C y la mínima de 11,6 °C

1.1.1- Variables analizadas y tratamiento de los datos

A partir de la biomasa aérea y subterránea al final del experimento, y la biomasa extraída en los sucesivos cortes se han calculado distintas variables e índices:

Biomasa aérea = biomasa aérea al final + biomasa extraída en los 9 cortes

Biomasa radical = biomasa de las raíces al final del experimento.

* (en los propágulos vegetativos de las especies perennes, a las variables anteriores se les ha restado la biomasa aérea y radical heredada del ciclo anterior, para eliminar la variabilidad inicial entre réplicas).

Subterráneo / Aéreo = biomasa radical / biomasa aérea

Tasa de Reducción por defoliación (Rd), o decremento de biomasa en los tratamientos con defoliación Fuerte respecto a los tratamientos con defoliación Suave, en porcentaje:

$$Rd = 100 \times \frac{\text{biomasa media en el tratamiento (def.S)} - \text{biomasa media en el tratamiento (def. F)}}{\text{biomasa media en el tratamiento (def.S)}}$$

Para ver si las diferencias en la disponibilidad de recursos y en la intensidad de la defoliación producen diferencias en la biomasa de las plantas, se ha realizado un análisis de la varianza de doble entrada, para cada especie. Esto también permite evaluar si hay interacciones entre tratamientos. Además se ha calculado la contribución de cada tratamiento a la variación total, para ver la importancia relativa del nivel de recursos disponibles y de la intensidad de defoliación (Sokal y Rohlf, 1969).

1.2- Evolución temporal de la frecuencia de las especies en el campo bajo distinta intensidad de pastoreo.

En el invierno de 1988 se escogieron dos parcelas permanentes de 1 x 10 m en el área de estudio, donde existían rodales establecidos de *P. aquatica*, y se señalaron con clavos fijos al suelo. Una de las parcelas se estableció en la zona protegida del pastoreo y la otra en la zona adyacente con pastoreo libre.

Para estimar la frecuencia de la especie se extendió una malla sobre cada parcela, con cuadros de 20 x 20 cm de luz (5 x 50 cuadros) anotándose en cada muestreo los cuadros en los que aparecían plantas enraizadas. El muestreo se repitió 7 veces durante cuatro años agrícolas : en el invierno y la primavera del año 87/88 (30/1/88 y 18/5/88); en el otoño y principios del verano del año 88/89 (29/11/88 y 3/6/89); en el invierno y la primavera del año 89/90 (23/12/89 y 25/5/90) y en el otoño del año 90/91 (16/11/90).

En *D. glomerata* no se pudo realizar un estudio similar debido a la baja representación de esta especie en la zona.

La estima de la frecuencia de las especies anuales : *Agrostis pourretii*, *Vulpia geniculata* y *Bromus hordeaceus*, ha sido proporcionada por Isabel Roldán, que la ha estimado en la misma zona y con el mismo método. Dos parcelas permanentes de 0,4 x 30 m se establecieron en el área de estudio, una en la zona protegida y otra en la zona adyacente con pastoreo libre. Sobre cada parcela se extendió una malla con cuadros de 20 x 20 cm de luz (2 x 150 cuadros) y se anotaron en cada muestreo los cuadros donde había plantas enraizadas de cada especie. Los muestreos se realizaron en mayo de los años 1989, 1990 y 1991.

La frecuencia de cada especie se expresa como el porcentaje de cuadros ocupados respecto al número total de cuadros muestreados en cada parcela (Moore y Chapman, 1976).

1.3 - Efecto de la defoliación sobre el rebrote otoñal de perennes bajo dos tratamientos de abonado.

En la primavera del año 1989 se escogieron dos parcelas de 5 x 2 m, con rodales homogéneos de *P. aquatica* en la zona protegida del ganado del área de estudio. Otras dos parcelas de las mismas dimensiones se establecieron sobre rodales de *D. glomerata*. Estas últimas parcelas corresponden a las sembradas con *Dactylis glomerata* en 1984 (ver apartado III). Una de las parcelas de cada especie se abonó con NO₃NH₄ en la primavera (21/3/89), a razón de 40 Kg de N / Ha y se repitió la misma dosis de abonado al invierno siguiente (10/1/90). La otra parcela se mantuvo sin abonar.

En cada parcela se dispusieron dos cuadros de 50 x 50 cm. En el caso de *P. aquatica* sobre rodales densos, en el caso de *D. glomerata* al azar, ya que la densidad de plantas era alta y homogénea.. En uno de los cuadros de las parcelas abonadas y en otro de las parcelas sin abonar se cortó mensualmente la parte aérea de las plantas a 5 cm de altura. Se realizaron 6 cortes en total, el primero al comienzo del invierno (7/12/89) y el último al final de la primavera (10/5/90).

Se ha estudiado el efecto de cada tratamiento sobre la frecuencia de tallos enraizados (Moore y Chapman, 1975). Para ello en cada cuadro se establecieron 11 líneas de 50 cm de longitud, cuyos extremos se señalaron con clavos en el suelo. En cada línea se muestrearon 25 puntos separados 2 cm entre sí, colocando una aguja vertical en cada punto. Los puntos en que el extremo de la aguja tocaba un tallo enraizado de la especie, se anotaron como presencias. En total se muestrearon 275 puntos por cuadro. La frecuencia de los tallos enraizados se ha calculado como el cociente entre el número de presencias y el número de puntos muestreados.

El muestreo se repitió tres veces : en diciembre de 1989, mayo de 1989 y noviembre de 1990, las dos primeras veces para ver la evolución de la frecuencia de los tallos enraizados a lo largo del año, y la última para ver el rebrote otoñal

En *D. glomerata* no fué posible discriminar los tallos rebrotados y no rebrotados en el otoño, dado lo compacto de las macollas de esta especie. Al no poderse cuantificar el rebrote, los resultados no se han incluido en el trabajo.

2 - RESULTADOS.

2.1- Respuesta a la defoliación de las especies anuales y perennes en condiciones favorables y adversas.

2.1.1 - Importancia relativa de los tratamientos : recursos disponibles e intensidad de defoliación.

Los análisis de la varianza de doble entrada (tablas 3.1, 3.2 y 3.3) muestran que en casi todas las especies las variables analizadas cambian significativamente al cambiar el nivel de recursos disponibles (nutrientes-humedad) y la intensidad de la defoliación. Sin embargo, entre ambos tratamientos no se producen interacciones significativas, salvo algunas excepciones, lo que indica que las respuestas de las plantas a la disponibilidad de recursos y a la intensidad de defoliación varían de forma independiente.

En todas las especies la biomasa total y la biomasa aérea (tablas 3.1 y 3.2) varían más por efecto de los recursos disponibles que por la intensidad de defoliación. Mientras que el nivel de recursos explica más del 50% de la variación de la biomasa total y más del 75% de la variación de la biomasa aérea, la intensidad de defoliación explica alrededor del 20% de la variación de cada una de estas variables.

La biomasa subterránea, sin embargo, se ve más afectada por la intensidad de la defoliación que por el nivel de recursos disponibles (tabla 3.3), ya que la contribución del primer tratamiento a la variación total (más del 40%) es mucho más importante que la contribución del segundo (menos del 21%). La única excepción la constituye *V. geniculata*, en la cual el nivel de recursos explica mayor proporción de la variación total (52,3%), aunque la contribución de la defoliación sigue siendo importante (36,9%).

BIOMASA TOTAL				
	Total	Recursos	Defoliación	Interacción
<i>A. pourretii</i>	78,41	*** 65,23	* 13,18	ns -
<i>V. geniculata</i>	91,03	*** 64,39	** 18,07	*** 8,57
<i>B. hordeaceus</i>	88,65	*** 78,65	** 10,00	ns -
<i>D. glomerata</i> (de semilla)	80,19	*** 65,82	** 14,37	ns -
<i>P. aquatica</i> (de semilla)	89,80	*** 82,79	** 7,01	ns -
<i>D. glomerata</i> (prop. veg.)	84,34	*** 55,38	** 28,96	ns -
<i>P. aquatica</i> (prop. veg.)	95,42	*** 85,65	*** 9,77	ns -

Tabla 3.1 - Porcentaje de la variación en la "Biomasa total" explicada por el análisis (Total) y contribución de la **disponibilidad de recursos** (Recursos) y la **intensidad de defoliación** (Defoliación) a la varianza total. Se indica si las diferencias producidas por cada tratamiento son significativas y si hay interacciones entre tratamientos : * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = no significativo.

BIOMASA AEREA				
	Total	Recursos	Defoliación	Interacción
<i>A. pourretii</i>	78,14	*** 78,14	ns -	ns -
<i>V. geniculata</i>	93,42	*** 76,72	** 09,36	* 7,34
<i>B. hordeaceus</i>	94,33	*** 85,18	** 05,20	* 3,95
<i>D. glomerata</i> (de semilla)	88,65	*** 84,75	* 03,90	ns -
<i>P. aquatica</i> (de semilla)	93,12	*** 89,77	* 03,35	ns -
<i>D. glomerata</i> (prop. veg.)	87,80	*** 76,61	** 11,19	ns -
<i>P. aquatica</i> (prop. veg.)	96,85	*** 94,03	** 02,82	ns -

Tabla 3.2 - Porcentaje de la variación en la "Biomasa aérea" explicada por el análisis (Total) y contribución de la **disponibilidad de recursos** (Recursos) y la **intensidad de defoliación** (Defoliación) a la varianza total. Se indica si las diferencias producidas por cada tratamiento son significativas y si hay interacciones entre tratamientos : * = p 0,05; ** = p 0,01; *** = p 0,001; ns = no significativo.

BIOMASA RADICAL				
	Total	Defoliación	Recursos	Interacción
<i>A. pourretii</i>	63,78	** 43,76	* 20,02	ns -
<i>V. geniculata</i>	99,12	***40,98	*** 58,14	ns -
<i>B. hordeaceus</i>	76,90	*** 76,90	ns -	ns -
<i>D. glomerata</i> (de semilla)	73,37	* 52,99	*** 20,38	ns -
<i>P. aquatica</i> (de semilla)	42,98	** 42,98	ns -	ns -
<i>D. glomerata</i> (prop. veg.)	76,68	*** 76,68	ns -	ns -
<i>P. aquatica</i> (prop. veg.)	73,57	*** 58,48	* 15,09	ns -

Tabla 3.3 - Porcentaje de la variación en la "Biomasa radical" explicada por el análisis (Total) y contribución de la **intensidad de defoliación** (Defoliación) y la **disponibilidad de recursos** (Recursos) a la varianza total. Se indica si las diferencias producidas por cada tratamiento son significativas y si hay interacciones entre tratamientos : * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = no significativo.

TASAS DE REDUCCION POR DEFOLIACION EN MEDIO RH

$$Rd = 100 [Bm (def.S) - Bm (def.F)] / Bm (def. S)$$

	Biomasa total	Biomasa aérea	Biomasa radical
<i>A. pourretii</i>	22.7 ns	17.7 ns	51.3 **
<i>V. geniculata</i>	32.4 **	29.7 *	54.3 ***
<i>B. hordeaceus</i>	22.1 *	12.1 *	42.4 **
<i>D. glomerata</i> (de semilla)	21.1 *	16.5 *	40.0 *
<i>P. aquatica</i> (de semilla)	25.9 *	19.8 ns	36.1 **
<i>D. glomerata</i> (p. vegetativo)	24.0 ns	17.3 ns	37.8 *
<i>P. aquatica</i> (p. vegetativo)	15.2 *	17.3 ns	30.6 *

Tabla 3.4 - Tasas de reducción por defoliación de la biomasa total, aérea y radical en condiciones de cultivo productivas (RH = Rico Húmedo); Bm (def. S) = biomasa media en el tratamiento con defoliación suave; Bm (def. F) = biomasa media en el tratamiento con defoliación fuerte. Se indica si las diferencias en los valores absolutos son significativas (análisis de la varianza de una entrada).

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = no significativo.

TASAS DE REDUCCION POR DEFOLIACION EN MEDIO PS

$$Rd = 100 [Bm (def.S) - Bm (def.F)] / Bm (def. S)$$

	Biomasa total	Biomasa aérea	Biomasa radical
<i>A. pourretii</i>	13.2 ns	15.0 ns	20.1 ns
<i>V. geniculata</i>	22.0 ***	17.0 **	28.9 ***
<i>B. hordeaceus</i>	17.8 *	12.3 ns	30.1 *
<i>D. glomerata</i> (de semilla)	10.6 ns	4.9 ns	20.8 ns
<i>P. aquatica</i> (de semilla)	17.2 *	19.2 **	12.2 ns
<i>D. glomerata</i> (p. vegetativo)	36.7 **	41.4 **	46.3 **
<i>P. aquatica</i> (p. vegetativo)	36.6 **	35.3 **	37.6 *

Tabla 3.5 - Tasas de reducción por defoliación de la biomasa total, aérea y radical en condiciones de cultivo improductivas (PS = Pobre Seco); Bm (def. S) = biomasa media en el tratamiento con defoliación suave; Bm (def. F) = biomasa media en el tratamiento con defoliación fuerte. Se indica si las diferencias en los valores absolutos son significativas (análisis de la varianza de una entrada).

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = no significativo.

medio Rico Húmedo

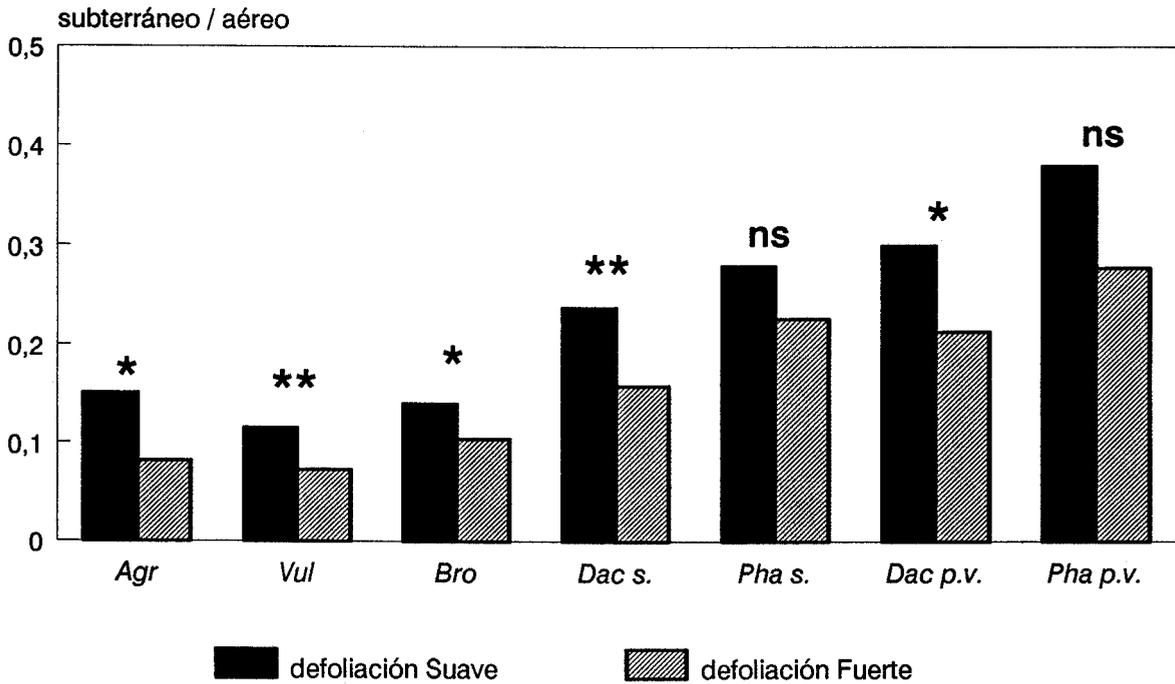


Figura 3.1 - Razón biomasa subterránea / biomasa aérea en las distintas especies en condiciones de cultivo productivas. Se comparan los tratamientos con defoliación suave frente a los tratamientos con defoliación fuerte (análisis de la varianza de una entrada): * = p 0,05; ** = p 0,01 ; ns = diferencias no significativas. *Agr* = *A. purretii*, *Vul* = *V. geniculata*, *Bro* = *B. hordeaceus*, *Dac* = *D. glomerata*, *Pha* = *P. aquatica*. (s. = plantas de semilla; p.v. = propágulos vegetativos)

medio Pobre Seco

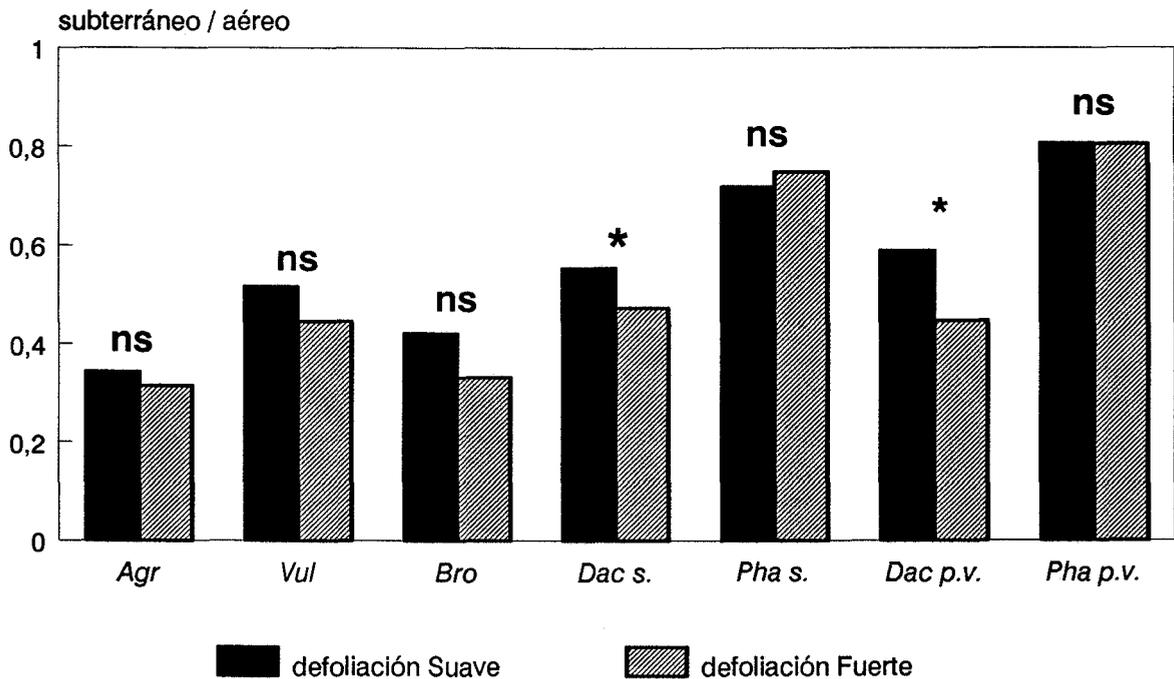


Figura 3.2 - Razón biomasa subterránea / biomasa aérea en las distintas especies en condiciones de cultivo improductivas. Se comparan los tratamientos con defoliación suave frente a los tratamientos con defoliación fuerte (análisis de la varianza de una entrada): * = p 0,05; ** = p 0,01 ; ns = diferencias no significativas. *Agr* = *A. purretii*, *Vul* = *V. geniculata*, *Bro* = *B. hordeaceus*, *Dac* = *D. glomerata*, *Pha* = *P. aquatica*. (*s.* = plantas de semilla; *p.v.* = propágulos vegetativos)



2.1.2 - Efecto de la defoliación intensa.

La defoliación intensa reduce fundamentalmente la biomasa radical de las plantas (tablas 3.4 y 3.5), pero la magnitud de la reducción varía en función de las características del medio de cultivo.

En anuales y perennes procedentes de semilla, el efecto de la defoliación intensa es más importante cuando la disponibilidad de recursos en el medio es alta (tratamiento RH, tabla 3.4), condiciones que favorecen el crecimiento. En estas condiciones la biomasa radical se reduce de forma significativa en todas las especies, con valores comprendidos entre el 30 % y el 55 %, mientras que las reducciones de biomasa aérea, menos importantes, presentan valores próximos al 20%, y en algunas de las especies no son significativas. La morfología de las plantas también experimenta cambios por la defoliación intensa, produciéndose un decremento en el cociente subterráneo / aéreo ó menor alocaión de biomasa hacia las raíces (figura 3.1), significativa en todas las especies salvo en *P. aquatica*.

El efecto de la defoliación es menos importante cuando la disponibilidad de recursos es baja (tratamiento PS, tabla 3.5), condiciones que no favorecen el crecimiento. La biomasa radical solo se reduce significativamente en dos de las especies (*V. geniculata* y *B. hordeaceus*) y con bajas tasas de reducción. La biomasa aérea sigue reduciéndose poco, menos que en el tratamiento RH, y no se producen cambios significativos en el cociente subterráneo / aéreo (figura 3.2) en ninguna especie, salvo en *D. glomerata*.

Los propágulos vegetativos de las especies perennes se comportan de forma distinta frente a la defoliación intensa (tablas 3.4 y 3.5). Los mayores efectos se producen en condiciones de baja disponibilidad de recursos (tratamiento PS, tabla 3.5), con fuertes reducciones de biomasa total, aérea y subterránea, mucho mayores que las observadas en las plantas de semilla. Este comportamiento parece estar relacionado con una mayor capacidad de crecimiento de los propágulos vegetativos en condiciones improductivas en comparación a las plantas de semilla (tabla 3.6). Al comparar el efecto que tienen los recursos sobre el crecimiento de perennes procedentes de semilla y de propágulos vegetativos, se observan mayores diferencias de peso al cambiar el nivel de recursos en plantas de semilla, que dependen de los nutrientes externos para crecer. En los propágulos vegetativos, que pueden utilizar

reservas heredadas de ciclos anteriores para mantener el crecimiento, las diferencias de peso son menores.

Las reducciones de biomasa por defoliación intensa son bajas, y no siempre significativas, en condiciones de alta disponibilidad de recursos (tabla 3.4).

	propágulos vegetativos	plantas de semilla
<i>D. glomerata</i>	0,39	0,47
<i>P. aquatica</i>	0,69	0,92

Tabla 3.6 - Respuesta al nivel de recursos disponible (R) en plantas suavemente defoliadas de las especies perennes (se analiza mediante el mismo índice utilizado en el capítulo 2.B).

$$R = \ln [Bm \text{ total (RS def. S) } / Bm \text{ total (PS def. S)}]$$

Bm total (RH def.S) : biomasa total (media) en medio Rico Húmedo con defoliación suave

Bm total (PS def. F) : biomasa total (media) en medio Pobre Seco con defoliación fuerte

2.1.3 - Diferencias entre especies en la respuesta a la defoliación.

Existen diferencias en la respuesta a la defoliación entre las dos formas de vida, notables principalmente cuando no hay limitaciones de recursos en el medio (tratamiento RH, tabla 3.4), pero solo afectan al componente radical. La reducción de la biomasa radical es mayor en las especies anuales que en las perennes. Estas diferencias se mantienen, con menor intensidad, en condiciones de recursos limitantes (tratamiento PS, tabla 3.6).

Dentro de las anuales también existen diferencias entre especies en la intensidad de la respuesta a la defoliación (tablas 3.4 y 3.5). *V. geniculata* es la especie que manifiesta mayor sensibilidad, presentando las mayores reducciones de biomasa aérea y biomasa total, lo que ocurre en cualquier medio de cultivo.

Entre las perennes, *D. glomerata* siempre sufre mayores reducciones de biomasa radical que *P. aquatica* (tablas 3.5 y 3.6) y a diferencia de la segunda especie en *D. glomerata* cambia significativamente el cociente subterráneo / aéreo (figuras 3.1 y 3.2). Esto ocurre en cualquier medio de cultivo y tanto en plantas de un año como en propágulos vegetativos.

2.2 - Evolución temporal de la frecuencia de las especies en el campo bajo distinta intensidad de pastoreo.

La utilización del pastizal durante el período de estudio (1988-1991) se describe en el capítulo primero. La mayor presión de pastoreo se produjo durante el año 1990 (1,5 cabezas / Ha / año), mientras que durante los tres años restantes las cargas ganaderas medias fueron inferiores (0,5 cabezas / Ha. / año).

Entre las especies anuales estudiadas, existen claras diferencias en la dinámica interanual en relación al régimen de pastoreo (figuras 3.3, 3.4 y 3.5), contrastando el comportamiento de *A. pourretii* y *B. hordeaceus* frente al de *V. geniculata*. Las dos primeras especies no parecen afectarse por el aumento de la presión ganadera, ya que las variaciones de la frecuencia siguen la misma pauta en la zona protegida y en la zona pastada (*A. pourretii* disminuye su frecuencia en la primavera de 1990, con tendencia a la recuperación en la primavera siguiente; *B. hordeaceus* presenta un ligero aumento en la zona protegida en la primavera de 1990, con valores similares en ambas zonas a la primavera siguiente). Sin embargo, *V. geniculata* se ve muy afectada por la intensificación del pastoreo, disminuyendo fuertemente su frecuencia en primavera en (1990), el año de mayor presión. En la zona protegida mantiene una frecuencia similar durante los tres años de estudio.

La perenne *P. aquatica* también evoluciona de forma diferente en función del régimen de pastoreo (figura 3.6). Mantiene sus efectivos bastante constantes en la zona protegida, pero no en la zona pastada, donde acusa una fuerte recesión en el otoño de 1991, tras un año de intenso pastoreo. Esto se debe a la desaparición, dicho otoño, de rodales completos que se habían mantenido desde el principio del estudio hasta la primavera anterior (figura 3.8). De este modo la respuesta de esta especie al pastoreo intenso se produce con un tiempo de retardo de un ciclo anual al siguiente.

La perenne *P. aquatica* no acusa cambios importantes relacionados con las características climáticas de los años de estudio (figura 3.6). No se observan cambios en su frecuencia en la zona protegida durante los cuatro años (1988 - 1991), a pesar de que fueron muy contrastados en precipitaciones y duración de las estaciones húmedas y secas (capítulo segundo). Los rodales existentes al principio del estudio se mantienen hasta el final (figura 3.7), aunque con un cierto reajuste interno.

2.3 - Efecto de la defoliación sobre el rebrote otoñal de perennes bajo dos tratamientos de abonado.

El corte periódico de la parte aérea de *P. aquatica* (tabla 3.8) reduce el rebrote otoñal de las plantas no abonadas, pero no el de las plantas abonadas. En el primer caso la proporción de rebrote en las parcelas cortadas es del 27,4% frente al 40,3% en las parcelas no cortadas.

La frecuencia de tallos enraizados (tabla 3.8) se incrementa de enero a mayo, tanto en las parcelas cortadas como en las no cortadas, siendo los incrementos superiores en las parcelas abonadas con nitrógeno.

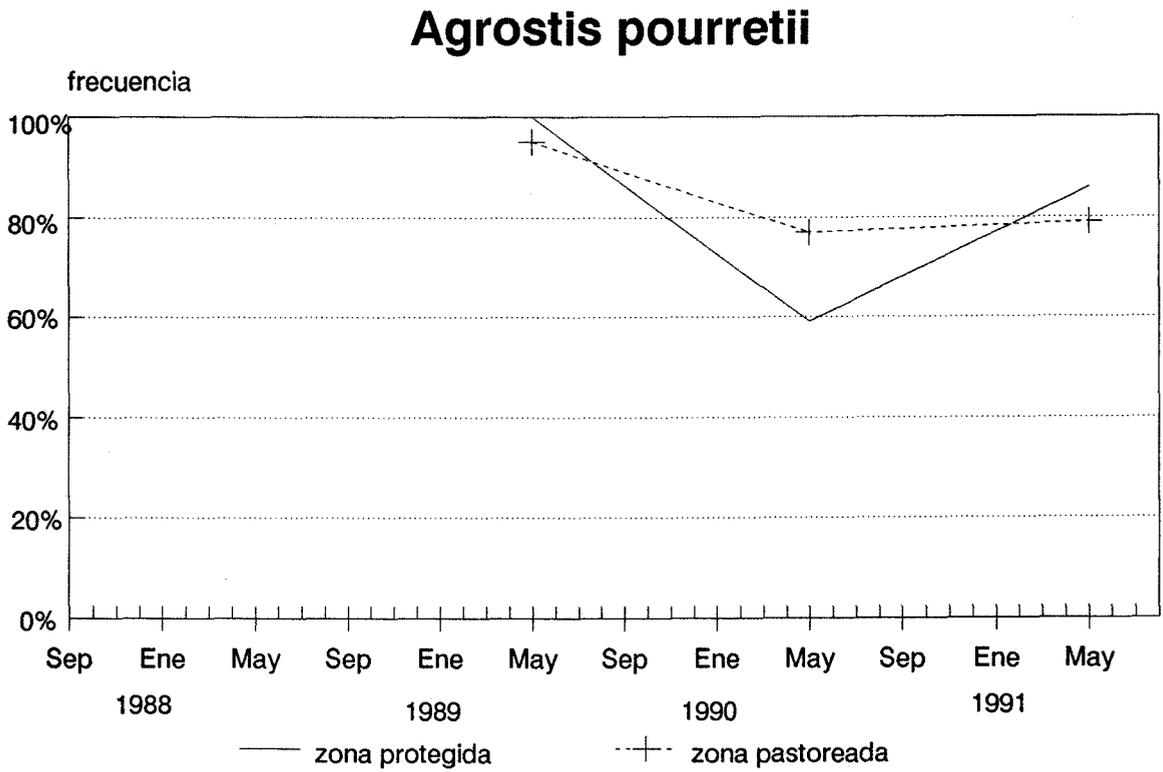


Figura 3.3 - Evolución de la frecuencia de *Agrostis pourretii* en el campo, a lo largo de tres años de estudio, en parcelas sometidas a distinto régimen de pastoreo

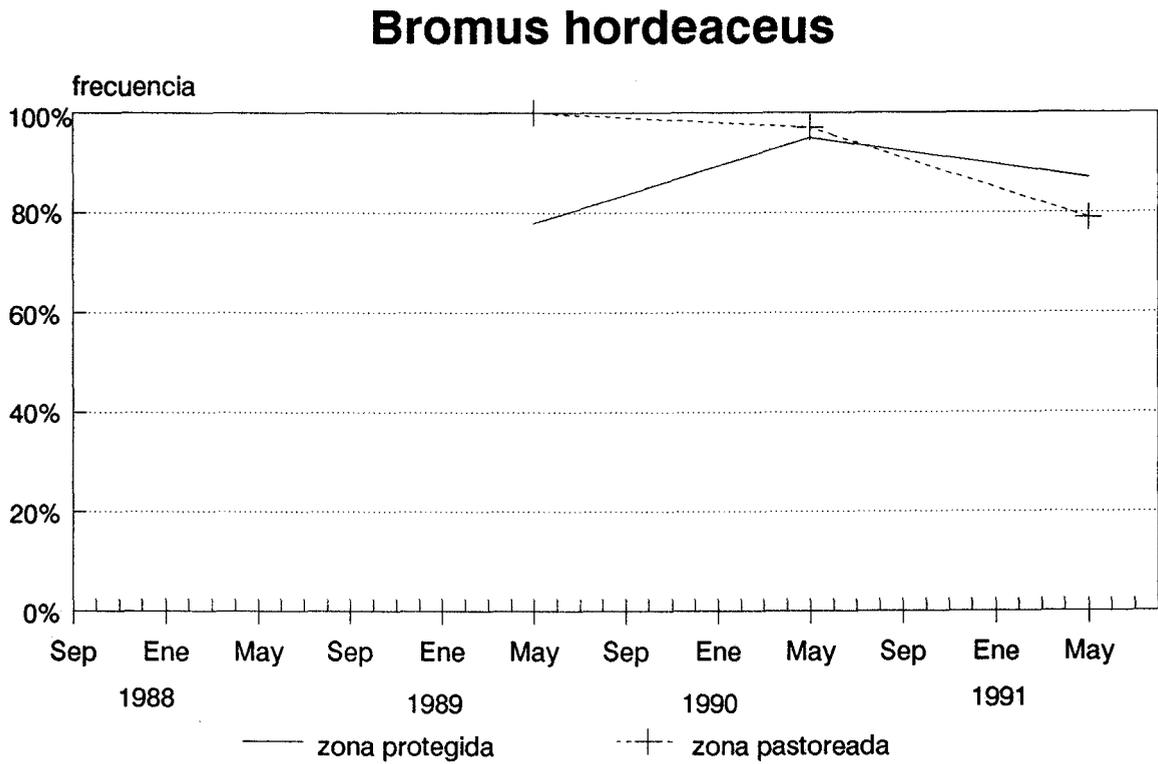


Figura 3.4 - Evolución de la frecuencia de *Bromus hordeaceus* en el campo, a lo largo de tres años de estudio, en parcelas sometidas a distinto régimen de pastoreo

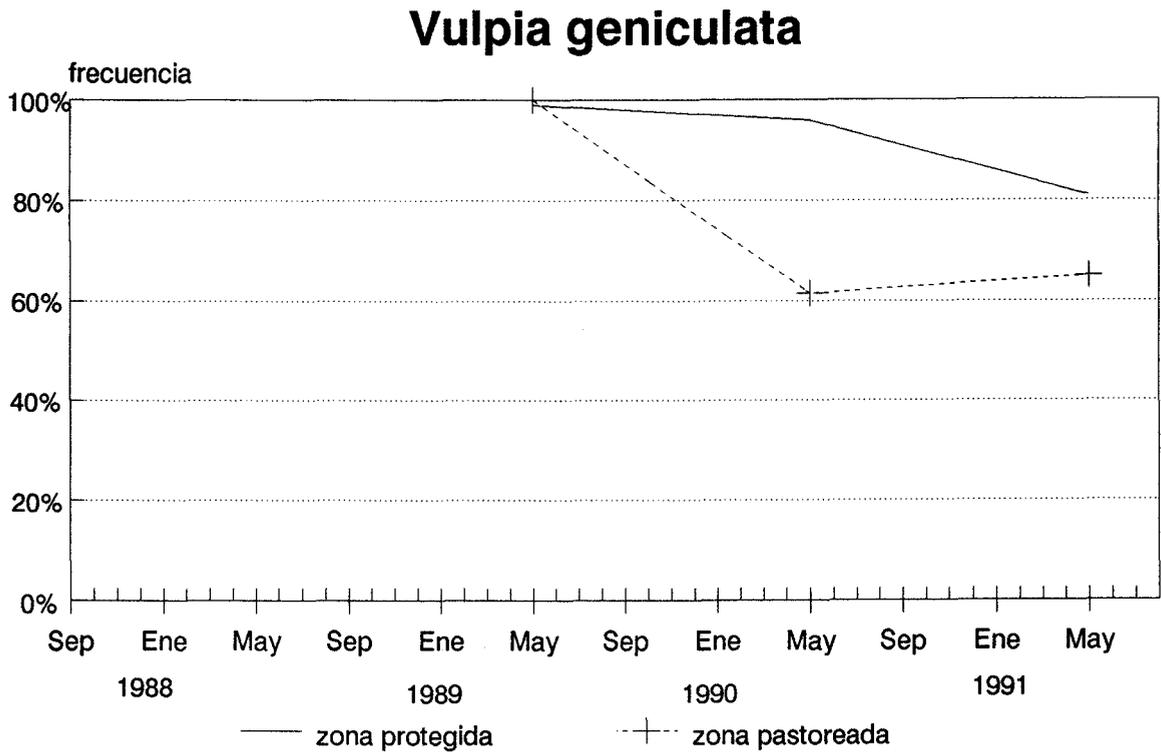


Figura 3.5 - Evolución de la frecuencia de *Vulpia geniculata* en el campo, a lo largo de tres años de estudio, en parcelas sometidas a distinto régimen de pastoreo.

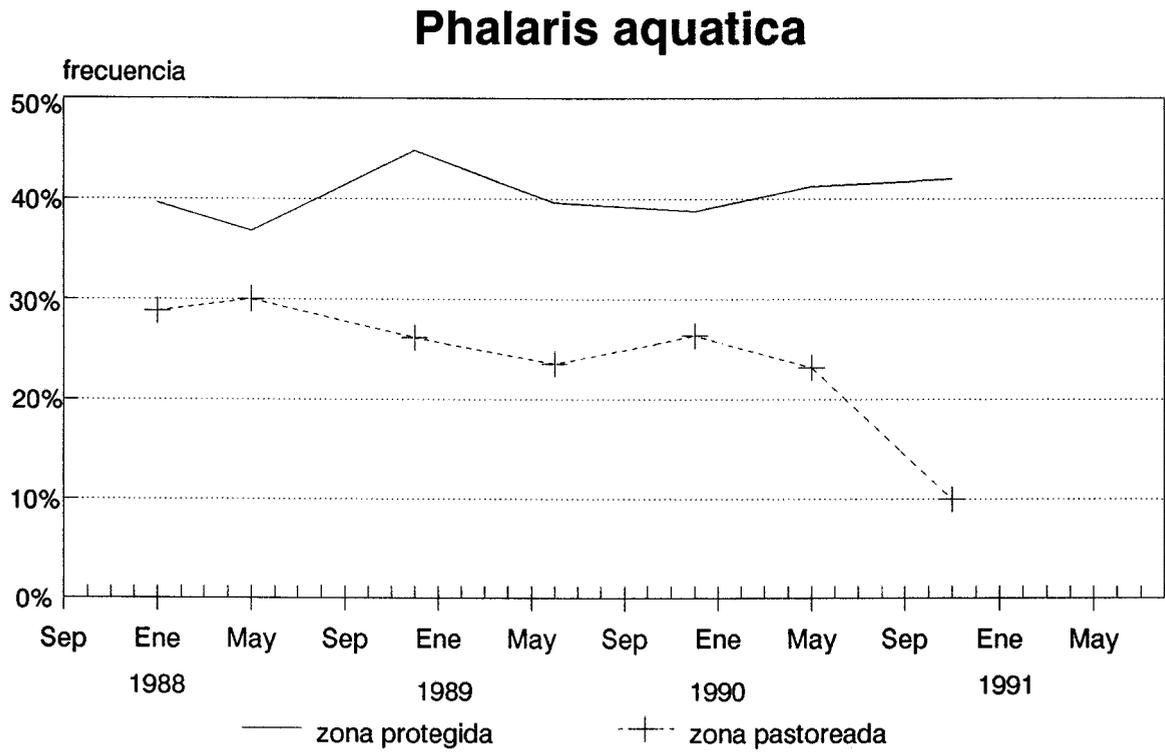
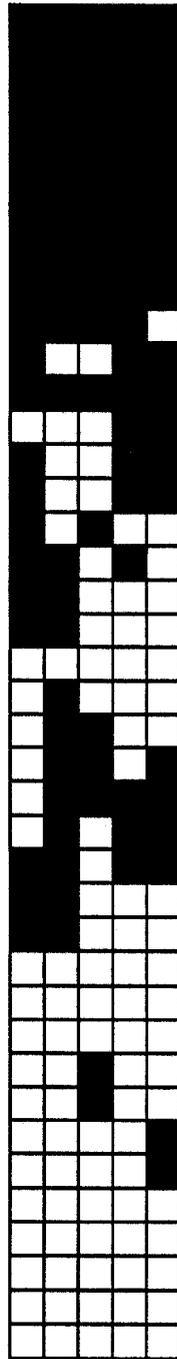


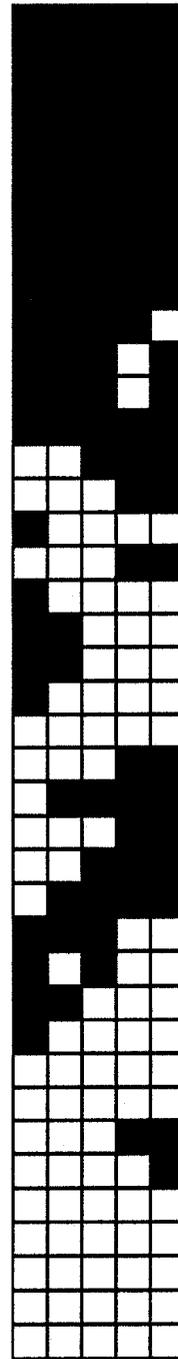
Figura 3.6 - Evolución de la frecuencia de *Phalaris aquatica* en el campo, a lo largo de cuatro años de estudio, en parcelas sometidas a distinto régimen de pastoreo

PROTEGIDO

30 / 1 / 88



16 / 11 / 90



□ 20 cm

Figura 3.7 - Presencia de *Phalaris aquatica* en la parcela protegida del pastoreo, en el invierno de 1987/88 y en el otoño de 1990/91. Se representan en negro los cuadros donde había plantas enraizadas y en blanco los cuadros donde no las había.

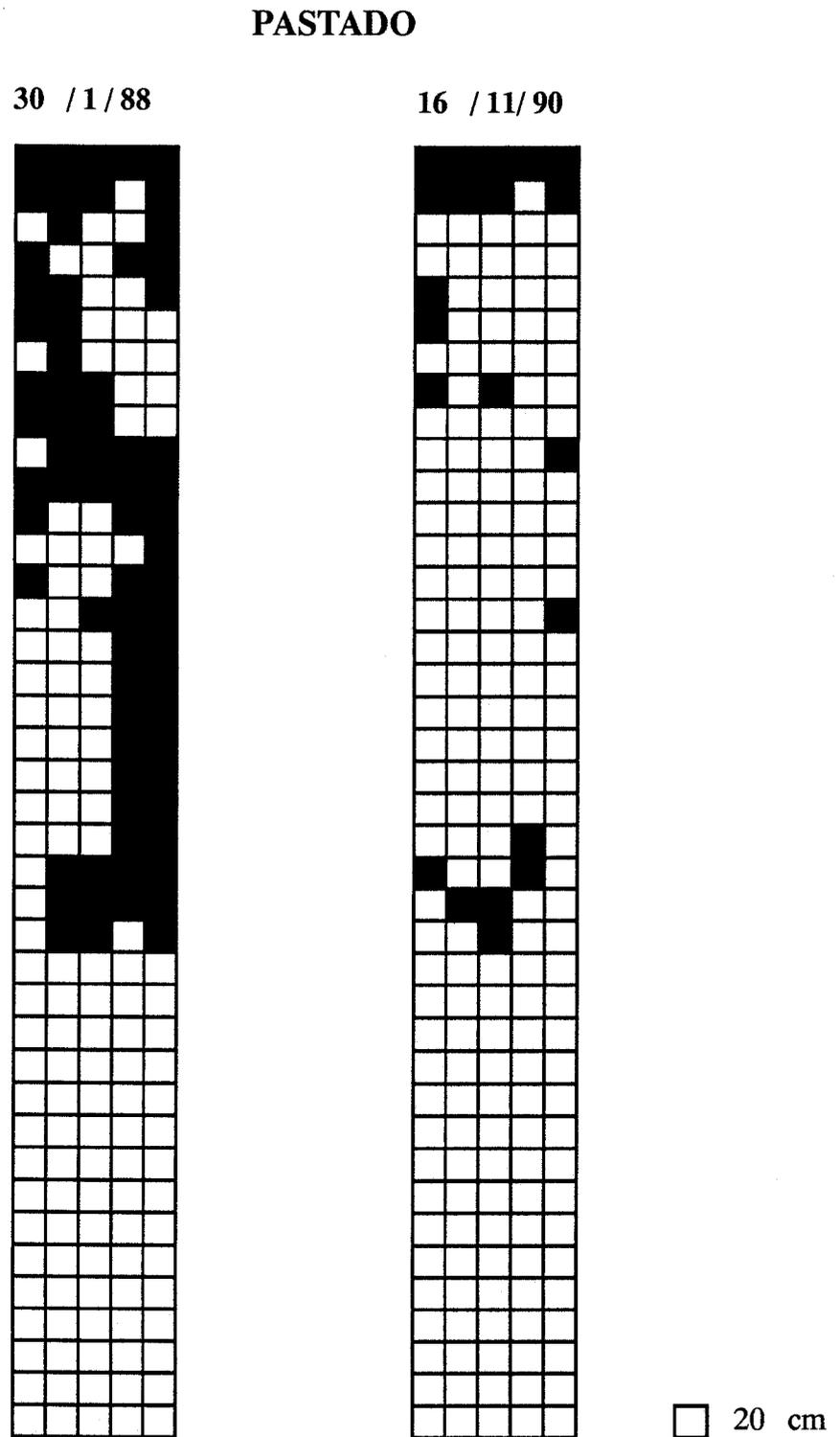


Figura 3.8 - Presencia de *Phalaris aquatica* en la parcela con pastoreo libre, en el invierno de 1987/88 y en el otoño de 1990/91. Se representan en negro los cuadros donde había plantas enraizadas y en blanco los cuadros donde no las había.

tratamiento	CAMBIOS INTRAANUALES (1989-90)			REBROTE (1990-91)	
	frecuencia diciembre	frecuencia mayo	aumentos enero-mayo	frecuencia noviembre	proporción rebrote ⁽¹⁾
N ⁻ Cor ⁻	20,6%	32,7%	12,1%	13,2%	40,3%
N ⁻ Cor ⁺	18,2%	28,3%	10,1%	7,7%	27,4%
N ⁺ Cor ⁻	30,1%	52,1%	22,0%	17,5%	33,6%
N ⁺ Cor ⁺	29,2%	53,0%	23,8%	19,3%	36,4%

tabla 3.8. Frecuencia de tallos enraizados de *Phalaris aquatica* en invierno (diciembre 1989), primavera (mayo 1989) y otoño (noviembre 1990). Se indican los aumentos entre diciembre y mayo, y la proporción de rebrote en el otoño⁽¹⁾ = tallos que rebrotan en noviembre, respecto a los tallos existentes en mayo. N⁻ (no abonado); N⁺ (abonado); Cor⁻ (no cortado); Cor⁺ (cortado).

3 - DISCUSION

Los resultados obtenidos en condiciones controladas muestran que las variaciones en biomasa de las plantas dependen más de los recursos disponibles que del grado de defoliación. Una correspondencia con este comportamiento puede verse en los resultados de Rosiere (1987) en pastos de California. Dicho autor, comparando la producción de pastizales entre distintos regímenes de pastoreo y entre años climatológicamente contrastados, encuentra que las condiciones ambientales afectan más a la producción que el régimen de pastoreo.

La respuesta de las plantas a la defoliación muestra importantes interferencias con los procesos de crecimiento, produciéndose altas respuestas cuando el crecimiento es alto y a la inversa. Por ello, las especies anuales y las perennes de semilla sufren las mayores tasas de reducción por defoliación intensa cuando hay altos niveles de recursos que favorecen el crecimiento (tratamiento Rico Húmedo), pero se afectan poco cuando los recursos son limitantes (tratamiento Pobre Seco). La causa de este comportamiento debe estar relacionada con que la eliminación de biomasa fotosintética reducirá más el crecimiento total de las plantas cuanto más activo sea el crecimiento por unidad de biomasa. No obstante, algunos autores también han indicado que en condiciones secas (las cuales incluimos en el tratamiento improductivo) el efecto de la defoliación es menor porque aumenta la disponibilidad de agua, por reducción de la superficie de transpiración, y las plantas pueden mantener un crecimiento más alto de lo esperable (Caldwell et al., 1981).

La defoliación intensa afecta fundamentalmente al crecimiento de las raíces, que se reduce notablemente en todas las especies, pero afecta menos al componente aéreo. Esto coincide con la afirmación de Singh et. al. (1980), quienes indican que una eliminación del follaje demasiado frecuente lleva a un declive de la producción, que se manifiesta primero en las raíces, y solo más tarde en la fracción aérea. Diferentes autores han observado este mismo efecto en gramíneas de distintos hábitats (Buwai y Trlica, 1977; Detling et al., 1979; Coughenour et al., 1985 b) y también ha sido constatado en pastizales sometidos a distinta intensidad de siega (Fiala y Studeny, 1988) y de pastoreo (Chapin y Slack, 1979; Holland y Detling, 1990). El cese del crecimiento radical que se produce tras la eliminación de hojas y

tallos está relacionado con un cese de alocaación de carbohidratos solubles desde la parte aérea a las raíces (Davidson y Milthorpe, 1966; Steinke y Booyesen, 1968).

Como consecuencia de la reducción del componente radical cambia la morfología de las plantas, pero estos cambios están condicionados por la disponibilidad de recursos. El crecimiento de las plantas sometidas a restricciones se ve estimulado en la dirección en la que actúa la restricción (Tilman, 1988), por lo que el comportamiento frente a la defoliación es más plástico al no ser limitantes los recursos. El efecto de altos niveles de nutrientes y humedad limitando el crecimiento radical y estimulando el aéreo ha sido señalado por diferentes autores (Berendse, 1981; Davidson, 1969; Gregory et al., 1984; Coughenour et al. 1985.a; Leiva, 1986; Belanger et al. 1989). La menor plasticidad cuando los recursos son escasos debe ser el resultado del efecto contrapuesto de los recursos limitantes (que estimula el crecimiento radical) y la defoliación intensa (que lo inhibe).

Las especies anuales presentan diferencias en la capacidad de resistir el pastoreo intenso. Las mismas diferencias entre especies se encuentran en la respuesta a la defoliación intensa en condiciones controladas. *A. pourretii* y *B. hordeaceus* son capaces de resistir fuertes presiones del ganado, como las que se produjeron en el pastizal en 1990 (1,5 reses / Ha / año), manteniendo su frecuencia sin cambios importantes. Estos resultados coinciden con los de Joffre (1987) en la Sierra Norte de Sevilla, quien encuentra que ambas especies se muestran insensibles al pastoreo continuo. Igualmente Rosiere (1987), en pastizales californianos, encuentra una importante tolerancia al pastoreo en *Bromus hordeaceus*, que incrementa su frecuencia y es la especie dominante en las zonas con mayores presiones ganaderas. En condiciones controladas ambas especies presentan reducciones de biomasa por defoliación intensa, inferiores a las que sufre *V. geniculata*, la cual, a diferencia de las especies anteriores, se muestra muy sensible a las fuertes presiones de pastoreo, disminuyendo notablemente su frecuencia cuando se intensifica la presión.

Estos resultados indican que dentro de las gramíneas anuales existen especies capaces de soportar fuertes presiones de pastoreo, aunque otras son más sensibles. Ello coincide con los resultados de Rosiere (1987), quien encuentra que, en pastizales californianos, *Hordeum leporinum*, *Hordeum hystrix*, *Festuca dertonensis* y *Festuca megalura*, se muestran resistentes al pastoreo intenso, mientras que

Bromus rigidus, *Avena barbata* y *Avena fatua*, se muestran más sensibles. También Naveh y Whittaker (1979) encuentran una fuerte sensibilidad al pastoreo intenso en *Avena sterilis*, en pastos de Israel, mientras que en la misma zona *Aegilops ovata* está asociada a áreas con fuertes presiones de ganado (Naveh, 1967)

La existencia de especies anuales capaces de resistir altas presiones de pastoreo puede explicar la alta representación que alcanzan estas especies en los pastizales mediterráneos, con frecuencias comprendidas entre el 25% y el 52% del total, en los pastos de la Sierra Norte de Sevilla (Vacher, 1984 y Ortega, 1987).

En diferentes estudios comparando gramíneas tolerantes y sensibles al pastoreo, se ha visto que las especies tolerantes presentan alta flexibilidad de alocaación de los recursos, con rápidos restablecimientos de la superficie fotosintética tras defoliación y decrementos proporcionales del crecimiento radical (Detling et al., 1979; Caldwell, et. al., 1981; Painter y Deling, 1981). En nuestro caso, sin embargo, esta relación no existe. Las tres anuales estudiadas muestran similar flexibilidad, cambiando la razón subterráneo / aérea por defoliación intensa, a pesar de que difieren en su resistencia al pastoreo. Entre las perennes, solo *D. glomerata* cambia la razón subterráneo / aérea por defoliación intensa. Sin embargo, tanto esta especie como *P. aquatica* presentan reducciones similares de biomasa por defoliación en condiciones controladas.

La capacidad de resistir el fuerte pastoreo parece independiente de la capacidad de resistir el estrés de nutrientes y humedad. La resistencia de las plantas al estrés se correlaciona con el peso de semilla, y es mayor en perennes que en anuales, a igualdad de peso de semilla (capítulo 2.B). Sin embargo, entre las anuales estudiadas, *V. geniculata*, con semillas de peso intermedio, es la más sensible al pastoreo, mientras que *A. pourretii* y *B. hordeaceus* (con semillas pequeña y grande, respectivamente) soportan mejor la presión. Las perennes *P. aquatica* y *D. glomerata*, de características muy contrastadas (capítulo 2.A), no difieren en su respuesta a la defoliación intensa, y no se diferencian de las anuales. Este comportamiento concuerda con el modelo de Grime (1982) que considera que las adaptaciones al estrés y a la perturbación aparecen independientemente.

La perenne *Phalaris aquatica* no varía sus efectivos durante el año de mayor presión de pastoreo (1990), pero disminuye de forma notable al otoño siguiente,

produciéndose un desfase en la respuesta de un ciclo anual al siguiente. Las causas de este comportamiento pueden estar relacionadas con el elevado impacto que produce la defoliación sobre el desarrollo radical. Ello puede poner en peligro la supervivencia de las plantas que requieren un buen desarrollo de raíces para soportar períodos críticos. No obstante, autores como Trlica y Cook (1971 y 1972) también han encontrado que el pastoreo intenso disminuye el rebrote de las perennes debido a una disminución de las reservas de las plantas al final del ciclo de crecimiento. Ello se ha observado en *Andropogon gerardii*. El estatus de reservas de las plantas se correlaciona con su rebrote tras un período de dormacia (Baker y Garwood, 1961; Ward y Blaser, 1961; Smith, 1962). Dichas reservas (carbohidratos no estructurales, lípidos, proteínas y nutrientes minerales) intervienen en el proceso de recrecimiento tras defoliación (Trlica, et al. 1977; Singh et al., op. cit.), y se ha observado su disminución en plantas sometidas a defoliación demasiado fuerte o frecuente (Peterson, 1962; Grant et al. 1981; Davidson y Milthorpe, op. cit.). En las gramíneas perennes mediterráneas las reservas acumuladas en la base de los tallos y raíces mantienen los costes metabólicos de las yemas de resistencia durante el período crítico estival (Joffre et al. 1987), e intervienen en la formación de nuevos órganos durante el rebrote (Pennin de Vries y Van Keulen, 1982). El intenso pastoreo que se produjo durante el año 1990, debió reducir fuertemente las reservas de *P. aquatica* al llegar la primavera, aumentando su mortalidad estival y disminuyendo su posterior rebrote.

La intervención de las sustancias de reserva, en los procesos de recrecimiento tras defoliación, de las especies perennes, sugiere una mayor sensibilidad al pastoreo intenso cuando las plantas se desarrollan en suelos pobres, donde no dispondrán de recursos suficientes para regenerar dichas reservas. Ello concuerda con los resultados encontrados en el experimento de defoliación en condiciones controladas, donde se observa que los propágulos vegetativos de *P. aquatica* y *D. glomerata* se ven más afectados por defoliación intensa cuando la disponibilidad de recursos es baja, mientras que en condiciones productivas el efecto de la defoliación es menos importante. En las experiencias de campo también se ha podido observar un comportamiento similar. El corte periódico de *P. aquatica* durante el ciclo de crecimiento solo produjo un decremento del rebrote en plantas no abonadas, pero no causó efecto en plantas que habían sido abonadas durante el ciclo anterior. Las mayores demandas nutricionales en plantas sometidas a pastoreo

frente a plantas no pastadas también han sido indicadas por otros autores (McNaughton et al., 1983; Ruess et al., 1983).

Phalaris aquatica es la única perenne que se ha podido estudiar en campo bajo distintos regímenes de pastoreo, pero la similitud de comportamiento entre esta especie y *D. glomerata* en los experimentos de defoliación en condiciones controladas, hace pensar que los resultados deben ser generalizables a ambas especies, y presumiblemente a otras especies de gramíneas perennes mediterráneas. Menke y Trlica (1981) encuentran que las perennes que mejor resisten el pastoreo intenso son aquellas que restablecen rápidamente sus reservas tras el período de depleción que sigue a la floración, minimizando el período de la estación de crecimiento con bajos niveles de reservas. Frente a esta situación, las perennes mediterráneas se enfrentan a un prolongado período crítico tras el decremento de reservas que acompaña a la floración y maduración de las semillas, no pudiendo restablecerse hasta después del verano. Tanto el cese del crecimiento radical como la reducción de las sustancias de reserva que se produce por el fuerte pastoreo, son factores que deben dificultar, en general, la persistencia de las especies perennes en los pastizales mediterráneos cuando se intensifica la presión.

A raíz de los resultados obtenidos, el pastoreo intenso se perfila como un factor que puede contribuir de forma importante a explicar la escasez de gramíneas perennes y el predominio de anuales en los pastos mediterráneos.

La elevada mortalidad de perennes por pastoreo intenso podría verse compensada con una alta natalidad, con lo que las poblaciones se verían poco afectadas por este factor. Sin embargo esto no ocurre. Se ha observado que incluso en zonas no pastadas la dinámica de *P. aquatica* es muy lenta, manteniéndose constante su frecuencia a lo largo de los cuatro años de estudio (1987 - 1990). Los rodales que aparecen al principio del estudio son los mismos que se encuentran al final (con cierto reajuste interno), sin que surjan manchas nuevas separadas de las preexistentes. Ello parece indicar que no se produce colonización por semillas en las proximidades de los rodales establecidos. El mismo comportamiento se hace extensivo a *D. glomerata*, ya que las parcelas sembradas en el área de estudio en la zona protegida del ganado, han mantenido una definición de bordes muy clara sin aumentos laterales desde que se sembraron. La expansión vegetativa de estas especies ha resultado igualmente muy lenta durante el tiempo que ha durado este estudio.

**4 - CAPACIDAD DE EXPANSION DE LAS POBLACIONES DE PERENNES
POR RECLUTAMIENTO DE PLANTULAS**

La expansión de las comunidades de gramíneas perennes por vía sexual, depende de la capacidad de cada especie para producir semillas y del éxito de su implantación. Dado que el pastizal se encuentra dominado por terófitos, las proporciones relativas de semillas que anualmente son aportadas al banco por ambas formas de vida, y el éxito de la competencia con anuales, deben ser igualmente importantes para determinar el reclutamiento de nuevos individuos.

Para analizar la influencia de estos aspectos sobre la expansión de las comunidades de gramíneas perennes se ha realizado un estudio comparativo de la salida reproductiva de anuales y perennes en condiciones naturales; se ha estudiado el efecto de la fertilización y el pastoreo continuo sobre la producción de semillas de las perennes, peor representadas en el pastizal; y se ha realizado un estudio del establecimiento de las plántulas de perennes en los pastos dominados por especies anuales.

1- METODOLOGIA.

1.1 - Producción de semillas en condiciones naturales.

En la primavera de 1989 se escogieron dos parcelas de 2 m² dentro de la zona protegida del área de estudio, donde las perennes *P. aquatica* y *D. glomerata* fueran dominantes. La parcela de *P. aquatica* se situó en la primera parte del transecto en el que se ha estudiado la evolución de su frecuencia a lo largo de cuatro años (primeros 45 cuadros de la figura 3.7, capítulo tercero). La parcela de *D. glomerata* se situó dentro de la parcela sembrada con esta especie en 1984.

En junio de 1989 se muestrearon cuatro cuadros de 50 x 50 cm en cada parcela. Se recogieron y se contaron las infrutescencias producidas en cada cuadro, y se llevaron al laboratorio para estimar la cantidad de semillas de cada infrutescencia.

Se ha estimado la producción de semillas / cuadro multiplicando el número de infrutescencias producidas por el número de semillas / infrutescencia. La estima del número de semillas / infrutescencia se ha hecho a partir de una recta de regresión que relaciona las longitudes de las infrutescencias con el número de

semillas viables que contienen (ver apéndice IV). A partir de la producción de semillas / cuadro se ha calculado la producción semillas / m².

La producción de semillas de las especies anuales ha sido proporcionada por Inmaculada Fernandez y Rocío Fernandez, que la estimaron en la primavera de 1988. El método utilizado fué semejante al nuestro. Se contaron las infrutescencias de las especies anuales presentes en 31 cuadros de 50 x 50 cm repartidos regularmente dentro del área protegida del ganado. Se recogieron muestras de infrutescencias en las que se contó el número de semillas, calculándose el número medio de semillas / infrutescencia. El número de semillas por cuadro se calculó multiplicando el número de infrutescencias / cuadro por el número medio de semillas / infrutescencia. A partir de esta cantidad se calculó la producción de semillas / m².

De este estudio se han tomado los valores correspondientes a *A. pourretii*, *V. geniculata* y *B. hordeaceus*. Se han elegido las cuatro parcelas donde la producción de semillas de cada especie era más elevada, como representativas de las zonas con alta abundancia para equiparar la situación a la de las especies perennes.

1.2.- Producción de semillas de las especies perennes bajo abonado y bajo pastoreo continuo.

Para ver si el abonado nitrogenado incrementa la producción de semillas de las especies perennes, en el otoño del año 1.988 /89 se escogieron cuatro parcelas en la zona protegida del ganado. Dos de ellas en rodales de *P. aquatica* de densidad media, las otras dos en las parcelas sembradas con *D. glomerata* en 1984. Una parcela de cada especie se abonó con NO₃NH₄, a razón de 40 Kg de N / Ha., a mediados del otoño (15/11/88) y se repitió la dosis en primavera (21/3/89). La otra se mantuvo sin abonar. En cada parcela se establecieron 4 cuadros de 50 x 50 cm de superficie. Para analizar la homegeneidad inicial de los rodales se midió la frecuencia de cada especie en cada cuadro antes de aplicar la fertilización. Se colocó una malla con celdillas de 25² cm de luz y se contó el número de celdillas donde aparecían plantas enraizadas. Se comprobó que no existían diferencias significativas de frecuencia entre las parcelas de cada especie. En junio se recogieron las infrutescencias producidas en cada cuadro y se llevaron al laboratorio donde se estimó la cantidad de semillas / infrutescencia (que se hizo del mismo modo que en

el caso anterior). A partir de la cantidad de infrutescencias /cuadro y el número de semillas /infrutescencia, se ha calculado el número de semillas / cuadro y el número de semillas / m², como en casos anteriores.

El efecto del pastoreo continuo sobre la producción de semillas se ha estudiado solamente en *D. glomerata* por razones metodológicas. La producción de semillas por unidad de superficie es muy dependiente de la densidad de las plantas y es imposible encontrar rodales de *P. aquatica* con parecida densidad en la zona pastada y en la zona protegida. Para poder realizar medidas comparativas se hace necesario ceñirse a nivel de individuo, comparando la producción de semillas /individuo en plantas de porte semejante. Esto es posible en *D. glomerata* que presenta una estructura en macolla muy compacta, pero no en *P. aquatica* cuya estructuraseudorizomatosa hace imposible la discriminación entre individuos.

En la primavera de 1.988 se eligieron 10 individuos de *D. glomerata* en la zona pastoreada y otros 10 en la zona protegida. Se contaron las infrutescencias y se midió su longitud. Se ha estimado la producción de semillas / individuo mediante el producto del número de infrutescencias / individuo y el número de semillas / infrutescencia (estimada del mismo modo que en los casos anteriores).

1.3.- Capacidad de implantación de *P. aquatica* y *D. glomerata* en el pastizal de anuales.

En la primavera de 1.989 se eligieron cuatro parcelas de 2 m² en la zona protegida, donde el pasto estaba constituido exclusivamente por especies anuales. Dos de estas parcelas se sometieron a distintos tratamientos durante el verano para eliminar las semillas de anuales. Las otras dos parcelas se mantuvieron intactas. Para reducir en lo posible el banco de semillas del suelo sin alterar su estructura, en las dos primeras parcelas se aplicó un tratamiento de riego y tapado durante el período estival, con objeto de producir unas condiciones de alta humedad y calor. El 5 de julio y el 3 de agosto de 1.989 se regaron las parcelas con 40 l /m² de agua y se dejaron tapadas con plástico negro.

Para evaluar si el banco de semillas se había reducido con el tratamiento, a finales de agosto se recogieron seis muestras de suelo con las que se llenaron otras

tantas placas de Petri. Tres de las muestras se tomaron en una de las parcelas tratadas y las otras tres en la zona adyacente sin tratar. Las muestras se llevaron al laboratorio y se regaron diariamente durante una semana. Como no se encontraron diferencias significativas de germinación entre ambas zonas (tratada y no tratada), las parcelas se sometieron a un nuevo tratamiento consistente en la quema a soplete de la superficie del suelo.

El 3 de Septiembre de 1.989, antes de las primeras lluvias otoñales, dos de las parcelas se sembraron con semillas de *Dactylis glomerata* y las otras dos con semillas de *Phalaris aquatica* (una parcela tratada para eliminar a las anuales y otra intacta, en cada caso) a unas densidades de 4.000 semillas / m². Las semillas utilizadas para la siembra se habían recolectado en la zona de estudio el año anterior y se había comprobado su viabilidad poniéndolas a germinar en placa de Petri durante el mes de junio (5 replicas con 100 semillas / placa). Estas pruebas rindieron un porcentaje medio de germinación del 95% en ambas especies.

El día 1 de junio de 1.990 se contó el número de plantas de las especies perennes en cada una de las parcelas, con la ayuda de una malla con celdillas de 25 cm² de luz. Esta medida se repitió al otoño siguiente, el día 16 de noviembre de 1.990. En el muestreo de junio se estimó también la biomasa de las especies anuales asociadas. Para ello se muestrearon al azar 20 cuadros de 10 x 10 cm en cada parcela, en los que se recortó la biomasa aérea, secándose en estufa a 80 °C durante 48 h y pesándose después.

2.- RESULTADOS.

2.1.- Producción de semillas de anuales y perennes en condiciones naturales.

La producción de semillas por metro cuadrado es mayor en anuales que en perennes (tabla 4.1), aunque dentro de cada forma de vida existen diferencias entre especies. Entre las perennes, *D. glomerata* presenta una producción de semillas mayor que *P. aquatica* (37.575 y 25.312 semillas /m² respectivamente). Entre las anuales, *A. pourretii* es la especie que más semillas por metro cuadrado produce (157.153), seguida por *B. hordeaceus* (53.434) y *V. geniculata* (30.308). La menor

producción de semillas en esta última especie se debe a que su densidad no era muy alta en las parcelas estudiadas (alrededor de 300 individuos / m² frente a 600 individuos / m² en *B. hordeaceus*).

En comparación con las especies anuales, la producción de semillas por metro cuadrado de *P. aquatica* y *D. glomerata* (tabla 4.1) representa aproximadamente la quinta parte de la producción de *A. pourretii* y la mitad de la producción de *B. hordeaceus*, siendo similar a la producción de *V. geniculata*, la anual que menos semillas produce.

especie	peso semilla (mg)	semillas / m ²	semillas / ind.	densidad (ind. / m ²)
<i>P. aquatica</i>	1,23	25.312 (12.598)	-	-
<i>D. glomerata</i>	0,32	37.575 (5.164)	2472	20
<i>A. pourretii</i>	0,03	157.153 (47.457)	489	300
<i>V. geniculata</i>	0,37	30.308 (2.150)	93	300
<i>B. hordeaceus</i>	1,76	53.434 (6.961)	84	600

Tabla 4.1 - Producción de semillas por unidad de superficie en parcelas dominadas por distintas especies : valores medios y desviaciones típicas (entre paréntesis). Se indica el peso de semilla de cada especie, el número medio de semillas /individuo y la densidad media de plantas en las parcelas estudiadas.

2.2 - Producción de semillas de las especies perennes bajo abonado y bajo pastoreo continuo.

El abonado nitrogenado produce un aumento significativo en la salida reproductiva de *D. glomerata*, pero no en la de *P. aquatica* (tabla 4.2). Mientras que en la primera especie la producción de semillas por metro cuadrado aumenta a más del doble en las parcelas abonadas, en la segunda especie apenas hay diferencias.

A la vista de este resultado nos planteamos la posibilidad de que ambas especies utilizaran el nitrógeno de forma diferente, aumentando la reproducción o acumulándolo para el rebrote. Para ello analizamos el contenido de nitrógeno en los órganos de reserva de las plantas abonadas y no abonadas a mediados del verano, cuando ya se habían producido las semillas (el método seguido se detalla en el apéndice V).

Los resultados (tabla 4.3) muestran que *P. aquatica*, que no aumenta la salida reproductiva bajo abonado nitrogenado, registra un incremento del contenido en nitrógeno en los órganos de reserva. *D. glomerata*, que experimenta un fuerte aumento en la salida reproductiva bajo abonado, sufre una disminución del contenido de nitrógeno en los órganos de reserva.

Tratamiento	semillas / m ²	
	<i>P. aquatica</i>	<i>D. glomerata</i>
NO ABONADO	10.692 (3.956)	37.575 (5.164)
ABONADO	12.311 (4.161)	89.255 (27.272)
	ns	*

Tabla 4.2 - Producción de semillas por unidad de superficie en *P. aquatica* y *D. glomerata*, media y desviación típica (entre paréntesis) en parcelas abonadas con nitrógeno y no abonadas. Se indica si las diferencias entre tratamientos son significativas (análisis de la varianaza de una entrada) * = < p 0,05; ns = no significativo.

Tratamiento	N total en órganos de reserva (%)	
	<i>P. aquatica</i>	<i>D. glomerata</i>
NO ABONADO	1,193 (0,021)	1,113 (0,042)
ABONADO	1,256 (0,030)	0,766 (0,132)
	**	***

Tabla 4.3 - Nitrógeno total contenido en los órganos de reserva de *P. aquatica* y *D. glomerata*, valor medio y desviación típica (entre paréntesis), al comienzo del verano en parcelas abonadas con nitrógeno y no abonadas. Se indica si las diferencias entre tratamientos son significativas (análisis de la varianza de una entrada) ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$.

Por efecto del pastoreo continuo (tabla 4.4) la cantidad de semillas que aporta al banco cada individuo de *D. glomerata*, se reduce de forma muy drástica. Los individuos pastados aportan aproximadamente la décima parte de las semillas que aportan los no pastados. No obstante la variabilidad entre plantas es enormemente alta.

<i>Dactylis glomerata</i> : semillas / individuo			
PROTEGIDAS		PASTADAS	
2.870,1	(2.564)	331,2	(321,2)

Tabla 4.4 - Cantidad de semillas por individuo de *D. glomerata*, en plantas pastadas y protegidas del pastoreo, valores medios y desviaciones típicas(entre paréntesis).

2.3.- Capacidad de implantación de *P. aquatica* y *D. glomerata* en el pastizal de anuales.

En las parcelas tratadas para reducir a las especies anuales, aunque no se consiguió su total eliminación, se redujo su biomasa por unidad de superficie aproximadamente a la mitad (tablas 4.5 y 4.6). Consideramos que estas parcelas son representativas de una situación de baja competencia entre anuales y las perennes sembradas.

La cantidad de plántulas de *P. aquatica* y *D. glomerata* que se implantan y sobreviven hasta finales de primavera (tablas 4.5 y 4.6) es mayor en las parcelas con baja competencia que en las parcelas con alta competencia de anuales, pero existen notables diferencias entre las dos especies. *P. aquatica* manifiesta mayor implantación y supervivencia que *D. glomerata*, esto ocurre en ambos tratamientos. Cuando se compara la implantación y supervivencia en las parcelas con alta y baja competencia se observa que en *P. aquatica* la reducción del número de plántulas por competencia de anuales es del 41%, mientras que en *D. glomerata* se llega casi a su eliminación (reducción del 91%).

La mortandad estival es mucho mayor en *P. aquatica* que en *D. glomerata* (tablas 4.5 y 4.6). En la primera especie prácticamente todas las plántulas presentes en primavera mueren durante el verano, mientras que en *D. glomerata* el 39 % de los individuos sobreviven (en la parcela con baja competencia).

parcelas	BAJA COMPETENCIA		ALTA COMPETENCIA		
	períodos muestreo	1/6/90	16/11/90	1/6/90	16/11/90
plántulas <i>P. aquatica</i>		122	2	72	6
biomasa anuales (g / m ²)		78,6 (41,6)	- -	210,1 (80,2)	- -

Tabla 4.5 - Cantidad de plántulas de *P. aquatica* en las parcelas con alta y baja competencia de anuales en dos períodos de muestreo. Se indica la biomasa de las especies anuales acompañantes en primavera, media y desviación típica (entre paréntesis).

parcelas	BAJA COMPETENCIA		ALTA COMPETENCIA		
	períodos muestreo	1/6/90	16/11/90	1/6/90	16/11/90
plántulas <i>D. glomerata</i>		74	28	5	1
biomasa anuales (g / m ²)		99,8 (42,4)	- -	241,4 (97,7)	- -

Tabla 4.6 - Cantidad de plántulas de *D. glomerata* en las parcelas con alta y baja competencia de anuales en dos períodos de muestreo. Se indica la biomasa de las especies anuales acompañantes en primavera, media y desviación típica (entre paréntesis)

3 - DISCUSION.

En parcelas densamente pobladas la producción de semillas por unidad de superficie es mayor en anuales que en perennes, aunque la producción por individuo es mayor en las perennes, como se observa en *D. glomerata*. La alta densidad que alcanzan las anuales (entre 300 y 600 individuos / m², frente a 20 individuos / m² en *D. glomerata*) compensa su menor producción de semillas por individuo. La mayor producción por individuo en las perennes solo se alcanza en clones adultos de varios años de edad, mientras que las plantas de 1 año no llegan a reproducirse. Esto se ha visto en el estudio de la supervivencia de las plantas en el campo (capítulo 2.A) y se ha constatado en las experiencias de implantación con y sin competencia (ob. pers.). La mayor producción de semillas en las especies anuales en comparación con las perennes ha sido señalada por algunos autores (Salisbury, 1942; McWilliam y Kramer, 1968); Jackson y Roy (1986) la relacionan con una mayor alocaión de biomasa hacia la reproducción (60 % en las anuales frente a 40 % en perennes). Estas mismas diferencias han sido encontradas por Takasaki et al. (1989) comparando gramíneas, anuales y perennes, dentro de los mismos géneros (*Avena*, *Hordeum*, *Lolium*). Las especies con ciclo de vida monocárpico tienen mayor esfuerzo reproductor que las especies con ciclo de vida policárpico, ya que estas últimas son mucho más independientes de la reproducción sexual para sobrevivir a largo plazo (Harper, 1967; Gadgil y Solbrig, 1972; Abrahamson, 1979). Su coste reproductor está en equilibrio con el mantenimiento de un nivel de reservas suficiente para la futura supervivencia de los clones (Fenner, 1985).

La producción de semillas por unidad de superficie presenta gran variabilidad entre especies dentro de cada forma de vida, existiendo una relación inversa entre el tamaño y el número de semillas producidas, tanto en anuales como en perennes. *A. pouretii*, la anual de menor peso de semilla, produce más del doble de semillas / m² que *B. hordeaceus*, la anual de mayor peso de semilla, y la perenne *D. glomerata* produce más semillas / m² que *P. aquatica*, cuyas semillas son más grandes. Esta relación ya ha sido señalada para un rango muy amplio de especies anuales (Fernandez et al. 1989) y es una regla general dentro de las especies vegetales (Harper, 1977; Fenner, 1986).

Las dos especies perennes muestran estrategias reproductivas contrastadas. Cuando se suministra nitrógeno *D. glomerata* parece utilizarlo fundamentalmente en aumentar su reproducción, mientras que *P. aquatica*, parece utilizarlo para aumentar la supervivencia de los adultos, ya que lo acumula en los órganos de reserva y el nitrógeno acumulado en dichos órganos estimula un rápido crecimiento otoñal en las especies perennes (McIlvanie, 1942; en: Breymeyer, 1980; Penning de Vries y Van Keulen, 1982). *D. glomerata* se acercaría más a una estrategia de tipo "r" (Pianka, 1970), en la que se prima la salida reproductiva para colonizar nuevas áreas frente a la supervivencia. *P. aquatica* se acercaría más a una estrategia de tipo "K" en la que se prima fundamentalmente la supervivencia de los individuos establecidos en detrimento de la reproducción. Wilson y Thompson (1989) también han indicado que las especies perennes estoloníferas dedican menos recursos hacia la reproducción que las perennes que forman macollas

La implantación de las perennes en el pastizal de anuales también presenta diferencias notables entre las dos especies. *P. aquatica* tiene mucho más éxito que *D. glomerata*. Cuando la competencia es alta la cantidad de semillas de la primera especie que se implantan y sobreviven hasta la primavera representa el 59% de las que sobreviven cuando la competencia es baja, y supone el 0,9% de las semillas sembradas. Este valor es similar al que presentan las especies anuales de la zona (1,02% de las semillas existentes en el banco al principio del otoño; Fernandez 1991). En *D. glomerata*, cuando la competencia es alta, la cantidad de semillas que se implantan y sobreviven hasta la primavera solo representa el 7% de las que sobreviven cuando la competencia es baja.

Las diferencias en el éxito competitivo de ambas especies concuerdan con las diferencias existentes en el tamaño de sus semillas, siendo *P. aquatica*, la especie con semillas mayores, la que presenta mayor éxito. Fenner (1985) indica que la posesión de una gran semilla es una de las adaptaciones más efectivas para asegurar el éxito en el establecimiento. Ello ha sido constatado por diferentes autores trabajando con especies y cultivares de distinto peso de semilla, tanto perennes como anuales (Arnott, 1969; Silcock, 1980; Gurevitch et al., 1990; Fernandez, 1991).

Una vez establecidas, la supervivencia estival de *D. glomerata* es mayor que la de *P. aquatica* (36% de las plantas en la primera especie, no hay supervivencia en

la segunda). Estas diferencias coinciden con los resultados encontrados en el estudio de la supervivencia de las plantas en el campo (capítulo 2.A). En ese caso, la supervivencia estival el primer año (1988) fue muy superior en *D. glomerata*, que no registró cambios de abundancia, que en *P. aquatica*, que redujo su abundancia en un 56%. No obstante, ese verano la mortandad fue menos drástica que durante el experimento de competencia (1990). Ello debe estar relacionado con las diferencias en las características climáticas de ambos años de estudio (capítulo primero), siendo el verano de 1988 mucho más tardío y corto (113 días) que el de 1990 (169 días).

Las diferencias entre ambas especies en el éxito de implantación en el pastizal de anuales, y en la supervivencia estival, concuerdan con sus características adaptativas señaladas en el capítulo segundo. *P. aquatica*, cuya estrategia se aproxima al tipo "competitiva" (Grime, 1982), consigue establecerse con éxito en el pastizal de anuales, pero acusa una fuerte mortalidad durante el verano. *D. glomerata*, cuya estrategia se acerca al tipo "resistente a las restricciones", tiene muy poco éxito en el pastizal de anuales, pero cuando consigue establecerse (baja competencia), resiste mejor los períodos críticos. La dinámica poblacional en esta especie debe estar condicionada por la existencia de huecos libres donde se pueda establecer.

Los resultados obtenidos muestran que la competencia con anuales no debe ser un factor que limite la expansión de todas las especies perennes en los pastos de terófitos, ya que las perennes son muy variables y su éxito depende del peso de semilla. No obstante, numerosos autores han destacado la dificultad de reestablecimiento por semillas de las gramíneas perennes en los pastos de anuales. Rossiter (1966) la encuentra en *Hyparrhenia hirta* en los pastizales australianos. Love (1944) y Jones y Love (1945) la encuentran en *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea*, *Stipa pulchra*, *Stipa cernua* etc..., en los pastos californianos, y obtienen evidencias de mejoras en su implantación cuando se reduce el dosel de las anuales acompañantes al comienzo de la estación de crecimiento. Pollock (1989) también indica que las gramíneas perennes mejoran su implantación cuando se elimina la vegetación anual residente.

La baja producción de semillas si puede ser un factor que limite la expansión de las especies perennes en los pastos de anuales. Su lenta expansión por vía reproductiva parece no ser suficiente para compensar la elevada mortalidad de

adultos en condiciones de fuerte pastoreo (capítulo tercero), sobre todo cuando la salida reproductiva puede verse muy mermada en plantas sometidas a pastoreo continuo, como se ha observado en *D. glomerata*. Autores como Crawley (1983) han indicado que la herbivoría disminuye la fecundidad de las plantas por reducción de los carbohidratos disponibles para producir semillas. Sin embargo, esto parece poco importante en muchas de las especies anuales, entre las cuales se han encontrado mecanismos que incrementan las producciones de semillas cuando las plantas se ven sometidas a un proceso continuo de defoliación. Ello se ha observado en *Bromus hordeaceus* y *Vulpia myuros* (Laude et. al, 1957 en: Rossiter, 1966) y puede ser la causa de que especies como *A. pourretii* y *B. hordeaceus* sean capaces de regenerar eficazmente sus poblaciones bajo fuertes presiones de ganado (capítulo tercero).

Todo lo anterior indica que en pastos mediterráneos de terófitos la expansión por semillas de las comunidades de gramíneas perennes de forma espontánea debe ser muy difícil. El aumento de estas especies parece requerir cambios en la forma de gestión destinados a este fin.

5 - SINTESIS

Se sintetizan a continuación los aspectos más destacables de los resultados obtenidos en las experiencias realizadas, discutidos parcialmente en los distintos apartados de este estudio.

Existe una fuerte diversidad morfológica y funcional entre especies dentro de cada forma de vida : anual y perenne, encontrándose especies que parecen bien adaptadas a condiciones de alta fertilidad y especies que parecen resistir bien condiciones poco productivas. Ello ya ha sido destacado por autores como Harper (1977); Grime y Hunt (1975), Grime (1982), y coincide con los resultados de distintos trabajos realizados en campo (Bradshaw et al. 1964). A pesar de esta diversidad existen algunas características asociadas a cada grupo que pueden explicar la actual escasez de gramíneas perennes en los pastos mediterráneos frente a la dominancia de anuales. Aunque la muestra de especies estudiadas, especialmente perennes, es quizás demasiado escasa para extraer conclusiones generalizables al conjunto de las especies de cada forma de vida, los resultados obtenidos si permiten proponer una hipótesis coherente que debería ser confirmada con estudios posteriores.

Las especies perennes, que sobreviven a los períodos adversos (sequías estivales) en estado vegetativo, presentan mayor desarrollo de raíces que las anuales (Turkington y Cavers, 1978; Zangerl y Bazzaz, 1983; Jackson y Roy 1986), y su crecimiento es menos dependiente del contenido de humedad y nutrientes en el medio. Estas características son propias de las especies más tolerantes al estrés (Shiple y Keddy, 1988; Chapin 1980; Grime, 1982). Su salida reproductiva es menor que la de anuales, ya que dependen menos de la reproducción para persistir (Salisbury, 1942; Harper, 1967; Gadgil y Solbrig, 1972; Abrahamson, 1979). Estas especies han desarrollado mecanismos que les permiten sobrevivir en el ambiente mediterráneo, como ya indican Silsbury (1960) y Hoen (1968) y se confirma con los resultados de campo. Su solución adaptativa a las restricciones ambientales es distinta a la de anuales pero igualmente viable.

En el ambiente mediterráneo la "perennidad" tiene ciertos requerimientos que no parecen compatibles con la resistencia a fuertes presiones de pastoreo. Las plantas necesitan un buen desarrollo de raíces en profundidad para soportar la estación desfavorable (McWilliam y Kramer, 1968; Joffre et al. 1987), y acumular las

reservas suficientes durante la estación de crecimiento para poder mantener las yemas de resistencia durante el verano y rebrotar en el otoño (Baker y Garwood, 1961; Ward y Blaser, 1961; Smith, 1962). El pastoreo intenso restringe el crecimiento radical y drena las reservas de las plantas, aumentando la mortalidad de estas especies. Ello se hace patente especialmente durante el rebrote otoñal. La elevada mortalidad no puede ser compensada con una alta natalidad, ya que la producción de semillas es baja (Salisbury, 1942; McWilliam y Kramer, 1968) y estas semillas han de competir con una densa comunidad de anuales para poder establecerse. El crecimiento vegetativo también es demasiado lento como para compensar las pérdidas por fuertes presiones de pastoreo, siendo difícil su recuperación una vez disminuídas.

Como forma de vida, la anual, parece mejor adaptada para soportar fuertes presiones de pastoreo. Muchas de las especies son resistentes al pastoreo intenso (Naveh, 1967; Joffre, 1987; Rosiere, 1987), manteniendo su frecuencia aunque se intensifique la presión, como ocurre en *Agrostis pourretii* y *Bromus hordeaceus*. Estas plantas no deben desarrollar raíces profundas ni acumular reservas para sobrevivir durante el verano, solo producir las semillas suficientes para regenerar las poblaciones al año siguiente. La salida reproductiva parece afectarse poco por el pastoreo intenso, ya que a pesar de que existen especies sensibles a este factor (Naveh y Wittaker, 1979; Joffre, op. cit.; Rosiere, op. cit.) que disminuyen al intensificarse la presión, como *Vulpia geniculata*, todas ellas mantienen su frecuencia al año siguiente. Algunas anuales incluso incrementan sus producciones de semillas bajo fuertes presiones de pastoreo (Laude et al. 1957 en: Rossiter, 1966). Ello debe suponer que incluso en el caso de las especies más sensibles la recuperación de las comunidades, una vez disminuídas, será más rápida que la de perennes. Odum (1972) indica que las cadenas tróficas que presentan organismos con altas tasa de renovación en los niveles inferiores se recuperan más rápidamente de los desequilibrios que los que presentan organismos con bajas tasas de renovación.

La sustitución de las especies perennes por anuales debido a la intensificación del pastoreo concuerda con la afirmación de Margalef (1974) quien indica que cuando aumenta la tasa de extracción en uno de los niveles de un sistema trófico debe aumentar la tasa de renovación en los niveles inferiores para que se pueda transmitir la energía suficiente. La intensificación del pastoreo con la

aparición del ganado doméstico, cuya explotación en la cuenca mediterránea se lleva practicando desde hace más de 7.000 años, debe ser una importante causa de la dominancia actual de las especies anuales y la escasez de perennes en los pastos mediterráneos.

No obstante las condiciones físicas ambientales determinan el efecto de las fuertes presiones de los herbívoros, siendo mayor en medios de baja fertilidad donde es difícil que las plantas puedan reponer las reservas drenadas. Solo en un ambiente favorable, con un período húmedo prolongado, y suficientes nutrientes disponibles, el balance absorción - extracción resultará positivo (McNaughton et al., 1983; Ruess et al., 1983) y las plantas podrán sobrevivir. Ello puede explicar la actual distribución de las gramíneas perennes en los pastos ácidos mediterráneos, donde se ven restringidas a las zonas más húmedas y ricas (Vacher 1984; Rivas y Rivas 1963). Además en los pastos mediterráneos muy eutrofos las gramíneas perennes son mucho más abundantes, como ocurre en los "Montes de Propios de Jerez", donde *Phalaris aquatica* es la especie dominante (Fernandez et al. 1991). La dominancia de perennes en otros climas como el templado y el tropical también se explica por esta interacción. En dichas zonas las altas temperaturas y las precipitaciones coinciden en el tiempo (verano). La estación favorable es en realidad más larga y ello permite la dominancia de perennes en áreas muy pastadas como las sabanas tropicales y los pastos templados (Couplan, 1980; McNaughton, 1989).

6 - CONCLUSIONES

1 - Las dos especies perennes estudiadas muestran características morfológicas y funcionales contrastadas. Estas características se relacionan con la capacidad de sus plántulas para persistir en condiciones naturales.

Phalaris aquatica posee una morfologíaseudorrizomatosa, con ahijamiento extravaginal, y sus plántulas son de mayor tamaño y tienen mayor inversión en componentes estructurales (bases de tallos y raíces) que las de *Dactylis glomerata*. Su sistema radical se desarrolla en una zona no muy profunda del suelo (55 cm), la más fértil, presentando un continuo reclutamiento de raíces en superficie. Su crecimiento es muy dependiente del contenido de agua y nutrientes del suelo, reduciéndose notablemente en condiciones restrictivas. Produce menos semillas y de mayor tamaño que *Dactylis glomerata* y su salida reproductiva se ve poco influida por la disponibilidad de nutrientes en el medio, ya que el exceso de nitrógeno se acumula en la base de los tallos, lo que favorece el rebrote otoñal de los adultos.

El mayor tamaño de las plántulas de esta especie hace posible su implantación en competencia con las anuales, pero su fuerte sensibilidad al estrés y su enraizamiento poco profundo da lugar a una fuerte mortalidad estival, muy alta en los individuos de menos de un año e inferior a medida que aumenta la edad, siendo muy baja en los rodales viejos.

Dactylis glomerata posee una morfología cespitosa o en macolla, con ahijamiento intravaginal, y sus plántulas son de menor tamaño y presentan menor inversión en componentes estructurales que las de *Phalaris aquatica*. Su sistema radical ocupa una columna muy profunda de suelo (90 cm) y durante su desarrollo las raíces se reclutan en profundidad y en superficie alternativamente. Su crecimiento es poco dependiente del contenido de agua y nutrientes en el suelo, disminuyendo poco en condiciones restrictivas. Produce más semillas y de menor tamaño que *Phalaris aquatica* y su salida reproductiva se ve muy influida por la disponibilidad de nutrientes en el medio, aumentando al abonarse con nitrógeno.

El menor tamaño de las plántulas de esta especie da lugar a que su implantación sea baja en competencia con anuales, pero su capacidad de resistir el estrés y su profundo enraizamiento tienen como resultado una baja mortalidad en condiciones naturales, incluso en plántulas de menos de un año.

2 - Entre las especies anuales estudiadas también existe una fuerte diversidad morfológica y funcional, semejante a la encontrada en las perennes.

Existe correlación entre el tamaño de semilla y el tamaño de las plantas de las especies anuales, cuando crecen en condiciones de alta fertilidad. El tamaño de semilla también se correlaciona con la sensibilidad de las plantas al estrés de agua y de nutrientes. Las especies de semilla más pequeña, como *Agrostis pourretii*, tienen plántulas de menor tamaño y su crecimiento depende menos del nivel de recursos del suelo que el de las especies de semilla más grande, como *Bromus hordeaceus*. El tamaño de semilla se relaciona inversamente con el número de semillas producidas. *Agrostis pourretii* produce 5 veces más semillas por individuo que *Bromus hordeaceus*.

3 - Entre las especies anuales y las perennes también existen diferencias morfológicas y funcionales.

En las especies perennes el componente radical es proporcionalmente mayor que en las anuales. A igualdad de peso de semilla el crecimiento de las especies perennes es menos dependiente de los recursos del medio, mostrando menor sensibilidad al estrés de agua y nutrientes que las especies anuales. La salida reproductiva es menor en las especies perennes, que a penas se reproducen durante los primeros años de vida. La producción de semillas por unidad de superficie es mucho más baja en parcelas densamente pobladas por adultos de perennes que en parcelas densamente pobladas por anuales.

4 - El amplio abanico de estrategias existentes dentro de cada forma de vida : anual y perenne, permite la persistencia de las especies de ambos grupos en condiciones muy contrastadas, entre las cuales se incluyen las situaciones restrictivas. Como consecuencia al clima no parece ser el principal responsable de la escasez de gramíneas perennes en los pastos mediterráneos.

5 - La competencia con anuales no explica la escasa representación de las gramíneas perennes en los pastos mediterráneos, ya que la capacidad de implantación en el pastizal de terófitos es muy variable entre especies y parece depender del peso de semilla y de las características morfológicas y funcionales.

6 - Las especies estudiadas muestran una respuesta a la defoliación artificial muy diversa, que concuerda con la respuesta al pastoreo intenso en campo. No obstante en todas ellas la defoliación produce reducciones más importantes en el componente radical que en el aéreo. La respuesta a la defoliación de las distintas especies no se relacionan con otras características de las plantas como la capacidad de resistir el estrés.

Las anuales *Agrostis pourretii* y *Bromus hordeaceus*, que difieren notablemente en el peso de semilla, cambian menos su crecimiento por defoliación intensa que la anual *Vulpia geniculata*, de peso de semilla intermedio. Esta especie reduce fuertemente su frecuencia por fuertes presiones de pastoreo, lo que ocurre el mismo año en que se intensifica la presión. Estos cambios de frecuencia no ocurren en las otras dos especies.

En la perennes *Phalaris aquatica* el incremento de la presión de pastoreo produce una disminución en el rebrote otoñal, pero no se observan cambios de frecuencia durante el mismo año en que aumenta la presión. Ello parece relacionarse con la muerte de las plantas en verano por reducción del sistema radical y por disminución de las sustancias de reserva, imprescindibles para mantener las yemas de resistencia en verano y su rebrote en el otoño. El drenaje de reservas que supone el pastoreo intenso solo podrá ser compensado en condiciones de alta fertilidad.

7 - El pastoreo intenso se perfila como la principal causa de la baja frecuencia de las gramíneas perennes en los pastos mediterráneos. La fuerte presión de los herbívoros aumenta la mortalidad de los adultos que no puede ser compensada con el reclutamiento de nuevas plántulas ya que la producción de semillas es baja y se reduce aún más cuando las plantas están sometidas a pastoreo continuo, como se ha observado en *Dactylis glomerata*.

BIBLIOGRAFIA

- Abrahanson, W.G. (1979) Patterns of resource allocation in wild - flower population of fields and woods. *Am. J. Bot.*, 66: 71- 79.
- Allue Andrade, J.L. (1966) *Subregiones fitoclimáticas de España*. I.F.I.E, Ministerio de Agricultura. Madrid 57 pp + 2 mapas.
- Arnold G.W. and Anderson G.W. (1987) The influence of nitrogen level, Rainfall, seed pools and pasture biomass on the botanical composition of annual pastures. *Aust. J. Agric. Res.*, 38:339-354.
- Austin, M.P.; Williams, O.B. and Belbin, L. (1981) Grassland dynamics under sheep grazing in an Australian mediterranean type climate. *Vegetatio*, 46(47): 201-212.
- Baker, H.K. and Gardwood, E.A. (1961). Studies on the root development of herbage plants. V Seasonal changes in fructosan and soluble sugar contents of cocksfoot herbage, stubble, and roots under two cutting treatments. *Journal of the British Grassland Society*, 16:263-267
- Barbour, M. (1967) Early growth in annual and perennial ryegrass. *Agron. J.*, 59:204-205.
- Bartolome, J.W. and Gemmill, B. (1981) The ecological status of *Stipa pulchra* (poaceae) in California . *Madroño*, 28:172-184.
- Bazilevich, N.I. and Titlyanova, A.A. (1980) Comparative studies of ecosystem function. En: *Grasslands, Systems, Analysis and Man*. Breynmeyer, A.I. and Vandyne, C.M. (eds.) Cambridge Univ. press, 757 pp
- Belanger, G.; Gastal, F.; Warenbourg, F.R. (1989). The effect of nitrogen deficiency on carbon partitioning in a tall fescue sward. *Proceeding of XVIth International Grasslands Congress*. Nice. vol I:493-495

- Berendse, F. (1981) Competition and equilibrium in grassland communities. *Grassland Research Group Public.* 54, 151 pp.
- Böhm, W. (1979). *Methods of studying root systems*. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York., 183 pp.
- Bradshaw, A.D.; Chadwick M.J.; Jowett, D.; Synaydon, R.W. (1964) Experimental investigation into the mineral nutrition of several grass species. IV Nitrogen level. *J. Ecol.*, 52:665-677.
- Bragg, P.L.; Govi, G.; Cannell, R.Q. (1983) A comparison of methods, including angled and vertical minirhizotrons, for studyin root growth and distribution in a spring oat crop. *Plant Soil.*, 73:435-440.
- Buwai, M. and Trlica, M.J. (1977) Defoliation effects on root weights and total nonstructural carbohydrates of Blue Grama and Western Wheatgrass. *Crop Sci.*, 17:15-17.
- Caldwell, M.M.; Richard, D.A.; Johnson, R.S.; Nowak, R.S. and Dzurec, R. S. (1981). Coping with herbivory : Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron buchgrasses. *Oecologia (Berl.)* 50:14-24.
- Caldwell, M.M.; Dean, T.J.; Nowak, R.S. and Richards, J.H. (1983). Buchgrass architecture, light interception, and water use efficiency: assesment by fiber optic point quadrats and gas exchange. *Oecologia (Berl.)*, 59:178-184.
- Caloin, M. (1987) Analysis of the change in shoot:root ratio during the vegetative growth of *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 60:177-179.
- Casa de Velazquez (1986). *Supervivencia de la Sierra Norte* . Junta de Andalucía, MOPU, Casa de Velazquez. Madrid, 376 pp + 1 mapa.

- Collins, S. , (1987) Interaction of disturbances in tallgrass prairie : a field experiment. *Ecology*, 68(5): 1243-1250
- Coughenour, M.B.; McNaughton, S.J.; Wallace, L.L. (1985, a) Response of an African tall - grass (*Hyparrhenia filipendula* stapf.) to defoliation and limitations of water and nitrogen. *Oecologia (Berl.)*, 68:80-86
- Coughenour, M.B.; McNaughton, S.J.; Wallace, L.L. (1985, b) Response of an African graminoid (*Themeda triandra* Forsk.) to defoliation, nitrogen and water: a limit of adaptation to herbivory. *Oecologia (Berl.)*, 68:105-110
- Coupland, R.T. (1980) (ed.) *Grassland Ecosystems of the World* : analysis of graslands and their uses. IBP 18, Cambridge University Press, London 401 pp
- Crossley, G.K. (1963). *Variation in the nutritional requirements of natural and bred strains of some British pasture grasses*. Ph.D. Thesis, University of Wales.
- Chapin, F.S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260.
- Chapin, F.S. III (1987) Adaptation and physiological responses of wild plants to nutrient stress. En: *Genetics aspects of plant mineral nutrition*; Gabelman H.W. and Loughman (eds.). M. Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands, 15:25 pp
- Christian, C.S. and Donald, C.M. (1960) Pastures. En: *The Australian environment* 3th ed. C.S.I.R.O. (Aust.), Melburne, 85-104.
- Daget, P. et Poissonet, J. (1971) Une méthode d 'analyse phytologique des prairies. *Ann. Agron.*, 22:5-41.
- Davidson, J.L. and Milthorpe, F.L. (1966) The effect of defoliation on the Carbon Balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.*, 30 (118):184-198.

- Davidson, R.L. (1969) Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot.*, 33:571-577
- Detling, J.K.; Dyer, M.I.; Winn, D.T. (1979) Net photosynthesis, root respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia (Berl.)* 41:127- 134.
- Donart, G.B. and Cook, C.W. (1970) Carbohydrate reserve content of mountain plants following defoliation and regrowth. *J. Range Man.* 23:15-19.
- Dyer, M.I. Detling, J.K. ; Coloman, D.C.; Hilbert, D.W. (1982) The role of herbivores in grasslands. En: *Grasses and Grasslands*; systematic and ecology, Estes J.R.; Tyrl, R.J. Brunken J.N. (eds.). University of Oklahoma Press, Norman 255- 295.
- Evans, P.S. (1978) Plant root distribution and water use patterns of some pasture and crop species. *New Zealand J. Agric. Res.* 21:161-265.
- Fenner, M. (1985) *Seed Ecology*. Dunnet, G.M. (ed.) Chapman and Hall. London, New York., 151 pp.
- Fernandez, R. (1991) Population Dynamics of annual species in mediterranean Grasslands, *IV th International Rangeland Congress*, Montpellier France.
- Fernandez, R.; Leiva, M.J.; Laffarga, J. M. (1991) Los pastizales del Campo de Gibraltar. *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.* 87 (1-4) 61:72.
- Fernandez, R.; Ortega, F.; Laffarga, J. (1989) Tipos morfológicos y funcionales en plantas de pastos anuales mediterraneos de la Sierra Norte de Sevilla. *Options méditerranéennes. Série Séminaires*, 3: 19-23.
- Fiala, K. and Studeny, V. (1988) Cutting and fertilization effect on the root system in several grassland stand. II vertical distribution of root biomass and changes in the carbohydrate content. *Ekologia (CSSR)* 7 (1):27-42.

- Fitter, A.H. (1976) Effects of nutrient supply and competition from other species on root growth of *Lolium perenne* in soil. *Plant and soil* 45:177-189
- Fitter, A.H. (1986) Acquisition and utilization of resources. En: *Plant Ecology*, Crawley, (ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo alto, Carlton. pp 375-405
- Fliervoet, L.M. and Van de Ven, J.P.M. (1984) Leaf characteristic of grassland in a microgradient of temperature and moisture conditions. *Phytocoenologia*, 12:479-493.
- Gadgil, M. and Solbrig, O.T. (1972) The concept of r- and K- selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106 (947): 14-31.
- Garwood E.A. and Sinclair J. (1979) Water-use by six grass species. 2 Root distribution and use of soil water. *J. Agric. Sci.*, Cambridge 93:25-35
- Gonzalez, F. y Pineda, F. (1980) Bases para la tipificación integrada de los pastizales de dehesa. *Pastos*, 10:21-43.
- Gregory, P.J.; Shepherd, K.A.; Cooper, P.J. (1984) Effects of fertilizer on root growth and water use of Barley, in Northern Syria. *J. agric. Sci., Cam*, 103:429-438.
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250:26-31.
- Grime, J.P. and Hunt R. (1975) Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, 63:393-422
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.*, 111: 1169-1194.

- Grime, J.P. (1982) *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Limusa, Mexico 291 pp
- Guerra, A. Paneque, G. Mudarra, J. L. Baños, C. (1962). Suelos. En : *Estudio Agrobiológico de la Provincia de Sevilla* CEBAC, Sevilla, pp. 29-98.
- Guerra, A. (1969) *Mapa de suelos de España* : descripción de las asociaciones y tipos principales de suelos. Ins. Nac. de Edaf. y Agrobiol. Madrid
- Gulmon, S.L. (1977) A comparative study of the grassland of California and Chile. *Flora*, 166 (3) 261-278
- Gurevitch, J.; Wilson, P.; Stone, J.L.; Teese, P.; Stoutenburgh, R.J. (1990) Competition among old-field perennials at different levels of soil fertility and available space. *J. Ecol.*, 78:727-744.
- Haberman, S.J. (1973) The analysis of residuals in crossclassified table. *Biometrics*, 29: 205-220.
- Hacker, R.B. (1984) Vegetation dynamics in a grazed mulga shrubland community II. The ground storey, *Aust. J. Bot.*, 32:252- 261.
- Harper, J.L. (1967) A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.*, 55:427-470.
- Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plant*. Academic Press, 892 pp.
- Harrington, G.N. (1981) Grazing arid and semi-arid pastures En: *Grazing animals*, F.H.W. Morley (ed.), Elseviere Amsterdam pp: 181-200.
- Harris, G.A. (1967) Some competitive relationship between *Agropyron spicatum* and *Bromus tectorum*. *Ecol. Monogr.*, 37:89-111
- Harris, G.A. and Wilson, A. M. (1970) Competition for moisture among seedlings of annual and perennial grasses as influenced by root elongation at low temperature. *Ecology*, 51:530-534

- Hazell, D.B. (1967) Effect of grazing intensity on plant composition, vigor and production. *J. Range. Manag.*, 20(4): 249- 252.
- Hewitt E.J. (1966) *Sand and Water culture methods used in the study of plant nutrition*. Commonwealth Bureau of Horticulture and Plantation Crops.
- Hill, M.J.; Kay, G.; Yeates, S.J. (1985). A comparison of the growth of seedlings of Mediterranean and temperate tall fescues, phalaris and annual ryegrass. *Aust. J. Exp. Agric.*, 25:818-823
- Hirose, T. (1988) Nitrogen availability, optimal shoot/root ratio and plant growth. En: *Plant form and vegetation structure*. Werger, M.J.A.; van der Aart, P.J.M.; During, H.J. and Verboeven, J.T.A. (eds.) SPB Academic Publishing. The Hague.
- Hoen, K. (1968) Summer dormancy in *Phalaris tuberosa* L., *Aust. J. Agric. Res.*, 19 : 227-239.
- Holmes, W. (1980) (ed.) *Grass its production and utilization*. Blackwell Scientific publications, London 289 pp
- Hunt, R. (1978) *Plant Growth Analysis*. Studies in Biology 96, Edward Arnold (publishers), London, 67 pp
- Hunt, R.; Nicholls, A.O. and Fothy, S.A. (1987) Growth and root-shoot partitioning in eighteen British grasses. *Oikos*, 50:53-59.
- Jackson L.E. and Roy J. (1986) Growth pattern of mediterranean annual and perennial grasses under simulated rainfall regimes of southern France and California. *Acta OEcolog. Oecol. Plant.*, 7 (21) 2:191-212
- Jargiello, J. and Harkot, W. (1976) Effect of soil moisture on the growth and development of seedlings of some grass species. *Proceeding of XVIth International Grasslands Congress*. Nice, vol. I:13-15

- Joffre, R. (1987) *Contraintes du milieu et réponses de la végétation herbacée dans les dehesas de la Sierra Norte (Andalousie Espagne)* Thèse de doctorat USTL Montpellier, 201 pp.
- Joffre, R.; Leiva Morales, M.J.; Rambal, S.; Fernandez Alés, R. (1987) Dynamique racinaire et extraction de l'eau du sol par des graminées pérennes et annuelles méditerranéennes. *Acta OEcolog. OEcolog. Plant.*, 8 (22)2:181-194.
- Joffre, R. (1990) Plant and soil nitrogen dynamics in mediterranean grasslands: a comparison of annual and perennial grasses. *Oecologia*, 85:142-149.
- Jones, J.B. and Love, R.M. (1945) Improving California ranges. *California Agricultural Extension Service*. circular 129.
- Laffarga, J.M. and Leiva, M.J. (1991) The effect of water and nutrients on growth in different mediterranean rangeland herbaceous species. *IVth International Rangeland Congress*, Montpellier - France
- Langer, R.H.M. (1959) Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*) (IV) The effect of varying nutrient supply on growth during the first year. *Ann appl. Biol.*, 47:211-221.
- Laude, H.M. (1953) The nature of summer dormancy in perennial grasses, *Bot. gaz.*, 114:284-292
- Le Houerou H.N. (1977) Plant sociology and ecology applied to grazing lands research, survey and management in the mediterranean basin, En: *Handbook of vegetation science*, part XIII : application of vegetation science to grassland husbandry, Krause, W. (ed); Dr. W. Junk B.V., publisher. The Hague.
- Leiva, M.J. (1986) *Estudio de los sistemas radicales de dos comunidades de pastos de dehesas de la Sierra Norte de Sevilla*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Sevilla. 57 pp.

- Love, M.R. (1944) Preliminary trials on the effect of management on the establishment of perennial grasses and legumes at Davis, California. *J. Amer. Soc. Agron.*, 36:699-703.
- Margalef, R. (1974) (ed) Producción primaria. En: *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 pp
- McNaughton, S.J. (1968) Structure and function in California grassland. *Ecology*, 49(5):962-972.
- McNaughton, S.J. (1979) Grazing as an optimization process: grass - ungulate relationship in the Serengeti, *Amer. Nat.* 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40:329-336.
- McNaughton, S.J.; Wallace, L.L. and Coughenour, M.B. (1983) Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen and water on growth of an African C4 sedge. *Ecology*, 64: 307-318.
- McNaughton, S.J. (1989) Interactions of plants of the field layer with large herbivores. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 61:15-29
- McWilliam R.J. and Kramer, P.J. (1968) The nature of the perennial response in mediterranean grasses. I water relations and summer survival in *Phalaris*. *Aust. J. Agric. Res.*, 19:381-395
- Menke, J.W. and Trlica, M.J. (1981) Carbohidrate reserve, phenology, and growth cycles of nine Colorado range species. *J. Range. manag.*, 34 (4) 269:277.
- Metcalf, C.R. (1960) *Anatomy of the monocotyledons*. I Gramineae. Oxford University Press.
- Miao, S.L. and Bazzaz, F.A. Responses to nutrient pulses of two colonizers requiring different disturbance frequencies. *Ecology*, 71(6) 2166:2178.

- Mizianty, M. (1986) Biosystemetic studies on *Dactylis L.* 1- Review of previous studies 1.1- Systematic variability, ecology, biology and cultivation problems. *Acta. Soc. Bot. Pol.*, 55: 467- 479
- Montero, J.L. y Gonzalez, J.L. (1974) *Diagramas Bioclimáticos* ICONA Madrid.
- Montoya, J.M. (1983) *Pastoralismo mediterráneo*. ICONA, monografías 25. Madrid. 162 pp.
- Moore, P.D. and Chapman S.B. (1976) *Methods in plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Mueller, R.J. and Richards, J.H. (1986) Morphological analysis of tillering in *Agropyron spicatum* and *Agropyron desertorum*. *Ann. Bot.*, 58:911-921
- Muller B. and Garnier E. (1990) Components of relative growth rate and sensitivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia*, 84:513-518
- Muslera, P. y Ratera, C. (1984) *Praderas y forrages, producción y aprovechamiento*. Mundiprensa. Madrid.
- Naveh, Z. (1955) Some aspects of range improvement in a mediterranean environment. *J. Range. Manag.*, 8(6):824-829.
- Naveh, Z. and Whittaker, R.H. (1979) Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio*, 41(3):171-190.
- Naveh, Z. (1982) The dependence of the productivity of a semi- arid mediterranean hill pasture ecosystem on climatic fluctuation. *Agriculture and environment*, 7: 47-61

- Noy - Meir, I.; Gutan, M. and Kaplan, Y. (1989), Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection, *J. Ecol.*, 77:290-310.
- Odum, E. P. (1972) *Ecología*, Nueva editorial interamericana, 3º edición. 639 pp.
- Ortega, F. (1987) *Cambios temporales de los pastos anuales mediterraneos de la Sierra Norte de Sevilla, en relación con el régimen de precipitación*. Tesis Doctoral Univ. Sevilla.
- Painter, E.L. and Detling, J.K. (1981) Effect of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass, *J. Range Manage.*, 34:68-71.
- Parker, K.W. and Sampson A.W. (1931) Growth and yield of certain Gramineae as influenced by reduction of photosynthetic tissue. *Hilgardia*, 5:361-381
- Penning de Vries, F.W.T. et Van Keulen H. (1982) Production actuelle et l'action de l'azote et du phosphore. En: *La productivité des paturages sahéliers*; Penning de Vries, F.W.T. et Djieteye, M. A.(eds.), Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, 552 pp.
- Persson, S. (1984) Vegetation development after exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio*, 55:65-92.
- Pianka, E.R. (1970) On "r" and "k" selection. *Amer. Nat.*, 104: 592-597.
- Pignatti, S. (1978) Evolutionary trends in mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, 37 (31):175-185.
- Pollock, K.M. (1989) Grass establishment and performance on high soil fertilised with nitrogen. *New Zealand J. Agric. Res.* 32: 7-15
- Rivas, S. (1980) Les étages bioclimatiques de la vegetation de la Península Ibérique. *Anal. Jard. Bot. Madrid*, 37:251-268.

- Rivas S. y Rivas S.(1963) *Estudio y clasificación de los pastizales españoles*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Rosiere, R.E. (1987) An Evaluation of grazing intensity influences on California range. *J. Range Manag.*, 40 (2):160-165.
- Rossiter, R. C. (1966) Ecology of the mediterranean annual-type pasture. *Advances in Agronomy*, 18:1-56.
- Roy, J.; Garnier, E.; Jackson, L.E. (1987) Response of two perennial grasses to water availability in different habitats related to successional change under Mediterranean climate conditions. En: *Plant Responses to stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*; Tenhunen, J.D.; Catarino, F.M.; Lange, O.L.; Oechel, W.C. (eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- Roy, L.; Lumaret, R. (1987) Associated clinal variation in leaf tissue water relations and allozyme polymorphism in *Dactylis glomerata* L. populations. *Evolutionary trend in plants*, 1(1):9-19.
- Ruess, R. W.; McNaughton, S.J. and Coughenour, M.B. (1983) The effects of clipping, nitrogen source, and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an East African sedge. *Oecologia (Berl.)*, 59:253-261.
- Sambo, E.Y. (1983) Comparative growth of the Australian temperate grasses: *Palaris tuberosa* L. *Dactylis glomerata* L and *Festuca arundinacea* Schreb. *the New Phytol.*, 93:89-104.
- Selke, W. (1968) *Los abonos*, traducido de la cuarta edición alemana por Dr O. Günther. Academia. León, 441 pp.
- Scurfield G. (1963) The effects of temperature on the early vegetative growth of *Phalaris canariensis* L. and *Phalaris tuberosa* L. *Aust. J. Agric. Res.*, 14:165-179

- Shiple, B. and Keddy, A. (1988) The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophyte. *J.Ecol.*, 76:1101-1110.
- Silcock, R.G. (1980) Seedling Characteristic of tropical pasture species and their implications for ease establishment. *Tropical grasslands*, 14(3):175-180.
- Silisbury J.H. (1960) A study of dormancy, survival, and other characteristics in *Lolium perenne* L. at Adelaide, S.A. *Aust. J. Agric. Res.*, 12 :1-9.
- Silvertown, J.W. and Dickie J.B. (1981) Seedling survivorship in natural populations of nine perennial chalk grassland plants. *the New Phytol.*, 83:549-557
- Sims, P.L. and Singh, J. S. (1971) Herbage dynamics and net primary production in certain ungrazed and grazed grasslands in North America. En: *Preliminary analysis of structure and function in grasslands*; French, N.R. (ed). Range Science Department. series 10. Colorado State Univ. Fort Collins, Colorado. 59-124 pp.
- Singh, J.S. and Coleman, D.C. (1974) Distribution of photoassimilated carbon in the root systems of a shortgrass prairie. *J. Ecol.*, 62: 359-366.
- Singh, J.S.; Trlica, M.H.; Risser, P.G.; Redmann, R.E. and Marshall, J. K. (1980), Autotrophic Subsystem, En : *Grasslands, Systems Analysis and Man*; Brey Meyer, A. I. and Van Dyne (eds.). I.B.P.,19. Cambridge Univ. Press. pp: 60-190.
- Smart, N.O.E.; Hattan, J.C.; Spence, H.N. (1985) The effect of long-term exclusion of herbivores on vegetation in Murchison Falls National Park, Uganda. *Biological Conservation* , 33:229-248.
- Smith D. (1962). Carbohydrate root reserves in alfalfa, red clover, and birdsfoot trefoil under several management schedules. *Crop Sci.*, 2:76-78.

- Snaydon, R.W. (1981). The ecology of grazed pastures. In: *Grazing Animals*, F.H.W. Morley (ed.), 13-32. Elseviere, Amsterdam.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1969), *Biometry*, the principles and practice of statistic in biological research. 2nd ed., W. H. Freeman and Company, New York, 859 pp.
- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets, *Oikos*, 53:3-18.
- Souza J.G. de, Vieira da Silva J. (1987) Partitioning of carbohydrates in annual and perennial cotton (*Gossypium hirsutum* L.) *J. Exp. Bot*, 38:1211-1218.
- Sppeding, C.R. and Diekmahns E.C. (1972) Grasses and legumes in British agriculture. *Commonwealth Agricultural Bureaux, Hurley, Bull.* 49.
- Steinke, T.D. and Booyesen, P. de V. (1968) The regrowth and utilization of carbohydrate reserves of *Eragrostis curvula* after different frequencies of defoliation. *Proceeding of the Grassland Society of South*, 3:105-110.
- Stoddart, L. A., Smith, A.D. and Box, T. W. (1975) *Range Management*, 3 ed.. McGraw-Hill, New York, 532 pp.
- Tadmor, N.H.; Cohen, O.P.; Shanan, L. and Evenari, M. (1966) Moisture use of pasture plants in a desert environment. *Proceedings of the Xth International Grassland Congress*. pp: 897-906
- Takasaki, Y.; Isoda, A.; Nojima, H.S.; Oizumi, H. (1989). Behaviours of annual and perennial grass species in the same genus. *Proceeding of XVIth International Grasslands Congress*. Nice. vol. I, pp: 449- 450,
- Tennant, D. (1975) A test of modified line intersect method of estimating root lenght. *J. Ecol.*, 64:995-1001.

- Thomas, H. (1986) Water use characteristic of *Dactylis glomerata* L., *Lolium perenne* L. and *Lolium multiflorum* Lam. plants. *Ann. bot.*, 57:211-223
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princenton Univ. press. Princenton. 360 pp
- Trlica, M.J. and Cook, C.W. (1971) Defoliation effects on carbohydrate reserves of desert species. *J. Range Manag.*, 24:418-425.
- Trlica, M.J. and Cook, C.W. (1972) Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and russian wildrye as affected by development and defoliation. *J. Range. Manag.*, 25: 430-435.
- Trlica, M.J.; Buwai, M.; Menke, J.W. (1977) Effects of rest following defoliations on the recovery of several range species. *J. Range Manag.* 30:21-27.
- Turkington R.A. and Cavers P.B. (1978) Reproductive strategies and growth pattern in four legumes. *Cann. J. Bot.* 56:413-416
- Vacher, J. (1984) *Analyse Phyto et Agro-Ecologique des dehesas pastorales de la Sierra Norte* (Andalousie occidentale, Espagne). Thèse USTL Montpellier. 195 pp.
- Valdés V.; Talavera, S.; Fernandez- Galiano, E. (eds.) (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental* vol 3, Ketres; Barcelona, pp: 295-296.
- Van Dobben, W.H. (1967) Physiology of growth in two *Senecio* species in relation to their ecological position. *Jaarb IBS* 346:75-83
- Vartanian, N. (1981) Some aspects of structural and functional modifications induced by drought in root systems. *Plant and soil*, 63:83-92.
- Walter, H. (1977) *Zonas de vegetación y clima*. Omega S.A. Barcelona, 245 pp.

- Ward , C.V. and Blaser, R.E. (1961) Carbohidrate food reserves and leaf area in regrowth of orchadgrass. *Crop. Sci.*,1:366-370.
- Watkinson, (1982) Factors affectingthe density response of *Vulpia fasciculata*. *J. Ecol.*, 70:149-161.
- White, K. (1967) Native bunchgrass (*Stipa pulchra*) on hasting reservation, California. *Ecology*, 48:949-955.
- Wilson, A. M. and Thompson, K. A comparative study of reproductive allocation in 40 British grasses. *Functional Ecology*, 3:297-302.
- Yu, O. et Gounot, M. (1981) Recherche sur le tallage chez le Dactyle (*Dactylis glomerata* L.), I étude expérimentale de l'effet de l' azote sur le tallage. *Acta OEcol. OEcol. Plant.*, 2(16), 4:351-365.
- Zangerl, A.R. and Bazzaz, F.A. (1983) Plasticity and genotypic variation in photosynthetic behavior of an early and a late successional species of Polygonum. *Oecologia*, 57:270-273.

APENDICE I

Solucion nutritiva standard completa LONG ASHTON

Macroelementos

Sal	mg. equiv. / l	ppm	mM
KNO ₃	K ⁺ 4; NO ₃ ⁻ 4	K 156; N 56	4,00
Ca(NO ₃) ₂	Ca ⁺⁺ 8; NO ₃ ⁻ 8	Ca 160; N 112	4,00
MgSO ₄ 7H ₂ O	Mg ⁺⁺ 3; SO ₄ ⁻⁻ 3	Mg 35; S 48	1,50
NaNO ₃	Na ⁺ 12; NO ₃ ⁻ 12	Na 276; N 168	12,00
NaH ₂ PO ₄ 2H ₂ O	Na ⁺ 4; PO ₄ ⁻⁻⁻ 4	Na 31; P 41	1,33

Microelementos

Sal	mg. equiv. / l	ppm	mM
FeCitrato 3H ₂ O	0,300	Fe 5,600	0,100
MnSO ₄ 4H ₂ O	0,020	Mn 0,550	0,010
CuSO ₄ 5H ₂ O	0,002	Cu 0,064	0,001
ZnSO ₄ 7H ₂ O	0,002	Zn 0,065	0,001
H ₃ BO ₃	0,150	B 0,540	0,050
NaCl	0,100	Cl 3,500; Na 2,30	0,100
Na ₂ MoO ₄ 2H ₂ O	0,003	Mo 0,048; Na 0,07	0,0005

(de Hewitt, 1966).

APENDICE II

Cálculo de la cantidad de riego a aportar en los tratamientos húmedos del experimento de cultivo con distintas condiciones de nutrientes y humedad.

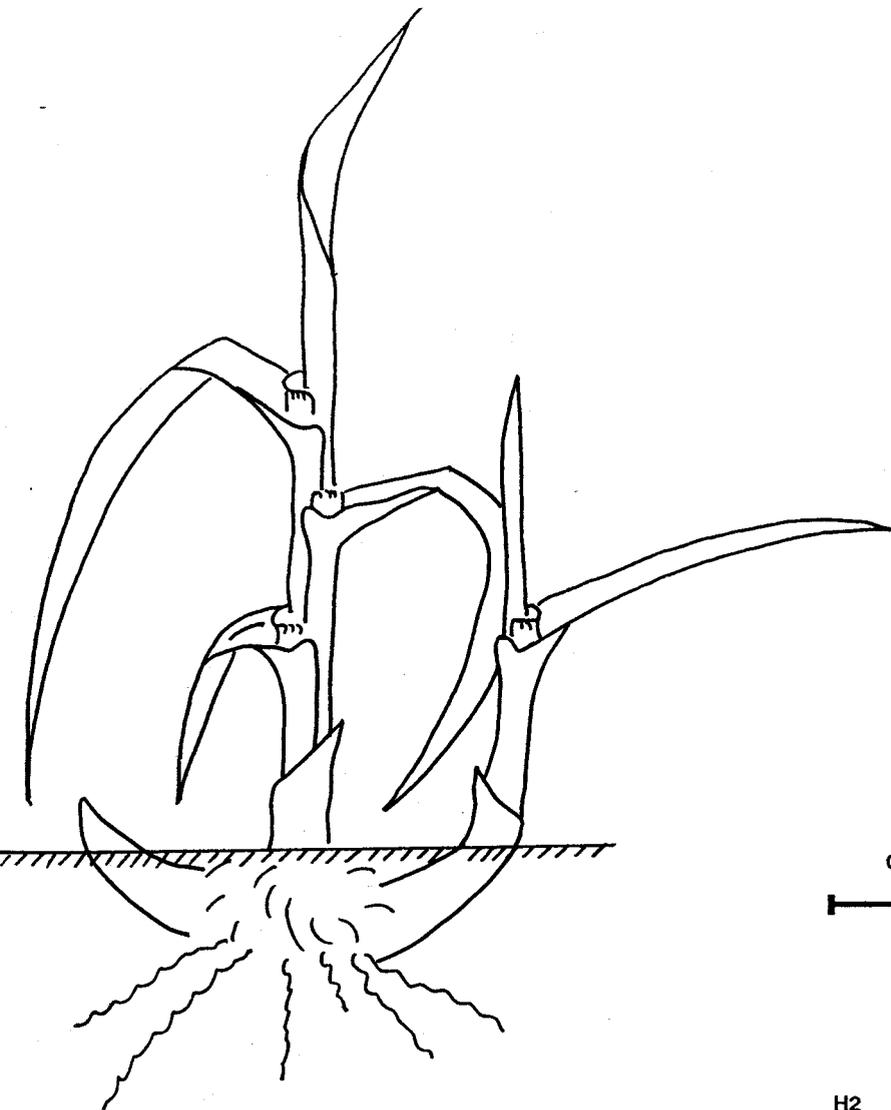
Antes de comenzar el experimento de cultivo con distintos niveles de nutrientes y humedad, tres tubos llenos de arena de idénticas dimensiones a los utilizados en el experimento, se regaron con agua a saturación y se dejaron drenar durante toda una noche para que perdieran el agua gravitacional. Por la mañana se pesaron tres veces sucesivas a intervalos de 1 h, comprobándose que el peso se había estabilizado y por tanto, el drenaje había concluido. Para determinar la cantidad de agua que se debía aplicar en los tratamientos húmedos, se cuantificó la evaporación media por tubo en el invernadero. Una vez pesados, se dejaron los tubos en el invernadero y se esperó 48 h., volviéndose a pesar posteriormente para calcular la cantidad de agua evaporada en este tiempo. La operación se repitió tres veces sucesivas durante una semana. La evaporación media en cada tubo fue de 50 ml en 48 h., a unas temperaturas máximas en el invernadero que fluctuaron entre 19 y 32 °C.

APENDICE III

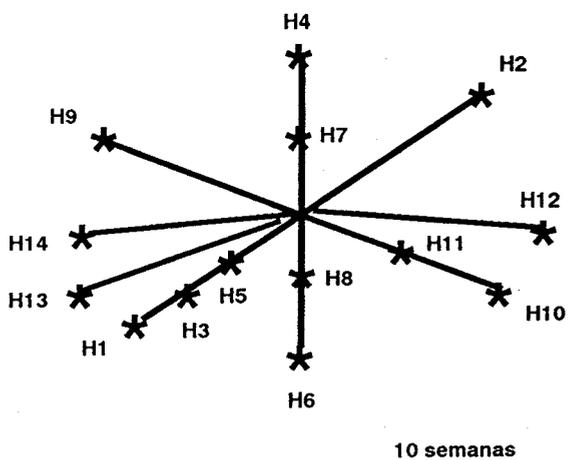
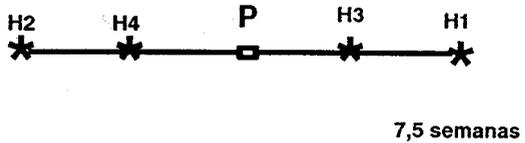
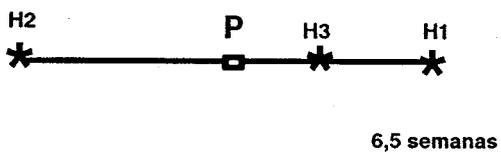
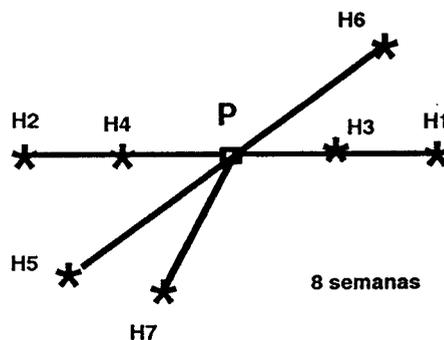
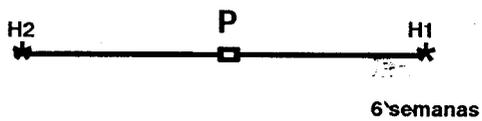
Ahijamiento en plántulas de *Phalaris aquatica*, colonización horizontal del espacio

Se ha observado el proceso de ahijamiento en un conjunto de 10 plántulas de *P. aquatica* cultivadas en macetas de PVC (10 cm de diámetro x 50 cm de profundidad) con arena de río lavada, y mantenidas en invernadero. Las plántulas se sembraron el día 1/3/88 y se estuvieron regando con solución nutritiva Long Ashton 3 veces por semana hasta el 30/4/88. El comportamiento observado, que se esquematiza en la figura adjunta, es muy regular en todos los individuos, especialmente durante la aparición de los primeros 4 a 6 hijos.

Una vez que el tallo principal (P) alcanza un cierto tamaño (entre 4 y 5 hojas) emergen los dos primeros hijos (H1 y H2), de forma simultánea o con uno o dos días de diferencia. Uno de los hijos surge a la derecha y otro a la izquierda del tallo principal, a una distancia del mismo de entre 0,5 y 1 cm. Estos primeros hijos definen los extremos de un eje horizontal que pasa por el tallo principal. A medida que transcurre el tiempo, nuevos hijos (H3, H4) aparecen en el espacio libre que queda entre el tallo principal y los hijos de los extremos, hasta agotar el espacio. Los siguientes hijos (H5, H6, H7) delimitan los extremos de nuevos ejes radiales. El proceso continúa con la aparición de nuevos hijos (H8, H9, H10 etc...) hasta ocupar una superficie circular de suelo en torno al tallo principal.



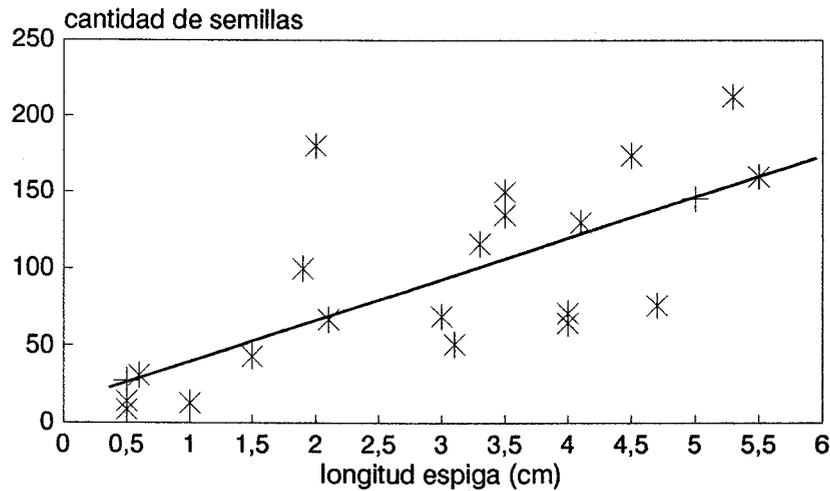
0,8 cm



APENDICE IV

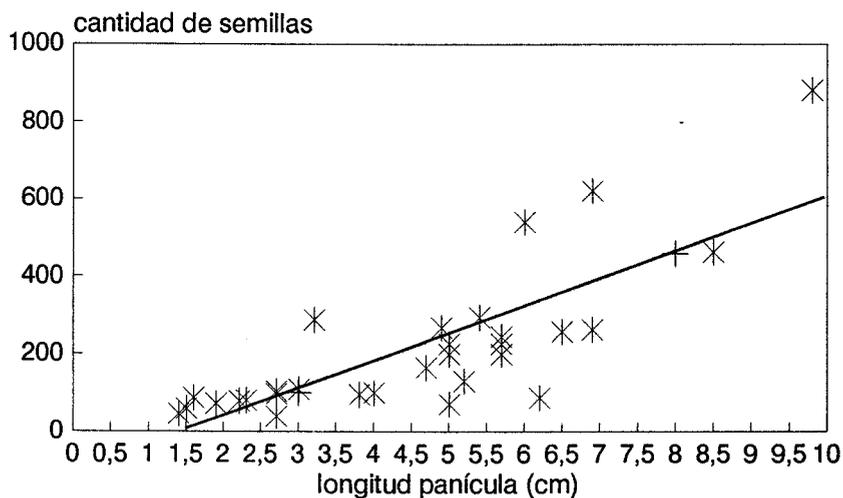
Estima del número de semillas / infrutescencia en panículas de *Dactylis glomerata* y espigas de *Phalaris aquatica* recogidas en el área de estudio, en parcelas densamente pobladas por cada una de estas especies para estimar la producción de semillas por unidad de superficie.

Phalaris aquatica



Regresión entre la longitud de las espigas de *P. aquatica* y el número de semillas viables que contienen : Número de semillas viables = 14,43 longitud espiga (cm) + 26,23. $r = 0,667$; $n = 20$; $p < 0,01$.

Dactylis glomerata



Regresión entre la longitud de las panículas de *Dactylis glomerata* y el número de semillas viables que contienen. Número de semillas viables = -114,2 longitud panícula (cm) + 71,55; $r = 0,785$; $n = 29$; $p < 0,01$

APENDICE V.

Nitrógeno total contenido en los órganos de reserva de rodales de *Phalaris aquatica* y *Dactylis glomerata*, abonados y no abonados, al comienzo del verano.

El 21 de julio de 1989 cuando ya se había secado la parte aérea de las plantas (con excepción de las cañas portadoras de espigas, de *P. aquatica*, que se mantienen verdes todo el verano), se extrajeron tres macollas de *D. glomerata* y tres clones de *P. aquatica* en cada parcela (abonada - no abonada). Las muestras se obtuvieron excavando 5 cm en el suelo. Se llevaron al laboratorio, se limpiaron de tierra y se dejaron secar al aire durante 15 días. Posteriormente se separaron las raíces y la fracción aérea, se seleccionaron las bases de los tallos de *D. glomerata* y losseudorrizomas y tubérculos de las bases de las cañas de *P. aquatica*, y se molieron. El contenido en nitrógeno total en cada una de las muestras, se analizó con un analizador elemental en el departamento de Bioquímica de la Universidad de Sevilla.

APENDICE VI.

Valores correspondientes al experimento de defoliación en condiciones controladas. Biomasa y alocaión de biomasa a la fracción aérea, se aportan las medias y desviaciones típicas (entre paréntesis). RH = Rico y Húmedo; PS = Pbre y seco; def.S = defoliación suave; def.F = defoliación fuerte.

Agrostis pourretii

	Biomasa aérea (g)			Biomasa subterránea (g)	
	RH	PS		RH	PS
def.S	5,579 (0,786)	2,748 (0,571)	def.S	0,816 (0,227)	0,937 (0,202)
def.F	4,521 (1,342)	2,251 (0,397)	def.F	0,376 (0,132)	0,719 (0,192)
	Biomasa total (g)			subterránea / aérea	
	RH	PS		RH	PS
def.S	6,395 (0,714)	3,687 (0,727)	def.S	0,150 (0,061)	0,345 (0,059)
def.F	4,897 (1,467)	2,969 (0,586)	def.F	0,082 (0,009)	0,315 (0,039)

Vulpia geniculata

	Biomasa aérea (g)			Biomasa subterránea (g)	
	RH	PS		RH	PS
def.S	7,785 (1,307)	2,699 (0,285)	def.S	0,887 (0,131)	1,381 (0,151)
def.F	5,332 (1,043)	2,191 (0,130)	def.F	0,399 (0,146)	0,973 (0,093)
	Biomasa total (g)			subterránea / aérea	
	RH	PS		RH	PS
def.S	8,672 (1,399)	4,081 (0,333)	def.S	0,115 (0,014)	0,516 (0,074)
def.F	5,731 (1,174)	3,164 (0,172)	def.F	0,073 (0,015)	0,445 (0,047)

Bromus hordeaceus

		Biomasa aérea (g)		Biomasa subterránea (g)		
		RH	PS	RH	PS	
def.S		8,169 (1,317)	2,805 (0,437)	def.S	1,150 (0,209)	1,193 (0,264)
def.F		6,194 (0,813)	2,406 (0,423)	def.F	0,640 (0,142)	0,779 (0,088)
		Biomasa total (g)		subterránea / aérea		
		RH	PS	RH	PS	
def.S		9,319 (1,521)	3,998 (0,686)	def.S	0,140 (0,007)	0,422 (0,049)
def.F		6,834 (0,857)	3,185 (0,423)	def.F	0,104 (0,024)	0,332 (0,073)

Dactylis glomerata (plántulas de semilla)

	Biomasa aérea (g)			Biomasa subterránea (g)	
	RH	PS		RH	PS
def.S	4,318 (0,344)	2,130 (0,435)	def.S	1,033 (0,200)	1,201 (0,272)
def.F	3,588 (0,599)	1,946 (0,418)	def.F	0,602 (0,095)	0,903 (0,119)
	Biomasa total (g)			subterránea / aérea	
	RH	PS		RH	PS
def.S	5,350 (0,524)	3,331 (0,681)	def.S	0,238 (0,031)	0,564 (0,064)
def.F	4,189 (0,689)	2,849 (0,522)	def.F	0,168 (0,009)	0,472 (0,054)

Dactylis glomerata (propágulos vegetativos)

	Biomasa aérea (g)			Biomasa subterránea (g)	
	RH	PS		RH	PS
def.S	6,633 (0,939)	3,624 (0,518)	def.S	1,995 (0,537)	2,139 (0,551)
def.F	5,408 (1,508)	2,438 (0,242)	def.F	1,138 (0,294)	1,088 (0,149)
	Biomasa total (g)			subterránea / aérea	
	RH	PS		RH	PS
def.S	8,628 (1,281)	5,764 (0,986)	def.S	0,300 (0,077)	0,588 (0,107)
def.F	6,546 (1,769)	3,526 (0,371)	def.F	0,214 (0,034)	0,446 (0,039)

Phalaris aquatica (plántulas de semilla)

	Biomasa aérea (g)			Biomasa subterránea (g)	
	RH	PS		RH	PS
def.S	7,655 (0,790)	2,268 (0,188)	def.S	2,150 (0,391)	1,631 (0,427)
def.F	6,094 (1,478)	1,823 (0,209)	def.F	1,339 (0,197)	1,362 (0,229)
	Biomasa total (g)			subterránea / aérea	
	RH	PS		RH	PS
def.S	9,805 (1,137)	3,900 (0,529)	def.S	0,280 (0,032)	0,718 (0,172)
def.F	7,433 (1,645)	3,184 (0,397)	def.F	0,227 (0,045)	0,749 (0,095)

Phalaris aquatica (propágulos vegetativos)

		Biomasa aérea (g)		Biomasa subterránea (g)		
		RH	PS	RH	PS	
def.S		8,723 (0,591)	3,305 (0,602)	def.S	3,321 (0,858)	2,669 (0,717)
def.F		7,889 (1,159)	2,074 (0,618)	def.F	2,157 (0,216)	1,581 (0,231)
		Biomasa total (g)		subterránea / aérea		
		RH	PS	RH	PS	
def.S		12,042 (1,255)	5,974 (1,239)	def.S	0,379 (0,091)	0,806 (0,133)
def.F		10,047 (1,119)	3,656 (0,816)	def.F	0,278 (0,048)	0,804 (0,195)

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Devuelto al Excmo. Sr. Doctor por los abajo firmantes

N.º José Leiva Morales
Factores que limitan a las comunidades
de gramíneas Perennes en los Pastos Mediterrá-
neos de la Sierra Norte de Sevilla.
Apto cum laude

Fecha, 14

Febrero

1892







El Presidente
José A. Merino

El Secretario,
A. J. L. L.

El Doctorado,
