

TD  
564

**ESTUDIO DE LA ORGANIZACIÓN ESPACIAL EN LOS  
PASTOS MEDITERRÁNEOS.**

Isabel Roldán Ruiz.

R. 11709



# ESTUDIO DE LA ORGANIZACION ESPACIAL EN LOS PASTOS MEDITERRANEOS.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada esta Tesis Doctoral  
al tomo 201 número 158 del libro  
correspondiente al  
Sevilla, 30 MAR 1993

El catedrático Encargado de Tesis.

*Isabel Roldán Ruiz*

Memoria par optar al grado de doctora en Biología por la Universidad de Sevilla  
que presenta y firma la licenciada Isabel Roldán Ruiz.

Sevilla, 23 de marzo de 1993.

*I. Roldán*

Fdo.: Isabel Roldán Ruiz.

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL Y ECOLOGIA.  
UNIVERSIDAD DE SEVILLA.

**ESTUDIO DE LA ORGANIZACIÓN ESPACIAL EN LOS  
PASTOS MEDITERRÁNEOS.**

Memoria para optar al grado de doctora en Biología por la Universidad de Sevilla que presenta la licenciada Isabel Roldán Ruiz y que firma la Dra. Rocío Fernández Alés.

Sevilla, 23 de marzo de 1993.

A handwritten signature in black ink, reading "Rocio Fernandez Alés". The signature is written in a cursive style and is underlined with a single horizontal line.

Fdo.: Rocío Fernández Alés.

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA.  
UNIVERSIDAD DE SEVILLA.

"... En realidad estas estatuas son perfectamente discernibles unas de otras, aunque sólo sea por el lugar que ocupan en el espacio y que es propio de cada una. Pues éste es el error fundamental del pensamiento de Occidente: el espacio concebido como un medio homogéneo, sin relación íntima con la esencia de las cosas, donde por lo tanto se las puede desplazar, colocar, permutar impunemente. Tal vez la terrible *eficacia* de Occidente se derive de este rechazo del espacio como organización compleja y viva, pero es también el origen de todas sus desgracias. La idea de que se puede hacer y poner cualquier cosa en cualquier parte, temible terquedad, principio de nuestro poder y de nuestra maldición..."

Michel Tournier, *Los Meteoros*.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a la Dra. Rocío Fernández Alés la posibilidad de realizar este trabajo y la forma en que lo ha dirigido, ya que siempre me brindó ayuda y orientación.

En el trabajo de campo colaboraron mis compañeros Inmaculada Fernández, Fabiola Lloret, José M. Laffarga, María José Leiva y Cristina Alejo, que soportaron con estoicismo las inclemencias del frío y del calor durante los muestreos.

Mención especial merecen también Francisco J. de Castro (Franjo) por su ayuda en la elaboración de programas y el Dr. Mielke por el envío de los programas MRPP y toda la información relativa a su uso.

Al resto del personal del Departamento, incluyendo las secretarias, también tendría numerosos detalles que agradecer, pero como es imposible nombrarlos a todos en tan pequeño espacio, les hago llegar un agradecimiento general por su amistad durante los años que hemos trabajado juntos.

También tengo un recuerdo para los amigos que me acompañaron durante los estudios de Biología y la realización de este trabajo, muchos de los cuales son ya doctores o están a punto de conseguirlo.

Mi familia, y en especial mis padres, han tenido que soportar en numerosas ocasiones mis ausencias por cuestiones de trabajo pero siempre han sabido comprenderlo. Mi hermano, Charo, Esther y Fran me han cobijado y animado en los últimos meses, que también han sido los más difíciles.

Y por último quiero agradecer a Jan el apoyo que supuso para mí con su presencia en el año pasado y a través de cartas, mensajes electrónicos y llamadas telefónicas en los últimos meses.

El trabajo de campo se ha realizado en la finca Navalagrulla, propiedad de D. Miguel Hughes y la financiación del proyecto ha correspondido al Ministerio de Educación y Ciencia, a través de una Beca de FPI.

*A Jan,*

# ÍNDICE

## **CAPÍTULO 1. PLANTAMIENTO GENERAL DEL TRABAJO Y OBJETIVOS.**

I. INTRODUCCIÓN .....	3
II. OBJETIVOS DEL ESTUDIO .....	8
III. PLAN DE TRABAJO .....	9

## **CAPÍTULO 2. MÉTODOS DE ESTUDIO DE LA ORGANIZACIÓN ESPACIAL EN LA VEGETACIÓN.**

I. INTRODUCCIÓN .....	13
II. MÉTODO .....	17
II 1. Modelos de distribución .....	17
II 2. Métodos analíticos .....	19
II 2.1. Índices de Diversidad y Probabilidad condicionada .....	19
II 2.2. Análisis multivariante .....	23
II 2.3. Espectros de Diversidad .....	23
II 2.4. Detección de fronteras en series de datos ordenados (SMW) .	24
III. RESULTADOS .....	29
III 1. Índices de Diversidad y Probabilidad condicionada .....	29
III 2. Análisis multivariante .....	30
III 3. Espectros de Diversidad .....	40
III 4. Detección de fronteras en series de datos ordenados (SMW) .	46
IV. DISCUSIÓN .....	62

**CAPÍTULO 3. ESTUDIO DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PASTO Y SU RELACIÓN CON EL MEDIO Y LAS PERTURBACIONES.**

I. INTRODUCCIÓN	67
II. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	71
II 1. Localización	71
II 2. Clima	71
II 3. Suelos	75
II 4. Vegetación y usos	75
II 5. Clima y uso del pastizal	76
II 5.1. Precipitación	76
II 5.2. Uso del pastizal	77
III. MATERIAL Y MÉTODO	79
III 1. Muestreo de la vegetación	79
III 2. Tratamiento de datos	80
III 2.1. Cambios temporales en la vegetación	80
III 2.2. Organización espacial del pasto	82
IV. RESULTADOS	85
IV 1. Heterogeneidad del medio físico: transecto de la ENCINA	
IV 1.1. Cambios temporales en la vegetación	85
IV 1.2. Organización espacial del pasto	86
IV 1.2.1. Detección y dinámica de las manchas de vegetación	86
IV 1.2.2. Caracterización de las manchas de vegetación	94
IV 1.2.2.1. Composición florística	94
IV 1.2.2.2. Diversidad	95
IV 2. Perturbaciones localizadas: transecto del HOZADERO	
IV 2.1. Cambios temporales en la vegetación	100
IV 2.2. Organización espacial del pasto	101
IV 2.2.1. Detección y dinámica de las manchas de vegetación	101
IV 2.2.2. Caracterización de las manchas de vegetación	109
IV 2.2.2.1. Composición florística	109
IV 2.2.2.2. Diversidad	114

IV 3. Perturbaciones localizadas: transecto del QUEMADO	
IV 3.1. Cambios temporales en la vegetación	115
IV 3.2. Organización espacial del pasto	116
IV 3.2.1. Detección y dinámica de las manchas de vegetación	116
IV 3.2.2. Caracterización de las manchas de vegetación	116
IV 3.2.2.1. Composición florística	116
IV 3.2.2.2. Diversidad	124
IV 4. Medio homogéneo: transectos PASTADO y NO PASTADO.	
IV 4.1. Cambios temporales en la vegetación	130
IV 4.1.1. Composición florística	130
IV 4.1.2. Diversidad y Dominancia	131
IV 4.2. Organización espacial del pasto	142
IV 4.2.1. Detección y dinámica de las manchas de vegetación	142
IV 4.2.2. Caracterización de las manchas de vegetación	143
IV 4.2.2.1. Composición florística	143
IV 4.2.2.2. Diversidad	158
V. DISCUSIÓN	160

**CAPÍTULO 4. HIPÓTESIS QUE EXPLICAN LA ESTRUCTURA ESPACIAL DEL PASTO.**

I. INTRODUCCIÓN	169
II. LA DISPERSIÓN	171
II 1. Método	171
II 1.1. Selección del método	171
II 1.2. Muestreo del banco de semillas	172
II 1.3. Tratamiento de datos	174
II 2. Resultados	175
II 3. Discusión	199
III. LA COMPETENCIA	201
III 1. Método	201
III 2. Resultados	201
III 3. Discusión	204

<b>CAPÍTULO 5. SÍNTESIS</b> .....	207
<b>CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES</b> .....	215
<b>REFERENCIAS</b> .....	221

## **APÉNDICES**

APÉNDICE I .....	i
APÉNDICE II .....	ii
APÉNDICE III .....	v
APÉNDICE IV .....	vii
APÉNDICE V .....	x
APÉNDICE VI .....	xv
APÉNDICE VII .....	xvi
APÉNDICE VIII .....	xvii
APÉNDICE IX .....	xviii
APÉNDICE X .....	xxi
APÉNDICE XI .....	xxxvii

**CAPÍTULO 1. PLANTEAMIENTO GENERAL DEL TRABAJO  
Y OBJETIVOS.**

## I. INTRODUCCIÓN.

El pasto mediterráneo es una vegetación herbácea permanente que sustituye al bosque mediterráneo en zonas que han sido total o parcialmente deforestadas y dedicadas al pastoreo extensivo, fundamentalmente por ganado vacuno y ovino. Estos pastos ocupan en la Península Ibérica aproximadamente 4.700.000 Ha (Fernández Alés & Leiva 1992), la mayor parte en la zona Suroccidental (Zamora, Salamanca, Cáceres, Badajoz, Ciudad Real, Huelva, Sevilla, Córdoba y Cádiz). En ellos pastan 9.200.000 ovejas-equivalentes en régimen extensivo (Campos 1991) y numerosos herbívoros silvestres (ciervos, conejos, perdices, etc.). Suelen estar acompañados por un arbolado claro de encinas y/o alcornoques (40-60 árboles/Ha), formando un paisaje sabanoide característico: *la dehesa*.

Esta vegetación está consituída casi exclusivamente por especies anuales con un ciclo de vida ajustado a la estación húmeda del clima mediterráneo. Las plantas germinan tras las primeras lluvias otoñales, florecen y fructifican en primavera y mueren al comienzo del verano, pasando la estación seca como semillas en el suelo. La predominancia de plantas de ciclo anual en la vegetación mediterránea se ha explicado como una consecuencia de la combinación de dos factores (Leiva 1992): la sequía veraniega, típica del clima mediterráneo y la elevada presión de pastoreo a la que han estado sometidos los pastos de la cuenca mediterránea durante milenios (al menos 5000 años, Noy-Meir 1990).

Otra característica relevante de los pastos mediterráneos es la elevada diversidad florística que muestran, ya que con 120-180 especies/1000 m<sup>2</sup> (Naveh & Whittaker 1979; Marañón 1985b), superan a las comunidades vegetales de climas templados y se igualan a las selvas tropicales (Marañón 1991). La densidad de especies a pequeña escala también es muy alta, ya que se suelen superar las 40 especies/m<sup>2</sup> (Marañón 1985b). Se han propuesto numerosos mecanismos para explicar cómo se mantiene esta diversidad tan elevada (Marañón 1991; Shmida &

Ellner 1984) pero hasta la fecha hay pocos estudios empíricos que los apoyen.

Frecuentemente se ha postulado que la *heterogeneidad del medio físico* favorece la coexistencia de un gran número de especies en una comunidad (Marañón 1991; Legendre & Fortin 1989), ya que las poblaciones de plantas tienden a crecer en los hábitats que les son más favorables. De este modo, si el espacio físico es heterogéneo, los competidores en potencia pueden organizar sus distribuciones y coexistir por más tiempo o incluso indefinidamente (Margalef 1991b). En el caso de los pastos mediterráneos, existe una amplia literatura acerca de las variaciones en la composición del pasto en relación con variaciones en el medio (Mc Naughton 1968; González Bernáldez & Pineda 1980; Pineda et al. 1981b; Barrantes 1986; Fernández Alés et al. 1991). Sin embargo, Marañón (1985b) muestra que a escala de 1000 m<sup>2</sup> son pocas las especies que aparecen asociadas exclusivamente a microhábitats como afloramientos rocosos, sombra de las encinas, pasto abierto, etc., por lo que la heterogeneidad del medio no parece ser el único factor que mantiene la diversidad en estos pastos.

Las *bajas tasas de exclusión competitiva* son también un mecanismo importante en el mantenimiento de una elevada riqueza específica (Grime 1973). Factores tales como el *estrés*, las *perturbaciones* y las *fluctuaciones ambientales*, provocan la disminución total o parcial de la competencia interespecífica, favoreciendo así la diversidad (Naveh & Whittaker 1979; Huston 1979; Shmida & Ellner 1984). Según Grime (1979), en situaciones extremas de estrés y perturbación, las comunidades son pobres en especies, pues pocas son capaces de persistir en estas condiciones. Cuando el ambiente se hace más favorable, aumenta el número de especies, hasta un punto a partir del cual vuelve a disminuir porque cuando el medio es muy rico o muy estable, algunas especies se hacen dominantes y excluyen a las demás por competencia ("hipótesis de la perturbación intermedia"). Los pastos mediterráneos suelen encontrarse sobre suelos relativamente pobres y su productividad (alrededor de 300-400 g/m<sup>2</sup>/año) está limitada fundamentalmente por

la falta de nutrientes minerales y en menor medida por la falta de agua (Hull & Muller 1976; Seligman & van Keulen 1989; Fernández Alés & Leiva 1992). Por tanto, este estrés puede estar implicado en el mantenimiento de su elevada diversidad. También puede estarlo el pastoreo continuado al que están sometidos estos pastos, como muestran Naveh & Whittaker (1979). Se ha sugerido también que las fluctuaciones climáticas, que son especialmente acusadas en el clima mediterráneo y que causan fuertes variaciones en composición del pasto (Naveh 1982; Ortega 1987), pueden promover la diversidad, ya que hacen cambiar continuamente el sentido de la exclusión competitiva, permitiendo a las especies recuperarse antes de ser totalmente eliminadas de la comunidad (Hutchinson 1961). Shmida & Ellner (1984) señalan que las fluctuaciones ambientales sólo facilitan la coexistencia cuando las especies son capaces de formar bancos de semillas persistentes, que permitan su supervivencia durante períodos desfavorables, y la mayoría de las especies que constituyen los pastos mediterráneos no presentan bancos de larga duración si exceptuamos casos muy concretos (Young et al. 1981; Marañón 1985a; Marañón & Bartolome 1989; Roldán et al. 1991). Esto significa que las fluctuaciones ambientales no deben ser relevantes en el mantenimiento de la diversidad en estos pastos.

Otro mecanismo que puede contribuir a mantener la diversidad de la comunidad es la presencia de especies con diferentes características morfológicas y funcionales. Así, dos plantas con arquitectura muy diferente pueden coexistir mediante una partición espacial de los recursos. La partición de los recursos puede ser temporal, con distintas épocas de crecimiento, floración y fructificación. Grubb (1977) y Marañón (1987) también señalan que diferencias en las estrategias de regeneración de las plantas (producción de semillas, dispersión, germinación, establecimiento...) contribuyen a favorecer la coexistencia. Ortega (1987) y Fernández Alés et al. (1989) han mostrado que las especies anuales de los pastos mediterráneos presentan características morfológicas y funcionales muy diversas, pero no se conoce el papel que éstas pueden cumplir en el mantenimiento de la diversidad en estos pastos.

Existen otros mecanismos de coexistencia entre especies cuando el medio es homogéneo y no necesariamente desfavorable, que están mucho menos estudiados, y que se relacionan con la *estructura espacial* de las comunidades. La estructura espacial de la vegetación, en sí misma, puede jugar un papel muy importante en el mantenimiento de la diversidad, ya que el espacio puede actuar como un aislante que dificulta las interacciones entre poblaciones, favoreciendo la coexistencia (Levin 1974; Margalef 1974; Begon et al. 1986). Los procesos espaciales deben ser especialmente notables en las comunidades vegetales, ya que al ser las plantas organismos sésiles, tienen fuertes limitaciones para la dispersión y la elección de hábitat por parte de las semillas (Harper 1977; Yoshioka & Buchanan-Yoshioka 1989). Sin embargo, no se ha prestado suficiente atención al modo en que la organización espacial en las comunidades se relaciona con el mantenimiento de la diversidad.

Las *perturbaciones localizadas* en el espacio pueden provocar reducciones locales en la intensidad de la competencia, permitiendo la persistencia local de las especies menos competitivas (Shmida & Ellner 1984). Así, se ha comprobado que en pastizales de distintas regiones climáticas las perturbaciones a pequeña escala inician procesos microsucesionales que pueden permitir la persistencia de especies poco competitivas y de especies que requieren espacios abiertos para su establecimiento (Hobbs & Mooney 1985; Collins & Glenn 1988; Lavorel 1991; Belsky 1992). Noy-Meir et al. (1989) señalan que en los pastos mediterráneos, las especies que tienen dificultades para establecerse en presencia de una cubierta densa de materia orgánica muerta, se ven favorecidas por la apertura de claros creados por el ganado con su actividad (pisadas, hozadas, deyecciones...).

Pero en ausencia de perturbaciones locales las especies pueden aparecer segregadas en el espacio, al menos temporalmente, si su capacidad de dispersión es limitada. Weiner & Conte (1981) mostraron que aun siendo el espacio homogéneo y aunque exista competencia interespecífica, la coexistencia es posible si no se

produce dispersión de semillas a largas distancias. La baja capacidad de dispersión de las plantas (Harper 1977) puede generar estructuras poblacionales en agregados, quedando la exclusión competitiva restringida a aquellas zonas donde coinciden los competidores en potencia, generándose así una estructura espacial que es mantenida por la actividad de los organismos.

Para finalizar, Shmida & Ellner (1984) señalan también que la existencia de refugios parciales o totales (determinados por el medio) para estas especies menos competitivas pueden favorecer la diversidad en áreas adyacentes a éstos si los refugios actúan como fuente de propágulos que mantienen a las poblaciones aunque las sucesivas generaciones sean repetidamente eliminadas por especies más competitivas (spatial mass effect).

Los numerosos y variados mecanismos que se han sugerido para explicar la coexistencia de las especies no son excluyentes entre sí. De hecho, lo más probable es que el mantenimiento de una diversidad elevada sea en cada caso concreto resultado de la combinación de varios procesos distintos. El gran reto consiste en mostrar qué combinación de todos los mecanismos propuestos es la que mejor explica las propiedades observadas en las comunidades vegetales (Silvertown & Law 1987, en Marañón 1991).

## II. OBJETIVOS DEL ESTUDIO.

Los pastos mediterráneos constituyen un material ideal para el estudio de los mecanismos de coexistencia de las especies, ya que son sistemas extremadamente diversos, en los que la composición de la comunidad no parece estar controlada por la exclusión competitiva. Dado que algunos de los mecanismos de coexistencia propuestos se relacionan con la organización espacial de la comunidad, el objetivo del presente trabajo es estudiar la estructura espacial que muestran los pastos mediterráneos de las dehesas de Sierra Morena, para posteriormente analizar el papel que puede jugar el espacio en el mantenimiento de su elevada diversidad florística, así como los mecanismos implicados en el proceso.

Los objetivos concretos que se han planteado han sido los siguientes:

- 1/ Describir la estructura espacial de los pastos mediterráneos.
- 2/ Relacionar la estructura espacial con las características del medio en el que se desarrolla el pasto.
- 3/ Proponer hipótesis acerca de los mecanismos implicados en la aparición y mantenimiento de las estructuras espaciales detectadas y testarlas.
- 4/ Discutir el papel que puede desempeñar el espacio en el mantenimiento de la elevada diversidad que muestra esta vegetación.

### **III. PLAN DE TRABAJO.**

En primer lugar se planteó el objetivo de elegir la metodología más adecuada para describir la estructura espacial de la vegetación estudiada. Para ello se ha evaluado la capacidad que tienen los distintos métodos numéricos más usados en la bibliografía, para detectar la heterogeneidad espacial y la escala de los patrones de distribución en comunidades pluriespecíficas con patrones de distribución predeterminados. La metodología seguida y los resultados obtenidos se muestran en el Capítulo 2.

En segundo lugar se ha estudiado la heterogeneidad espacial que muestran los pastos mediterráneos y la relación que ésta guarda con la heterogeneidad subyacente en el medio físico y con las perturbaciones localizadas. También se han analizado los patrones de distribución espacial del pasto en un medio homogéneo sometido a una perturbación generalizada (pastoreo) y en ausencia de perturbación. Se ha estudiado el grado de segregación entre especies y las variaciones espaciales en propiedades más sintéticas del sistema como son la diversidad o las características adaptativas de las especies. La metodología seguida y los resultados obtenidos se recogen en el Capítulo 3.

Los resultados del capítulo anterior han permitido proponer hipótesis acerca de los mecanismos que mantienen la estructura espacial de la comunidad. Las hipótesis formuladas, los métodos usados para testarlas y los resultados obtenidos se exponen en el Capítulo 4.

Por último, en el Capítulo 5 se sintetizan los resultados obtenidos y se discute el papel que juega la estructura espacial del pasto en el mantenimiento de la diversidad. En el Capítulo 6 se enumeran las principales conclusiones que se pueden derivar del estudio.

**CAPÍTULO 2. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE LA  
ORGANIZACIÓN ESPACIAL EN LA  
VEGETACIÓN.**

## I. INTRODUCCIÓN.

A pesar de que el estudio de los patrones espaciales ha recibido mucha atención por parte de los ecólogos y existe una amplia literatura que trata este tema, muchos de los trabajos se centran exclusivamente en procedimientos matemáticos o son meras descripciones (Hill 1973a). Por otra parte, la mayoría de estos trabajos se dedican al estudio de la organización espacial de una o dos especies (en Legendre & Fortin 1989 y Bouxin 1990 se revisan algunos de los métodos). La causa hay que buscarla en el hecho de que las dificultades presentes en la elaboración de modelos matemáticos fiables de pocas especies se multiplican al considerar muchas especies (Sterling et al. 1984) y no es de extrañar que los modelos pluriespecíficos se hayan desarrollado más recientemente (Kempton 1979), con el soporte de los avances informáticos.

Por tanto, el principal escollo para la realización de este trabajo fue encontrar un método adecuado para describir la estructura espacial de una comunidad con un número elevado de especies y en donde las especies frecuentes son también muy numerosas. En una comunidad de este tipo no hay por qué presuponer que unas pocas especies dominantes determinen la distribución espacial de toda la comunidad, por lo que es necesario el uso de un método de análisis de los patrones espaciales multiespecíficos que tenga en cuenta simultáneamente todas las especies de la comunidad (Whittaker et al. 1979).

Los métodos para el análisis de la estructura espacial de la vegetación son muy diversos, pues se han desarrollado para detectar distintas características de la distribución de la vegetación (tamaño medio de agregación de las especies, intensidad de la organización espacial, localización de las fronteras entre manchas de vegetación, etc.) y también se han utilizado distintos algoritmos y aproximaciones para detectar cada una de estas características (medidas de varianza, covarianza, similitud, diversidad, análisis fractal, análisis multivariante, etc.). En general,

estas técnicas se pueden dividir en dos grandes tipos: aquéllas encaminadas a detectar tamaños medios de agregación y las dirigidas a localizar las fronteras entre manchas de distinta composición florística.

El objetivo de las técnicas del primer tipo es la definición de tamaños medios de agregación dentro de la comunidad y de la forma en que se organizan los agregados. En este contexto se maneja el concepto de *grano* para hacer referencia al tamaño medio de las unidades de pattern (manchas). Muchos de estos métodos se basan en el propuesto por Greig-Smith (1952), originalmente diseñado para el estudio del pattern horizontal en una población, usando medidas de varianza. Estos análisis del pattern se representan como una gráfica de varianza o covarianza frente a tamaños crecientes de agregación, cuyos picos indican las escalas del pattern presente (Greig-Smith 1979). El método ha sufrido varias revisiones y modificaciones (Kershaw 1959; Usher 1969; Hill 1973a; Gibson & Greig-Smith 1986; Glenn-Lewin & ver Hoef 1988) y se ha aplicado también a datos multiespecíficos, complementándolo con técnicas de ordenación (Galiano 1983; Gibson & Greig-Smith 1986; Glenn-Lewin & ver Hoef 1988). Sin embargo, la validez del método ha sido cuestionada por Goodall (1961, en Usher 1969), quién considera que hay un aumento de la varianza al aumentar el tamaño de agregación y que los picos se pueden explicar en términos de variación aleatoria sobre una línea de regresión.

Una técnica relacionada es la que se basa en el cálculo de correlogramas, que son gráficas en donde se representan en ordenadas los valores de correlación, frente a las distancias entre muestras (Legendre & Fortin 1989). El signo de los valores de autocorrelación indica el signo de la asociación entre las variables estudiadas (por ejemplo, entre dos especies). En Sokal (1986) y Oden & Sokal (1986) se propone una forma de extender el uso de correlogramas a datos multivariantes.

Otros autores proponen utilizar medidas de diversidad y de probabilidad condicionada para determinar la escala del pattern presente en la vegetación. Así

Pineda et al. (1981a) calculan el valor medio de la "diversidad de hábitats" para el conjunto de las especies de una comunidad de pastizal a distintas escalas de análisis, lo que les permite detectar la escala a la que se produce una mayor segregación espacial de las especies en distintas zonas ("hábitats").

Una aproximación reciente, pero que se ha aplicado fundamentalmente en estudios de paisaje (Turner et al. 1989), se basa en el análisis fractal (Mandelbrot 1977). En este caso, las fronteras y las formas se cuantifican usando fractales, y la dimensión fractal se usa como una medida de la complejidad de los patrones espaciales.

El segundo tipo de técnicas de análisis se centran en el reconocimiento de fronteras, sin prestar atención al tamaño medio de los agregados. Una frontera se puede definir como la superficie que une todos los puntos en que tienen su mayor pendiente los gradientes en general, o los gradientes de los descriptores elegidos (Kotliar & Wiens 1990; Margalef 1991b). Un gran número de autores ha recomendado el uso de análisis multivariantes para detectar los cambios asociados a diferentes localizaciones (Kent & Ballard 1988). Se pueden emplear tanto técnicas de ordenación como de clasificación, pero las que se han usado más ampliamente han sido las técnicas de ordenación. Así, por ejemplo, Whittaker et al. (1979) usaron Análisis de Correspondencias para estudiar el pattern espacial en pastos de Texas. El uso de técnicas de clasificación se ha visto mucho más restringido. Se podría usar cualquier técnica clásica de clasificación, pero introduciendo restricciones espaciales (Legendre & Fortin 1989), es decir, permitiendo sólo el agrupamiento de muestras adyacentes espacialmente.

También el análisis de la variación espacial de la diversidad se puede utilizar como un método para reconocer distintos tipos de organización espacial en los ecosistemas (Margalef 1974), ya que la forma del espectro de diversidad puede ser un buen indicador de cómo se despliega una organización que puede considerarse

jerarquizada (Margalef 1991a).

Más recientemente, en ciencias como Geología, Edafología y Ecología, se han desarrollado métodos analíticos para la detección, caracterización y clasificación de fronteras (Cornelius & Reynolds 1991), que se basan en el reconocimiento de transiciones en la composición florística a lo largo de un transecto (Ludwig & Cornelius 1987, en Orlóci 1988) usando medidas de diversidad o de distancia entre muestras. Estos métodos se complementan con el uso de tests de permutación para evaluar los niveles de significación de las discontinuidades detectadas.

El objetivo de este capítulo es estudiar la capacidad de varios métodos de análisis para detectar las principales características de la estructura espacial de una comunidad vegetal. Se pretende evaluar qué métodos son capaces de detectar fielmente la estructura de la vegetación, para usarlos posteriormente en el estudio de comunidades de pasto. Para ello se han construido modelos espaciales de distribución de la vegetación, en los que se ha simulado la distribución de un pequeño número de especies (9 ó 10), a lo largo de un transecto. Cada modelo se ha analizado según cuatro métodos diferentes para la detección de la estructura espacial de la comunidad. Los métodos se seleccionaron en base a su aplicabilidad desde un punto de vista teórico al tipo de datos que se iban a tratar y en base a la accesibilidad que se tuviera a su manejo o a la elaboración de programas que permitieran su uso.

## II. MÉTODO.

### II 1. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN.

La distribución espacial del pasto se ha simulado usando matrices de 60 columnas x 10 ó 9 filas, en donde las columnas corresponden a unidades de muestreo contiguas formando un transecto, y en las que se recoge la abundancia (valores entre 1 y 4) de las especies presentes (filas). Se ha simulado un muestreo en transecto porque es el método más empleado en los estudios del pattern espacial pluriespecífico (Hill 1973a; de Pablo et al. 1982; Galiano 1983; Glenn-Lewin & ver Hoef 1988; Cornelius & Reynolds 1991). Existen otros métodos de muestreo con una buena base teórica, pero que son difíciles de aplicar en la práctica. Por ejemplo, el método propuesto por Ripley (1987) basado en las distancias de cada individuo a todos los demás individuos de la población y que también ha sido usado por Mahdi & Law (1987), sólo se puede aplicar cuando se han localizado todos los componentes de una población dada; no es posible usarlo, por ejemplo, con poblaciones en las que no se pueden definir los individuos por poseer crecimiento vegetativo o con comunidades de pasto, en las que además la escala de muestreo es muy pequeña y están constituidas por un gran número de especies. Además, este método ha sido criticado por Pielou (1969), ya que así sólo se ponen de manifiesto efectos muy locales, oscureciéndose los efectos a escalas mayores. Los muestreos en transecto evitan, al menos en parte, estos inconvenientes (Leps 1990).

En todos los modelos de distribución, la vegetación está estructurada en manchas. Consideraremos una mancha como un conjunto de parcelas contiguas de composición florística similar. Las manchas que están en contacto no presentan especies en común, pero pueden solapar entre sí, en cuyo caso, en la zona de transición aparece un conjunto de parcelas en las que coexisten las especies de ambas manchas. En las matrices se han hecho variar cuatro características de la estructura espacial de la vegetación: tamaño de las manchas, grado de solapamiento entre

manchas, heterogeneidad florística de las manchas y heterogeneidad en el tamaño de las manchas.

Todas las matrices se han elaborado a partir de una matriz patrón de 60 inventarios x 10 especies en la que la abundancia de cada especie en cada inventario se asignó aleatoriamente según una distribución uniforme discreta. Más tarde, los valores de abundancia de las especies en ciertas zonas de esta matriz se sustituyeron por ceros para simular la estructura preestablecida correspondiente a cada modelo de distribución. En la Tabla 2.1 se resumen las características que definen a las matrices elaboradas y en el APÉNDICE I se muestran la matriz patrón y dos de las matrices artificiales utilizadas en este estudio.

Las matrices S10, S12, S14 y S15 tienen igual número de especies (10), distribuidas en 3 manchas, pero difieren entre sí en el grado de solapamiento entre manchas. Las matrices S23, S30 y S41 también están compuestas por 10 especies, pero distribuidas en distinto número de manchas (6, 10 y 12 respectivamente) y con distintos grados de solapamiento (1, 0 y 0.23 respectivamente). En ellas se ha estudiado la capacidad de los distintos métodos de análisis para detectar el número de manchas en que se estructura la vegetación, cuando hacemos variar el tamaño de las mismas y el grado de solapamiento.

Todas las matrices de la *serie S* muestran una baja diversidad de manchas, ya que las especies aparecen distribuidas en dos tipos de mancha (sólo dos colores en los esquemas de la Tabla 2.1), que se alternan en el espacio. Las matrices de la *serie D* (D12, D14, D21 y D22) presentan una alta diversidad de manchas, pues no hay dos manchas con la misma composición florística. También en esta serie se han hecho variar el tamaño de las manchas y el grado de solapamiento. La comparación de los resultados en estas matrices con las de la *serie S* permitirá evaluar si una mayor diversidad de manchas facilita o dificulta la detección de la estructura espacial de la vegetación. La matriz D31 está compuesta por dos mitades exactamente

iguales, y en cada mitad las especies se distribuyen también en manchas. Con esto se pretende estudiar cómo afecta a los distintos métodos de análisis la presencia de dos niveles de organización.

En la *serie T* se introduce la irregularidad en el tamaño de las manchas, ya que el tamaño de las manchas en cada matriz es variable. No se ha tenido en cuenta el grado de solapamiento ni la heterogeneidad florística de las manchas. En T1 el tamaño de unas manchas es el doble de el de otras y en T2 no existe ninguna relación entre el tamaño de las manchas.

## II 2. MÉTODOS ANALÍTICOS.

Se ha considerado una técnica que se basa en la detección de tamaños medios de agregación y tres técnicas para la detección de fronteras. A continuación se describe más detalladamente el funcionamiento de estos métodos, y se discuten los resultados obtenidos con los modelos de distribución descritos en el apartado anterior.

### II 2.1. Índices de diversidad y de probabilidad condicionada.

Se trata de un método desarrollado por Pielou (1972, 1975), para estimar la amplitud de nicho de las especies y el grado de solapamiento de nichos entre especies, y modificado por Pineda et al. (1981a) para estudiar la estructura espacial en pastos mediterráneos. Se basa en la idea de que el número de especies relacionadas entre sí que pueden coexistir en una comunidad dada depende de la amplitud de nicho de cada una de ellas y del grado en que sus nichos solapan (Pielou 1975). El método parte de estimas del valor medio de la diversidad de hábitats para todas las especies que forman la comunidad (de Pablo et al. 1982) y su objetivo es determinar la escala para la que la segregación espacial de las especies es mayor. Así se determina el tamaño medio de las manchas en que se estructura la comunidad.

TABLA 2.1. Parámetros que definen a los modelos de distribución estudiados. En los esquemas que representan a las matrices (segunda columna), cada color corresponde a un tipo de mancha. Las zonas en que se superponen dos colores indican los solapamientos, y son tanto más largas cuanto mayor es el solapamiento entre manchas. El tamaño de las manchas se refiere al número de inventarios ocupados por cada mancha de vegetación, sin tener en cuenta los solapamientos con las manchas contiguas. El tamaño de los solapamientos también se da en número de inventarios. En la sexta columna se ha representado el grado de solapamiento por mancha, que se ha calculado como el número de total de parcelas pertenecientes a zonas de solapamiento/número total de parcelas pertenecientes a manchas puras. Se han considerado los siguientes grados de solapamiento: 0, 0.11, 0.18, 0.23, 0.43 y 1. En la *serie S* se han combinado el tamaño de las manchas y su grado de solapamiento; así se han elaborado matrices con manchas de distinto tamaño y con distintos grados de solapamiento, pero en cada modelo de distribución sólo existen manchas de dos tipos y son todas del mismo tamaño. En la *serie D*, además de hacer variar el tamaño de las manchas y su solapamiento, se ha aumentado la heterogeneidad florística entre manchas, de manera que las nuevas manchas que aparecen presentan una composición florística distinta de las aparecidas anteriormente. En la *serie T* se introduce la irregularidad en el tamaño de las manchas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Método.

MATRIZ	ESTRUCTURA	NÚMERO DE MANCHAS	TAMAÑO MANCHAS	TAMAÑO SOLAP.	GRADO DE SOLAP.
S10		3	20	0	0
S12		3	18	3	0.11
S14		3	14	9	0.43
S15		3	10	15	1
S23		6	5	5	1
S30		10	6	0	0
S41		12	4	1	0.23
D12		3	18	3	0.11
D14		3	14	9	0.43
D21		5	11	1	0.11
D22		5	10	3	0.23
D31		10	5	1	0.18
T1		4	variable	0	0
T2		5	variable	0	0

Se parte de la abundancia específica (E) en un transecto de cuadros contiguos (P). Para la doble clasificación de especies (E) y parcelas (P):

$$H(E.P) = H(P/E) + H(E),$$

en donde  $H(E.P)$  es la probabilidad de encontrar una cierta especie en una de las unidades de muestreo,  $H(E)$  representa la probabilidad, para toda la comunidad, de que un cierto individuo tomado al azar pertenezca a la especie E y  $H(P/E)$  es el promedio para todas las especies de la probabilidad de encontrar un individuo de una especie dada en una de las unidades de muestreo (para una descripción detallada de los procedimientos matemáticos ver APÉNDICE II).

$H(P/E)$  se puede considerar una medida de la segregación espacial media de las especies, es decir,  $H(P/E)$  es tanto menor cuanto mayor es la segregación espacial de las especies en distintas zonas del transecto. Si se calcula  $H(P/E)$  para divisiones del transecto en sectores de tamaño creciente, se puede representar un espectro que permite detectar discontinuidades en la organización espacial del ecosistema (de Pablo et al. 1982).

Sin embargo,  $H(P/E)$  depende en gran medida del número de sectores en que se divide el transecto y para que los valores de  $H(P/E)$  para divisiones del transecto en sectores de distinto tamaño sean comparables, es necesaria una transformación. Pineda et al. (1981) proponen el uso de  $A$  ( $A = H(P/E) / \log_2 M$ ;  $M$  = número de sectores en que se divide el transecto;  $\log_2 M$  es el valor máximo que puede alcanzar  $H(P/E)$ ), que nos indica la tendencia media de las especies a ocupar sólo determinadas zonas del transecto. Al igual que  $H(P/E)$ ,  $A$  disminuye a medida que la separación de las especies en sectores es más acusada, es decir,  $A$  es tanto menor cuanto mayor es la segregación espacial de las especies. Si se representa  $A$  para tamaños crecientes de agregación de las unidades elementales de muestreo, se obtiene un espectro, cuyo valor mínimo nos indicará la escala a la que el grado de

segregación espacial de las especies es mayor.

Los cálculos se han hecho para divisiones del transecto en 2, 3, 4, 5, 6, 10, 12, 15, 20, 30 y 60 sectores, que son todas las posibles, partiendo de un transecto de 60 inventarios.

## **II 2.2. Análisis multivariante.**

Se ha utilizado el Análisis de Correspondencias (Hill 1973b), para detectar fronteras entre manchas de diferente composición florística. Para ello, cada matriz se ha sometido a análisis factorial de correspondencias y los resultados se presentan como gráficas en las que se representan los inventarios (en abcisas) frente a las coordenadas correspondientes a cada inventario para cada eje del análisis (en ordenadas). Se trata de un método visual simple para identificar las manchas y su grado de similaridad (Olsvig-Whittaker 1988). Un cambio brusco en los valores de las coordenadas entre parcelas contiguas indica una frontera entre manchas de diferente composición florística.

Se han representado independientemente las coordenadas de los inventarios para cada eje del análisis (Figura 2.7 A) o, cuando era necesario, se ha representado la posición de los inventarios en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis (Figura 2.7 B). A partir de estas representaciones gráficas se han determinado diferentes sectores a lo largo del transecto.

## **II 2.3. Espectros de diversidad.**

Margalef (1991a) sugiere que a partir del cálculo de espectros de diversidad se puede representar cómo se despliega la organización espacial de una comunidad. El método que se presenta consiste en calcular cómo varía la diversidad (calculada según el índice de Shannon-Weaver 1963) a medida que aumenta el número de

inventarios considerados, es decir, a medida que se suman nuevos inventarios de la matriz (los dos primeros, los tres primeros, ...). De esta forma se puede construir un espectro de diversidad secuencial. Es de esperar que en las zonas de transición entre dos manchas, la diversidad aumente, por la aparición de nuevas especies, lo que permitiría detectar la localización de las fronteras entre manchas de distinta composición florística. Para una descripción detallada del procedimiento de cálculo, ver APÉNDICE III.

#### **II 2.4. Detección de fronteras en series de datos ordenados (SMW).**

Se ha usado SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis ó análisis de fronteras mediante ventanas móviles), que fue desarrollado por los edafólogos para localizar fronteras entre unidades de suelo relativamente homogéneas, a lo largo de transectos. El método se encuentra descrito en Webster (1973). SMW detecta discontinuidades en datos multivariantes ordenados en una dimensión (por ejemplo, un transecto de cuadros contiguos) mediante la comparación de medidas de disimilaridad calculadas entre las dos mitades de todas las agrupaciones que se pueden hacer dentro de la serie de datos, para distintos tamaños de agregación. El uso de este método permite estudiar la organización espacial para distintas escalas y promediarlas, obteniéndose una visión sintética de la estructura de la comunidad, independiente de la escala de estudio.

El análisis SMW requiere el cálculo independiente de perfiles de disimilaridad para diferentes tamaños de agregación de las unidades de muestreo, a los que en lo sucesivo haremos referencia como tamaños de ventana. El mecanismo propuesto por Cornelius & Reynolds (1991) para proceder con el análisis SMW es el siguiente:

- (1) se sitúa una ventana de un tamaño determinado (debe ser un número par y corresponde a un número determinado de unidades de muestreo) al comienzo de la serie de datos,

- (2) se divide la ventana en dos mitades,
- (3) se calcula la media de todas las variables (especies) para cada mitad,
- (4) se calcula la disimilaridad entre las dos mitades de la ventana,
- (5) se desplaza la ventana una posición a lo largo de la serie de datos y se repiten los pasos 2-5 hasta el final de la serie.

Así se puede construir un PERFIL DE DISIMILARIDAD para este tamaño de ventana, representando los valores de disimilaridad, frente al punto medio de la ventana. El proceso se repite para distintos tamaños de ventana, obteniéndose para cada uno de ellos un perfil de disimilaridad. Es posible usar cualquier medida de disimilaridad, de distancia o incluso medidas de diversidad, y en este trabajo se ha usado DISTANCIA EUCLÍDEA. Los picos en el perfil de disimilaridad indican la posición de las fronteras.

Las fronteras identificadas por este método dependen del tamaño de ventana usado, por lo que para obtener resultados relativamente independientes de éste, es necesario promediar los resultados obtenidos para varios tamaños de ventana y calcular un Perfil de Disimilaridad Global. Como los tamaños pequeños de ventana darán disimilaridades mayores que los tamaños grandes, es necesario estandarizar las medidas de disimilaridad antes de promediarlas, para dar igual peso a todos los tamaños de ventana. Esto se puede hacer transformando las medidas de disimilaridad de cada tamaño de ventana en función de la disimilaridad media y la desviación típica estimadas a partir de un test de Monte Carlo (ver APÉNDICE IV). Una vez que se han obtenido las medidas de disimilaridad estandarizadas para cada localización, se promedian para todos los tamaños de ventana y se representa un Perfil de Disimilaridad Global, cuyos picos nos permitirán identificar las fronteras en el transecto y dividirlo en distintas zonas.

Este método no sólo localiza discontinuidades generales al transecto completo, sino también discontinuidades "locales", por lo tanto SMW detecta discontinuidades incluso en datos elaborados al azar y tanto a escalas grandes como pequeñas (Cornelius & Reynolds 1991). En consecuencia, es necesario usar como complemento métodos objetivos que permitan determinar la significación de las discontinuidades detectadas mediante análisis SMW.

Los análisis de Permutación o "randomization" pertenecen al grupo de los tests de Monte Carlo (Sokal & Rohlf 1969) y fueron propuestos por primera vez, usando medidas de diversidad, por van Belle & Fisher (1977) y Bell et al. (1981). El funcionamiento general de este tipo de técnicas está explicado en Smith et al. (1990). Su objetivo es medir la significación de las diferencias entre grupos previamente definidos, utilizando medidas de disimilaridad (o distancia) entre muestras y son aconsejables cuando sabemos poco o nada acerca de la distribución esperada de la variable que se quiere testar (Sokal & Rohlf 1969). El test de permutación compara la distancia media intragrupo (la media de todas las distancias entre las muestras pertenecientes al mismo grupo) y la distancia media intergrupos (la media de todas las distancias entre las muestras pertenecientes a distintos grupos), asumiendo que no existen diferencias debidas al tratamiento o a la posición espacial de la muestra. Para testar la significación de la división en grupos que se ha realizado, es necesario un estadístico que sumarice las diferencias. Un estadístico posible es de la forma general:

$$L = \bar{W} / \bar{B}$$

W = disimilaridad intragrupos media  
B = disimilaridad intergrupos media

L nos indica en qué medida los grupos considerados son internamente homogéneos y diferentes entre sí.

El test de permutación requiere calcular  $L$  para los datos según la agrupación cuya significación se quiere testar ( $L_{\text{observado}}$ ), y según otras agrupaciones aleatorias de los datos. En el caso de que no existan diferencias entre los grupos considerados, este valor de  $L_{\text{observado}}$  se podría haber obtenido a partir de cualquier agrupamiento aleatorio de los datos. Si, por el contrario, existieran diferencias entre los grupos, cualquier agrupamiento aleatorio tendría un valor de  $L$  distinto a  $L_{\text{observado}}$ .

Para la realización del test de permutación es necesario realizar un número elevado de agrupaciones (1000 por ejemplo) y  $L_{\text{observado}}$  tiene que ser comparado con los  $L$  de las agrupaciones nuevas. Si  $L_{\text{observado}}$  es más pequeño que por ejemplo el 95% de los valores de  $L$  obtenidos en las permutaciones, hay que rechazar la hipótesis nula de no diferencia entre grupos (Smith et al. 1990), para un nivel de significación  $p < 0.05$ .

El método de permutación propuesto por Cornelius & Reynolds (1991) para estudiar la significación de las discontinuidades detectadas mediante análisis SMW, es MRPP (Multi-Response-Permutation-Procedure ó método de permutación multi-respuesta). Se trata de un análisis estadístico multivariante del tipo antes descrito, que permite comparar grupos previamente definidos (Biondini et al. 1988; Mielke 1991). MRPP, al igual que SMW, se basa en el cálculo de distancias euclídeas. Según Cornelius & Reynolds (1991), MRPP es una herramienta estadística de gran valor para la determinación de la significación de las discontinuidades potenciales identificadas por SMW, ya que ambos métodos pueden usar la misma medida de disimilaridad (distancia euclídea).

En el presente trabajo, los análisis SMW se hicieron utilizando los siguientes tamaños de ventana: 2, 4, 6, 8 y 10. Los Perfiles de Disimilaridad Global se construyeron promediando los resultados obtenidos para estos cinco tamaños de ventana.

Se consideraron posiciones potencialmente significativas las que en el Perfil de Disimilaridad Global se encontraban al menos una desviación típica por encima de la media. Una vez establecidas las fronteras potenciales, se realizaron los tests de significación MRPP comparando las zonas localizadas a ambos lados de cada frontera. Se han considerado como umbrales de significación  $p=0.05$  y  $p=0.001$ , es decir, una probabilidad inferior a 0.05 ( $p < 0.05$ ) se consideraba como indicadora de una frontera significativa, mientras que  $p > 0.05$  indicaba una frontera no significativa. Un  $p < 0.001$  indicaba la presencia de una frontera altamente significativa.

### III. RESULTADOS.

#### III 1. ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y DE PROBABILIDAD CONDICIONADA.

En la *serie S* (Figura 2.1), cuando no existe solapamiento entre manchas (matrices *S10* y *S30*), el análisis es capaz de detectar el número de manchas, independientemente del tamaño de éstas. Así *A* presenta un mínimo en 3 cuando se analiza la matriz *S10* (3 manchas) y en 10 cuando se analiza la matriz *S30* (10 manchas). Para *S41*, que posee 12 manchas de menor tamaño aun y con un pequeño solapamiento, *A* muestra un mínimo relativo en 12.

Si se analizan matrices con el mismo número de manchas pero con distinto grado de solapamiento (*S10*, *S12*, *S14* y *S15*) se observa que cuando el solapamiento es pequeño (*S10* y *S12*), el análisis detecta bien el número de manchas -3-. Cuando el solapamiento crece hasta 0.43 (*S14*), el análisis detecta como manchas diferentes tanto las zonas de manchas puras -3- como las zonas de solapamiento -2-, obteniéndose *A* mínimo en 5 divisiones. Cuando el solapamiento es muy alto (*S15*), y las zonas de solapamiento son mayores (15 inventarios) que las manchas puras (10 inventarios), los resultados son difícilmente interpretables, ya que los mínimos de *A* no coinciden con las separaciones entre manchas y solapamientos.

Cuando en vez de considerar matrices con sólo dos tipos de mancha (*serie S*) se estudian aquéllas con mayor diversidad de manchas (*serie D*, Figura 2.2), los resultados son similares a los obtenidos en la *serie S*, salvo que el análisis es incapaz de detectar la estructura de la matriz (el espectro no presenta ningún valor mínimo), con un grado de solapamiento menor (0.23, en la matriz *D22*) que cuando la diversidad de manchas más baja (0.43, en la matriz *S14*).

Cuando las manchas de vegetación representadas en las matrices no presentan un tamaño regular (*serie T*), el análisis es incapaz de detectar la estructura de éstas.

En resumen, este método detecta la estructura de las matrices siempre que todas las manchas sean de tamaño semejante y sin grandes solapamientos entre ellas. Es incapaz de detectar la estructura de la matriz de datos cuando ésta posee manchas de tamaños variados o con grandes zonas de solapamiento.

### III 2. TÉCNICAS DE ANÁLISIS MULTIVARIANTE.

En las Figuras 2.3 a 2.5, correspondientes a las matrices de la *serie S* se observa cómo la información del primer eje del análisis es suficiente para la interpretación de la estructura de la matriz de datos. Al haber sólo dos tipos de mancha en cada matriz, el primer eje permite separar las dos tendencias de variación existentes. Cuando no existe solapamiento entre las manchas (*S10* y *S30*) o éste es muy pequeño (*S12* y *S41*), las transiciones de una mancha a otra aparecen como saltos bruscos en la representación del primer Eje del análisis. Si las zonas de solapamiento son mayores (*S14*, *S15* y *S23*) éstas quedan reflejadas en la gráfica correspondiente al eje I del análisis como una zona con valores intermedios a los de las manchas puras.

En la *serie D* (Figuras 2.5 a 2.7), cuando sólo hay tres tipos de mancha (*D12* y *D14*), también es suficiente la interpretación del primer eje del análisis para identificar la estructura, ya que las tres manchas aparecen reflejadas en tres niveles distintos, con las transiciones en niveles intermedios. En los casos con 5 manchas distintas (*D21* y *D22*), también se recoge toda la variación en el primer eje; pero si el solapamiento es grande (*D22*), la gráfica correspondiente al eje I representa un recambio casi continuo de especies. En el caso de *D31* (Figura 2.7) con una estructura algo más compleja, ya que consta de dos mitades iguales, es necesaria la representación conjunta de los dos primeros ejes del análisis. Así, al representar la proyección de los inventarios sobre el plano definido por los ejes I y II aparecen agrupados los inventarios con la misma composición florística.

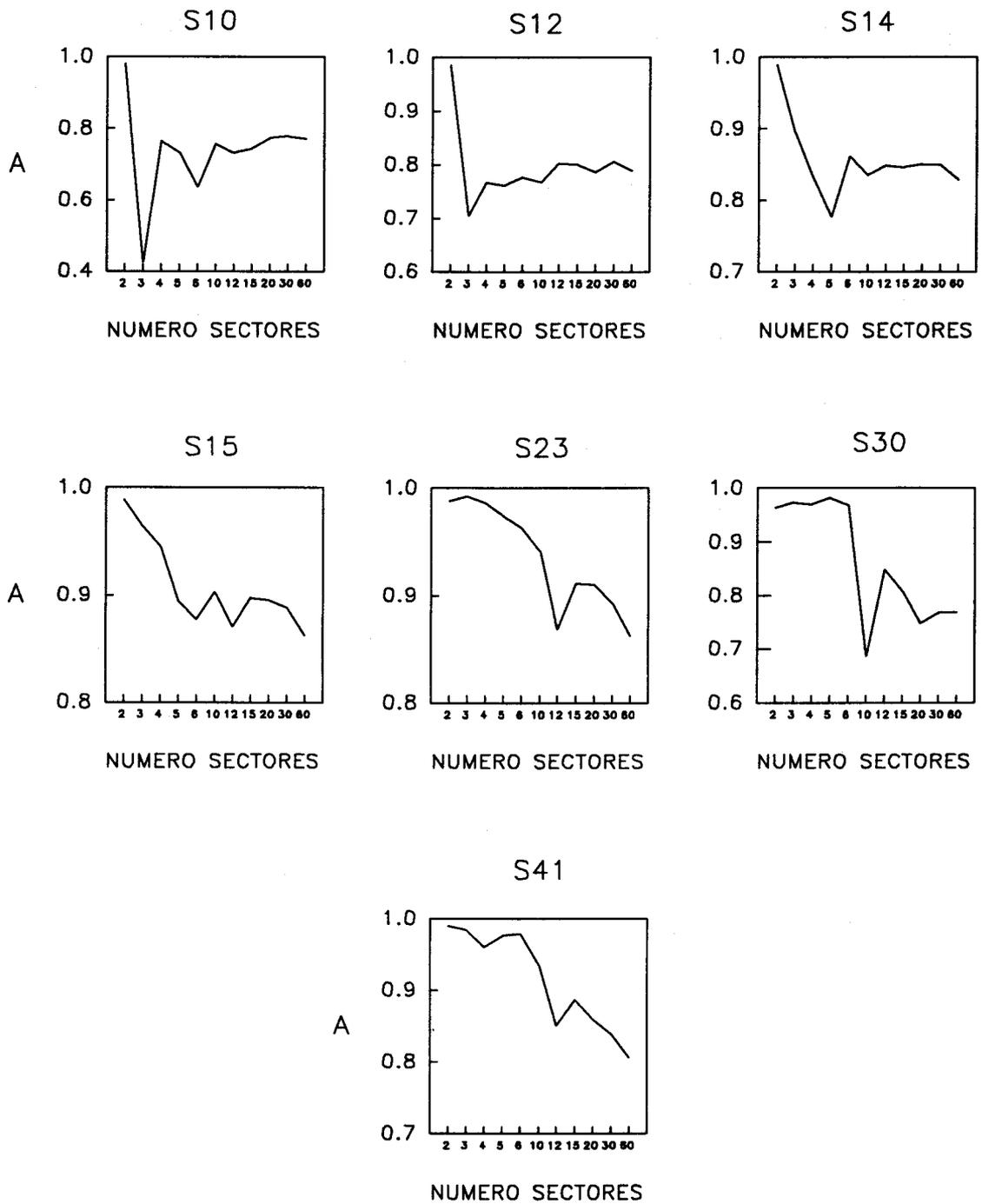


FIGURA 2.1. Valores de A para divisiones sucesivas del transecto en un número creciente de sectores, en las matrices pertenecientes a la serie S.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

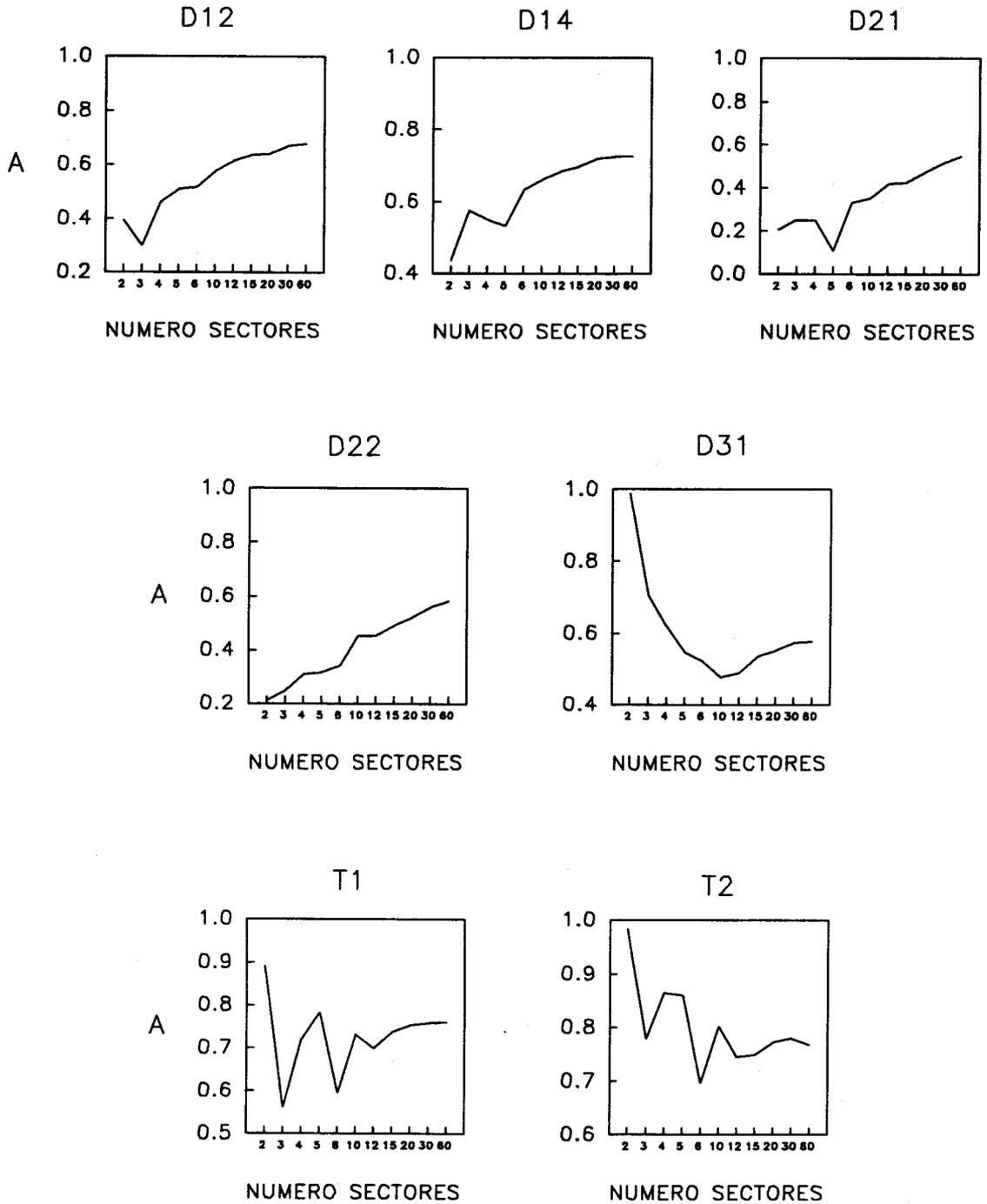


FIGURA 2.2. Valores de A para divisiones sucesivas del transecto en un número creciente de sectores, en las matrices correspondientes a las series D y T.

En las gráficas correspondientes a las matrices de la *serie T* (Figura 2.8) se comprueba que la eficacia del análisis es independiente de que todas las manchas sean del mismo o de distinto tamaño.

En resumen, este método es capaz de detectar la estructura espacial representada en la matriz de datos, aunque es necesaria la consideración conjunta de las coordenadas de los inventarios y de las especies para distinguir las zonas de manchas puras de los solapamientos. Con matrices de estructura simple, como las consideradas en este trabajo, en la mayoría de los casos es suficiente el análisis del primer eje del análisis para poner de manifiesto la estructura espacial; sin embargo, en matrices de datos más complejas probablemente sería necesaria la representación de un mayor número de ejes.

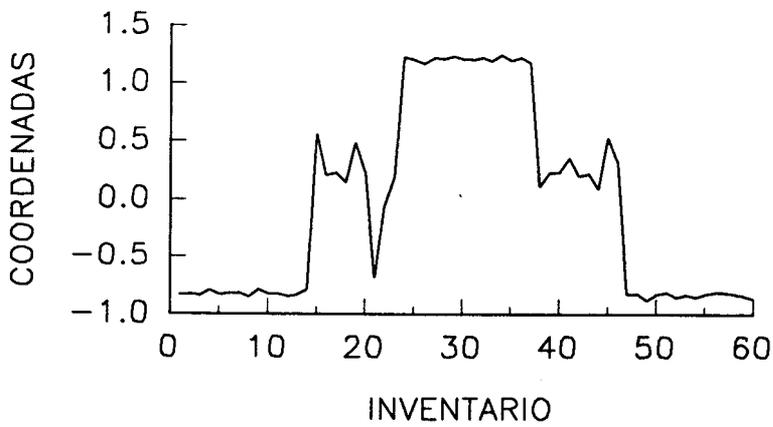
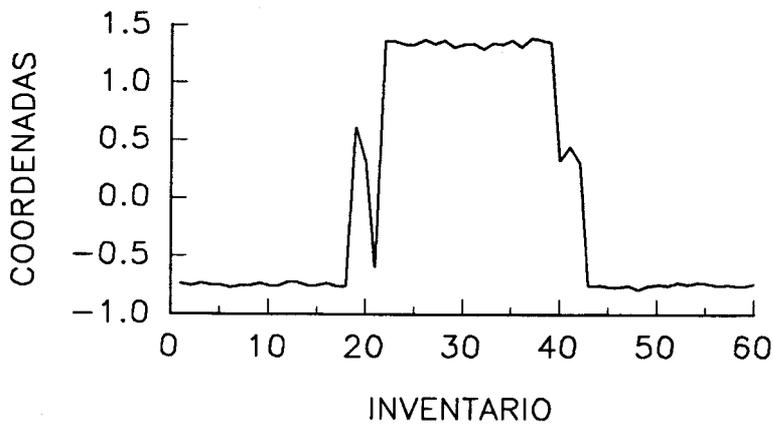
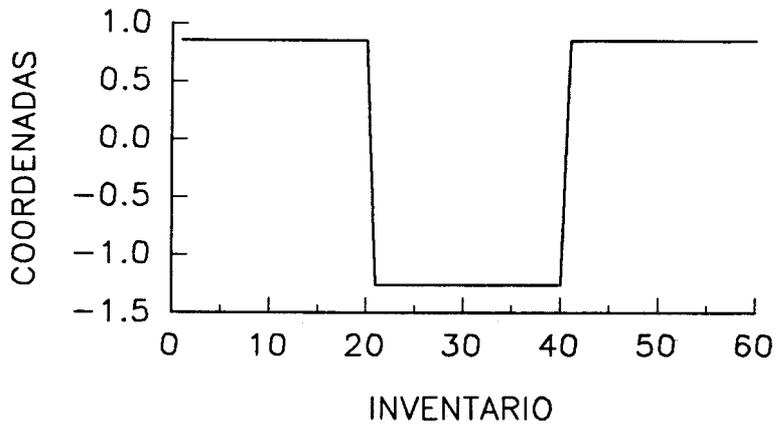


FIGURA 2.3. Resultados del Análisis de Correspondencias para las matrices S10, S12 y S14. Se han representado las coordenadas de los inventarios para el primer eje del análisis.

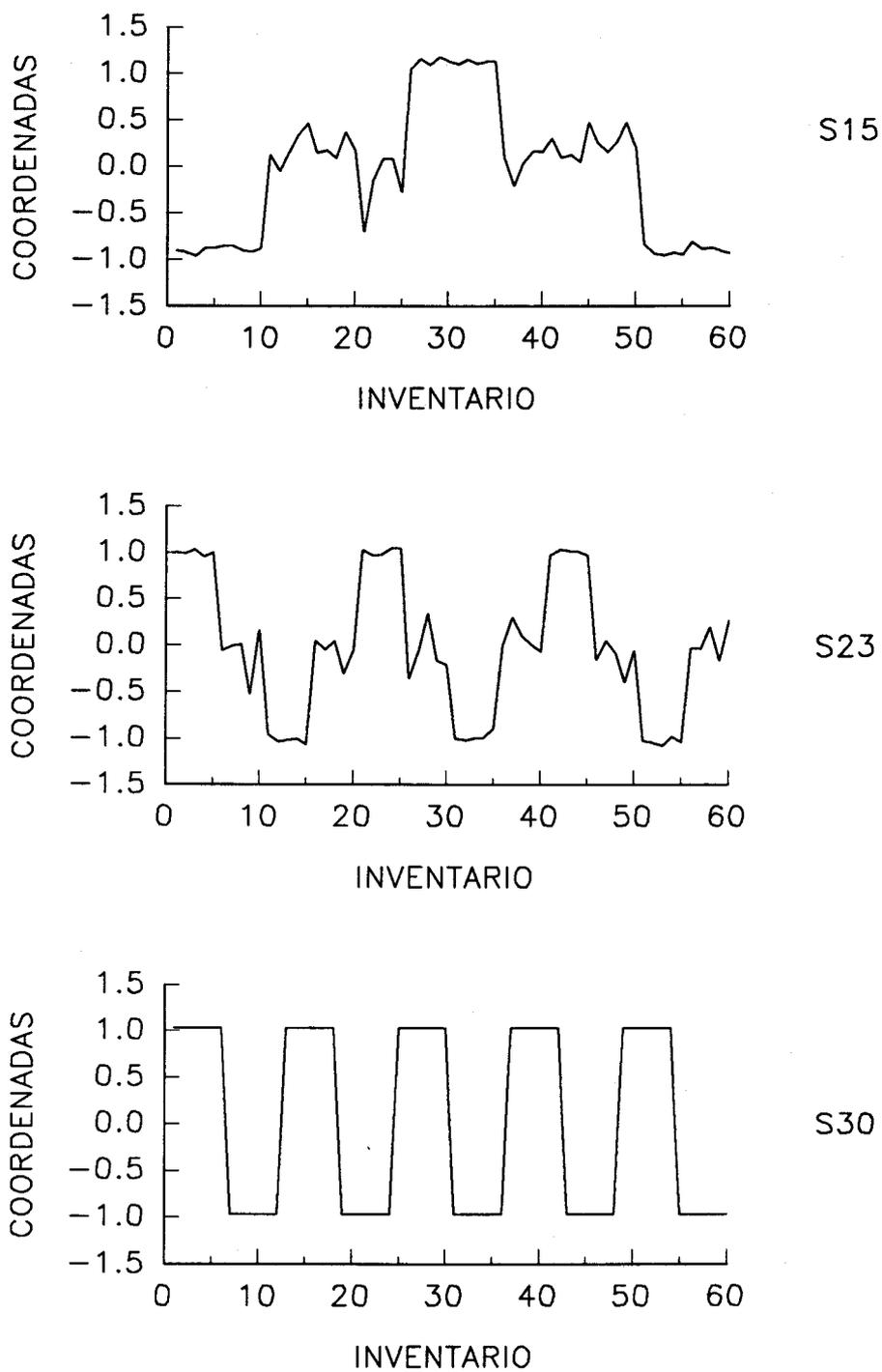


FIGURA 2.4. Resultados del Análisis de Correspondencias para las matrices S15, S23 y S30. Se han representado las coordenadas de los inventarios para el primer eje del análisis.

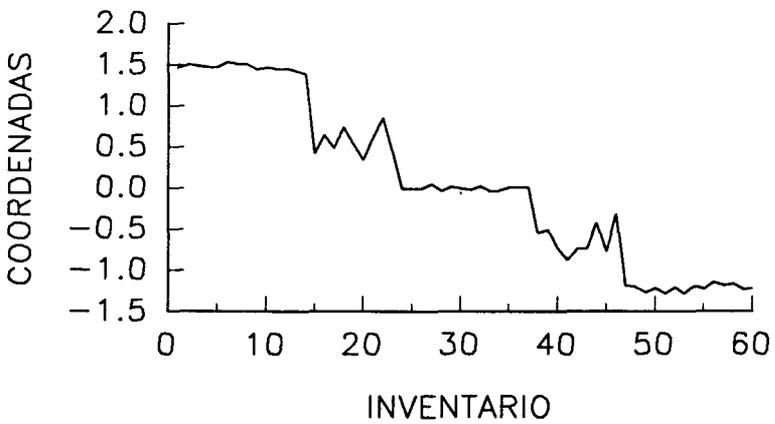
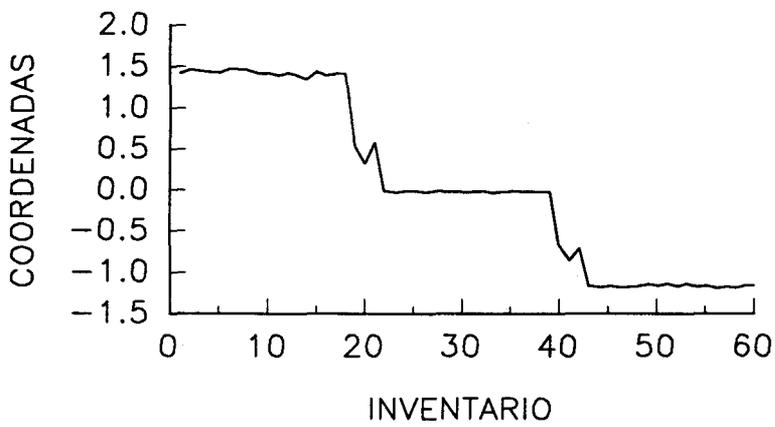
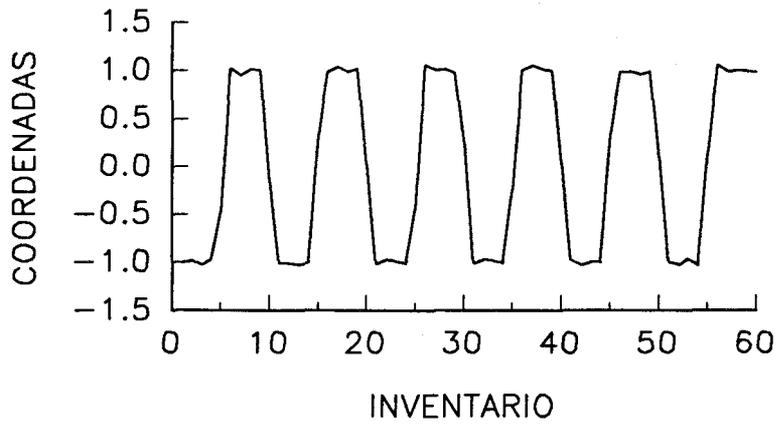


FIGURA 2.5. Resultados del Análisis de Correspondencias para las matrices S41, D12 y D14. Se han representado las coordenadas de los inventarios para el primer eje del análisis.

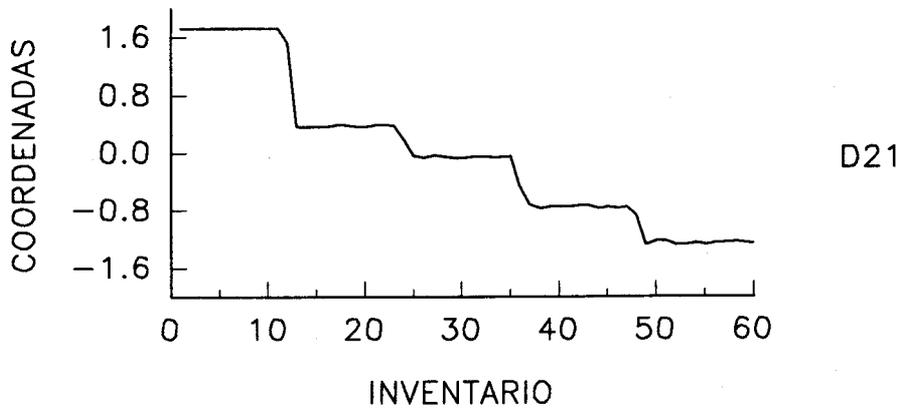
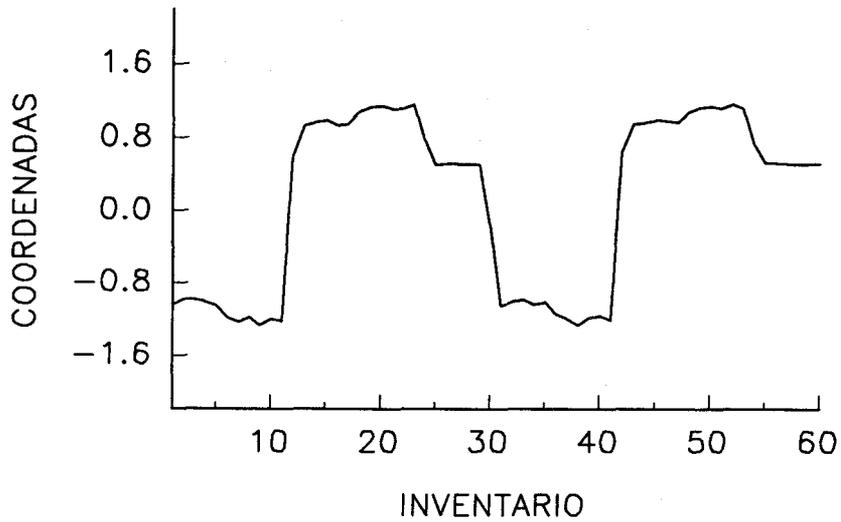


FIGURA 2.6. Resultados del Análisis de Correspondencias para las matrices D21 y D22. Se han representado las coordenadas de los inventarios para el primer eje del análisis.

A)



B)

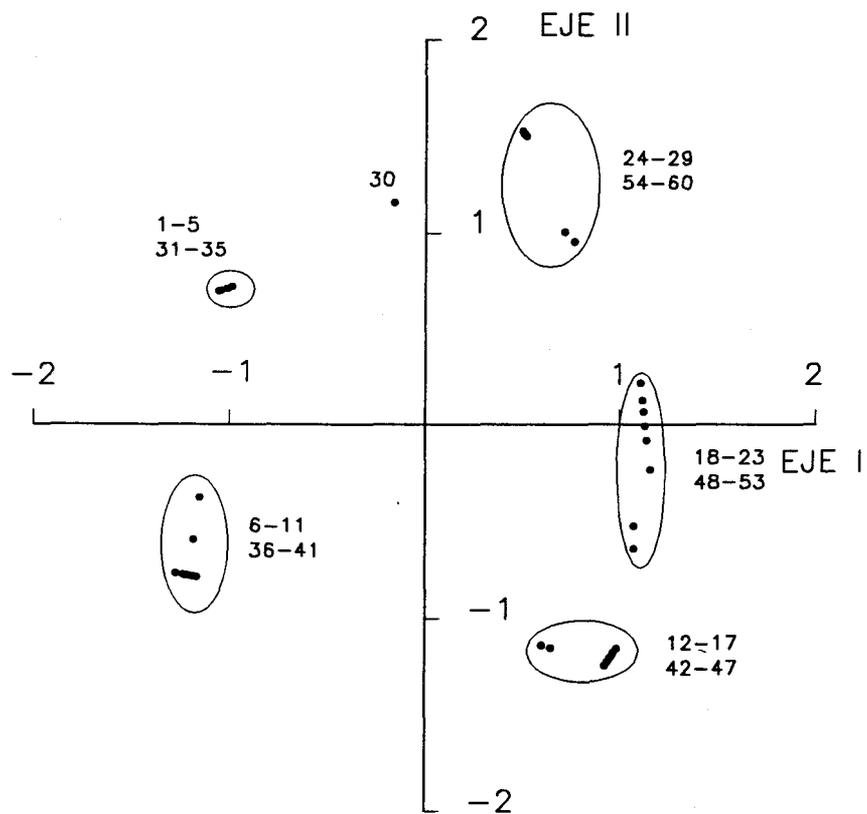


FIGURA 2.7. Resultados del Análisis de Correspondencias para la matriz D31. A) representación de las coordenadas de las posiciones para el primer eje del análisis. B) representación de las posiciones en el plano definido por los ejes I y II.

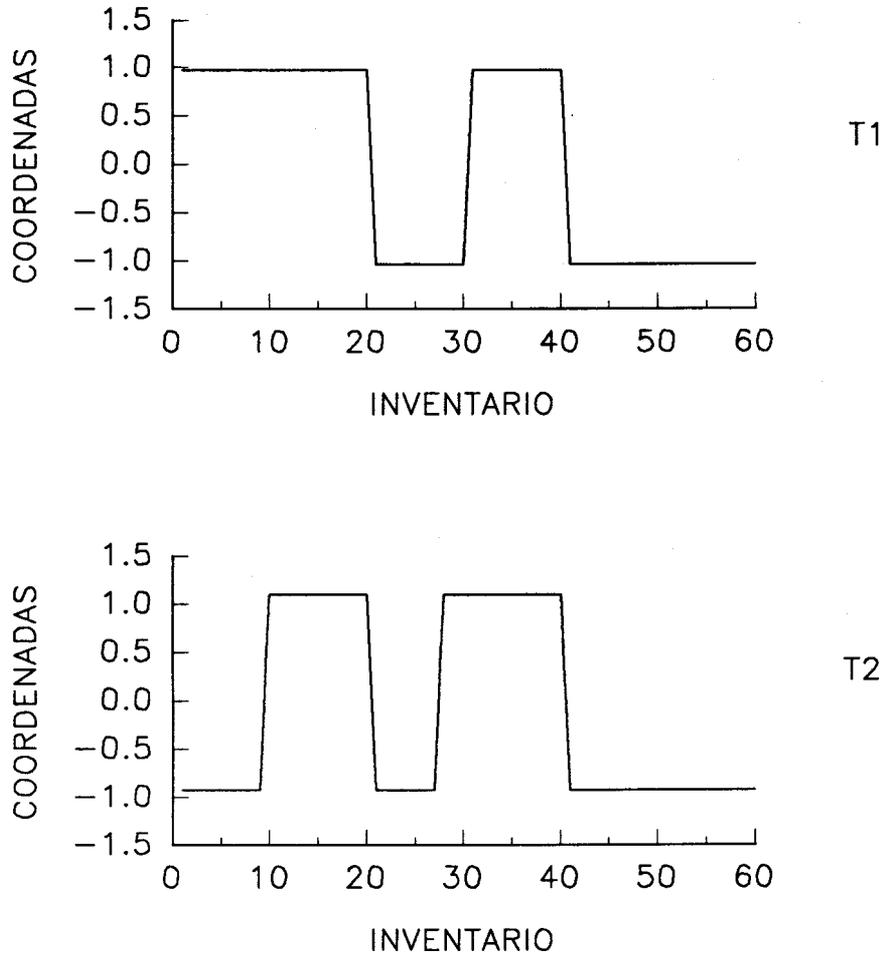


FIGURA 2.8. Resultados del Análisis de Correspondencias para las matrices T1 y T2. Se han representado las coordenadas de los inventarios para el primer eje del análisis.

### III 3. ESPECTROS DE DIVERSIDAD.

Para todas las matrices de la *serie S* (Figuras 2.9 a 2.11), sólo la primera transición es detectada según este método, independientemente del tamaño de las manchas y del grado de solapamiento. Esto es debido a que la estructura de estas matrices es repetitiva, es decir, las manchas alternas tienen composición florística similar, lo que provoca que la diversidad sólo aumente en la primera transición.

Si atendemos a los resultados de la *serie D* (Figuras 2.11 y 2.12) observamos que sí se detectan las transiciones, siempre que las nuevas manchas que aparezcan posean una composición florística distinta de las que ya existían en la matriz de datos. Así en D31 sólo se detectan las transiciones en la primera parte de la matriz.

En la *serie T* (Figura 2.13) se observa de nuevo el mismo efecto, ya que en *T1* y en *T2* (con manchas alternas de composición florística similar), sólo se detecta la primera transición.

En resumen, debido a la forma en que este método realiza los cálculos de diversidad, siempre añadiendo parcelas nuevas a las que ya se habían usado para el cálculo anterior, sólo permite detectar la aparición de manchas de composición florística distinta a otras que ya hubieran aparecido antes.

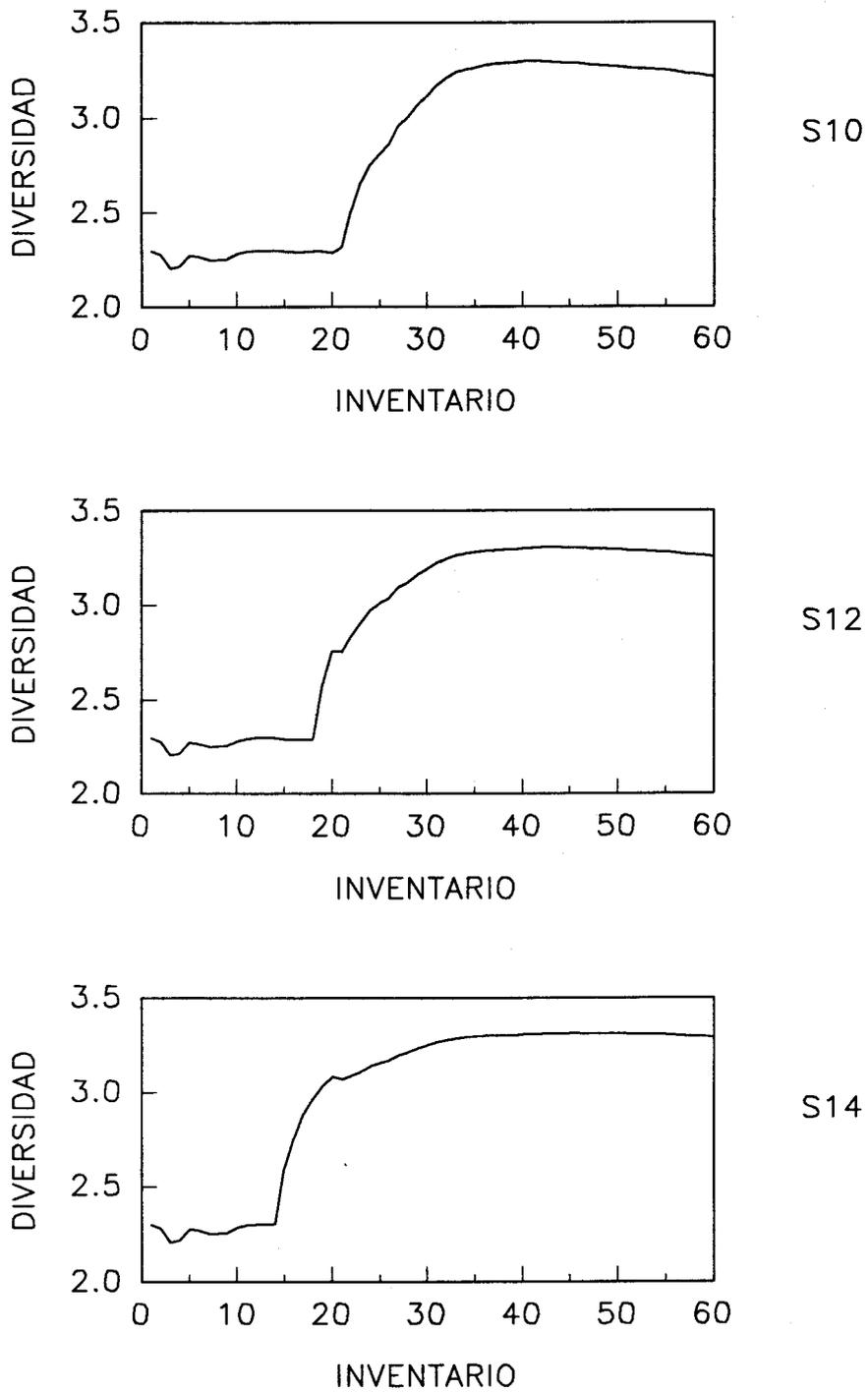
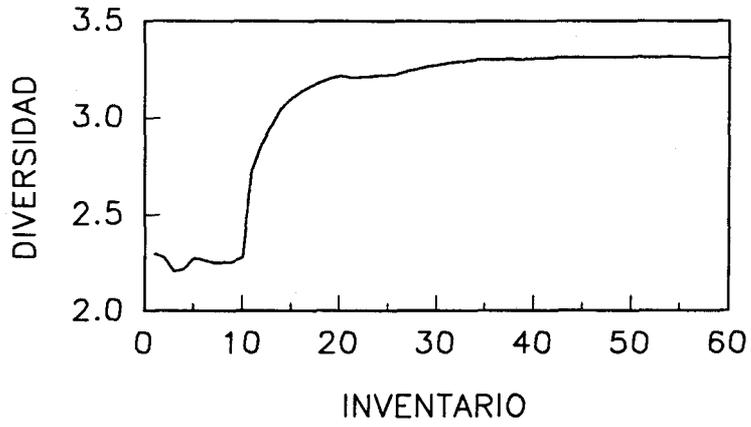
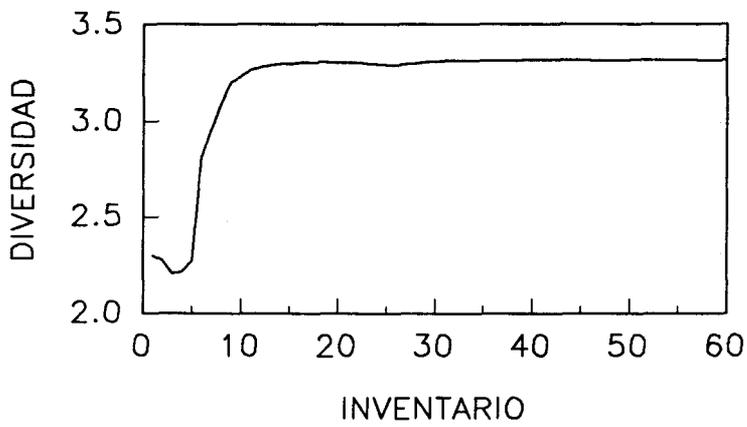


FIGURA 2.9. Espectros de diversidad correspondientes a las matrices S10, S12 y S14.

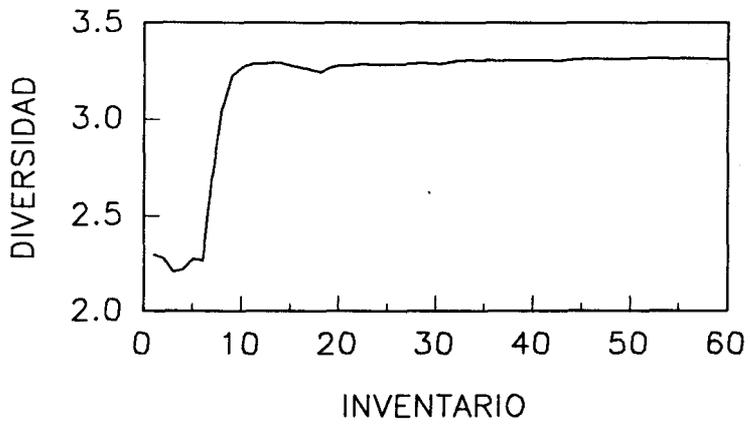




S15



S23



S30

FIGURA 2.10. Espectros de diversidad correspondientes a las matrices S15, S23 y S30.

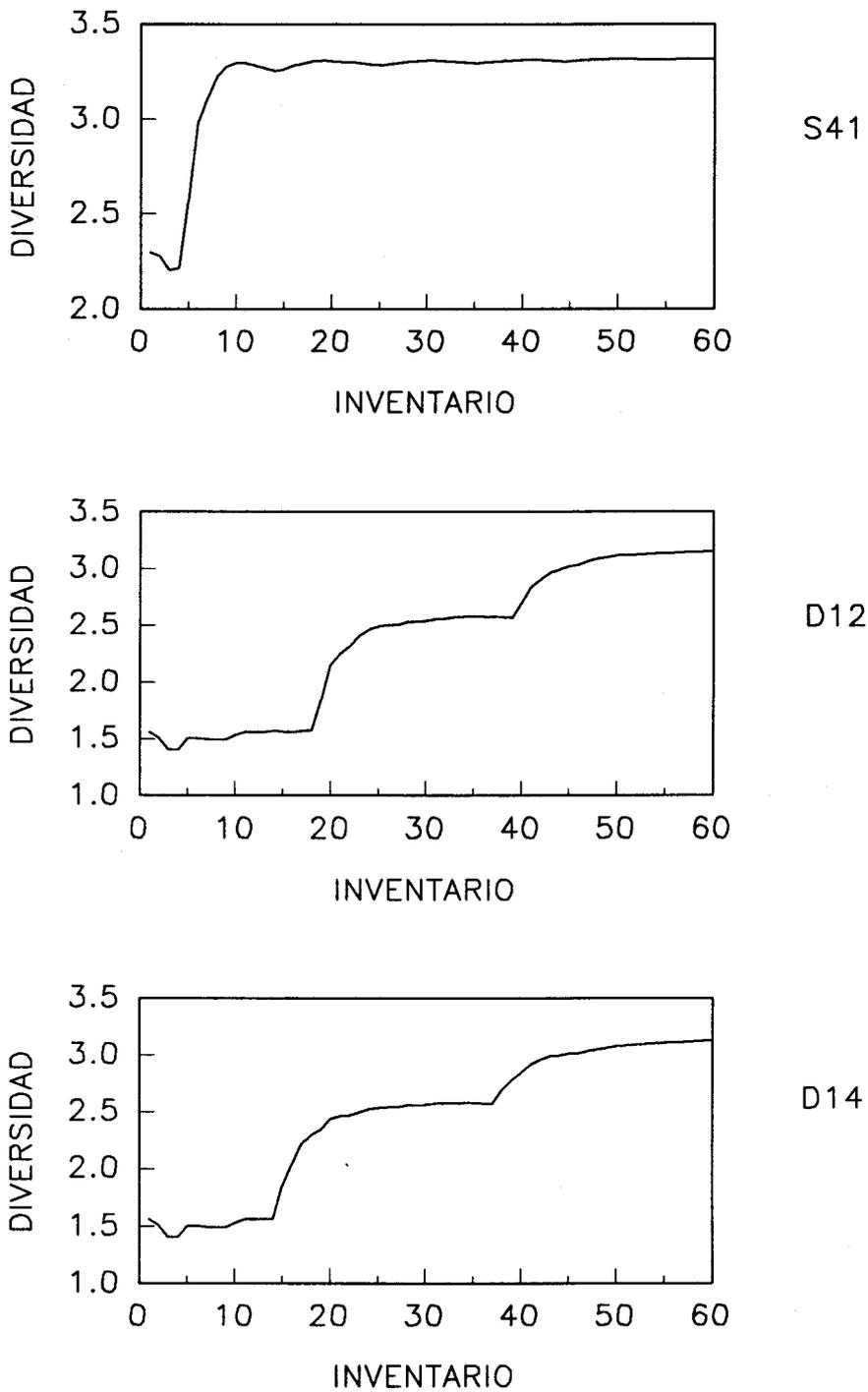
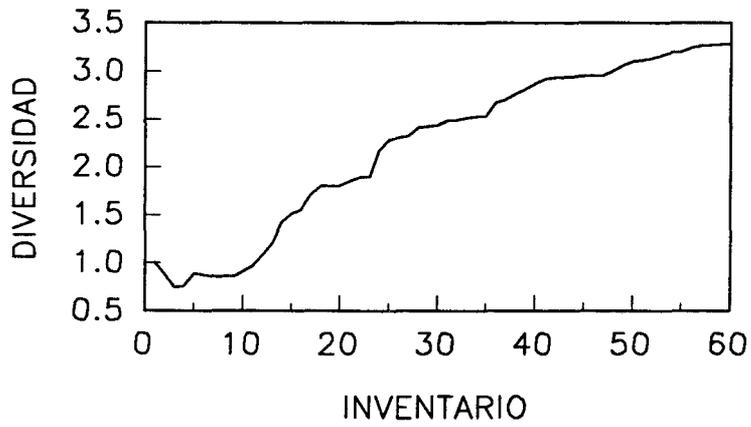
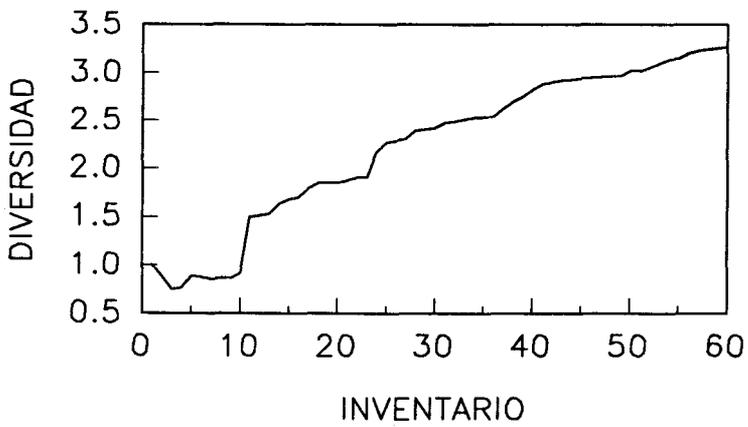


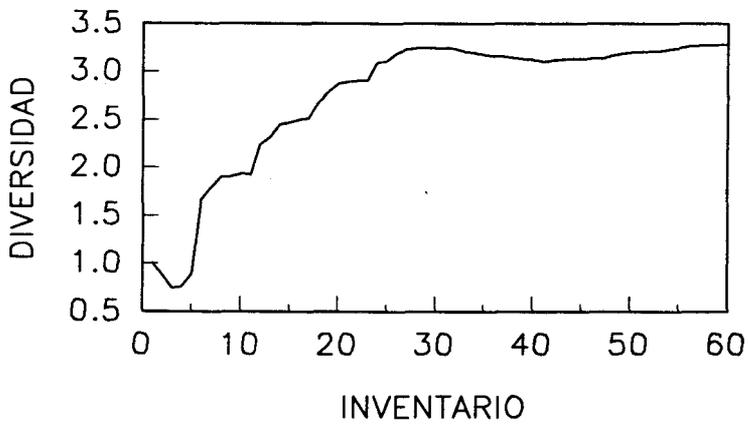
FIGURA 2.11. Espectros de diversidad correspondientes a las matrices S41, D12 y D14.



D21



D22



D31

FIGURA 2.12. Espectros de diversidad correspondientes a las matrices D21, D22 y D31.

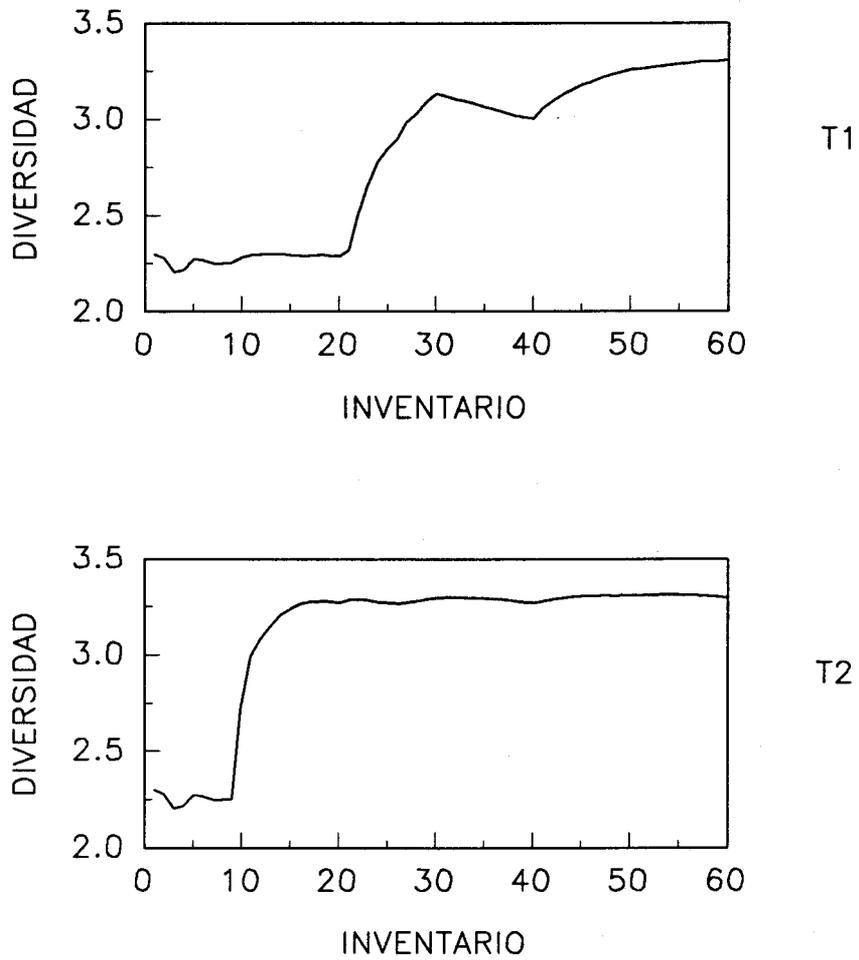


FIGURA 2.13. Espectros de diversidad correspondientes a las matrices T1 y T2.

### III 4. DETECCIÓN DE FRONTERAS EN SERIES DE DATOS ORDENADOS (SMW).

En todos los casos, excepto en la matriz *D31*, compuesta por manchas de pequeño tamaño y dividida en dos partes iguales (Figura 2.25), todas las fronteras presentes en las matrices de datos quedan reflejadas en los Perfiles de Disimilaridad Global como picos superiores a la media más una desviación típica (Figuras 2.14 a 2.27). También es de destacar que *sólo* estas posiciones presentan valores superiores a la media más una desviación típica.

En las matrices en las que no existe solapamiento (*S10*, *S30*, *T1* y *T2*) o éste es inferior a 0.23 (*S12*, *S41*, *D12*, *D21*, *D22* y *D31*), las transiciones se reflejan en la gráfica de disimilaridad global como picos definidos; cuando el solapamiento es superior a 0.23 (matrices *S14*, *S15*, *S23*, *D14*), en la gráfica de disimilaridad global los solapamientos aparecen como manchas, ya que se detecta una frontera al inicio del solapamiento y otra al final del mismo.

Se han realizado tests de significación MRPP considerando como fronteras potencialmente significativas las posiciones que en el Perfil de Disimilaridad Global presentaban valores superiores a la media más una desviación típica. Reynolds & Cornelius (1991) establecían una jerarquía de fronteras en función del valor alcanzado en el perfil de disimilaridad global y que servía para hacer divisiones jerárquicas de la matriz de datos; es decir, usaban la posición con el valor más alto en el perfil de disimilaridad global para dividir el transecto en dos zonas, dentro de cada una de estas partes se buscaba de nuevo la posición con el valor más alto en el perfil de disimilaridad, y así sucesivamente. Sin embargo, un valor mayor en el perfil de disimilaridad global no indica una mancha de mayor rango jerárquico, tal y como se puede observar, por ejemplo, en la matriz de datos *S10*. En esta matriz, a pesar de que la "comunidad" que refleja no está organizada jerárquicamente, la segunda frontera detectada posee un valor mayor en el Perfil de Disimilaridad Global

(Figura 2.14). En este trabajo la significación de cada frontera se ha testado sin tener en cuenta divisiones jerárquicas y, por lo tanto, se han considerado en los análisis MRPP las zonas comprendidas entre dos fronteras potencialmente significativas.

En la gráfica superior de todas las figuras se han representado los niveles de significación correspondientes a las posiciones que resultaron significativas. Todos los picos que reflejan fronteras reales en la matriz de datos, presentan una elevada significación estadística ( $p < 0.05$  ó  $p < 0.001$ ).

Con el uso conjunto de los análisis SMW y MRPP es posible detectar las transiciones que realmente existen en la matriz de datos, independientemente del tamaño de las manchas implicadas, ya que se promedian los resultados para todos los tamaños de ventana. Sin embargo, es necesario usar algún análisis que permita identificar qué especies están asociadas a cada mancha, para diferenciar las manchas puras de las transiciones, que compartirán especies propias de las dos manchas que las flanquean.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

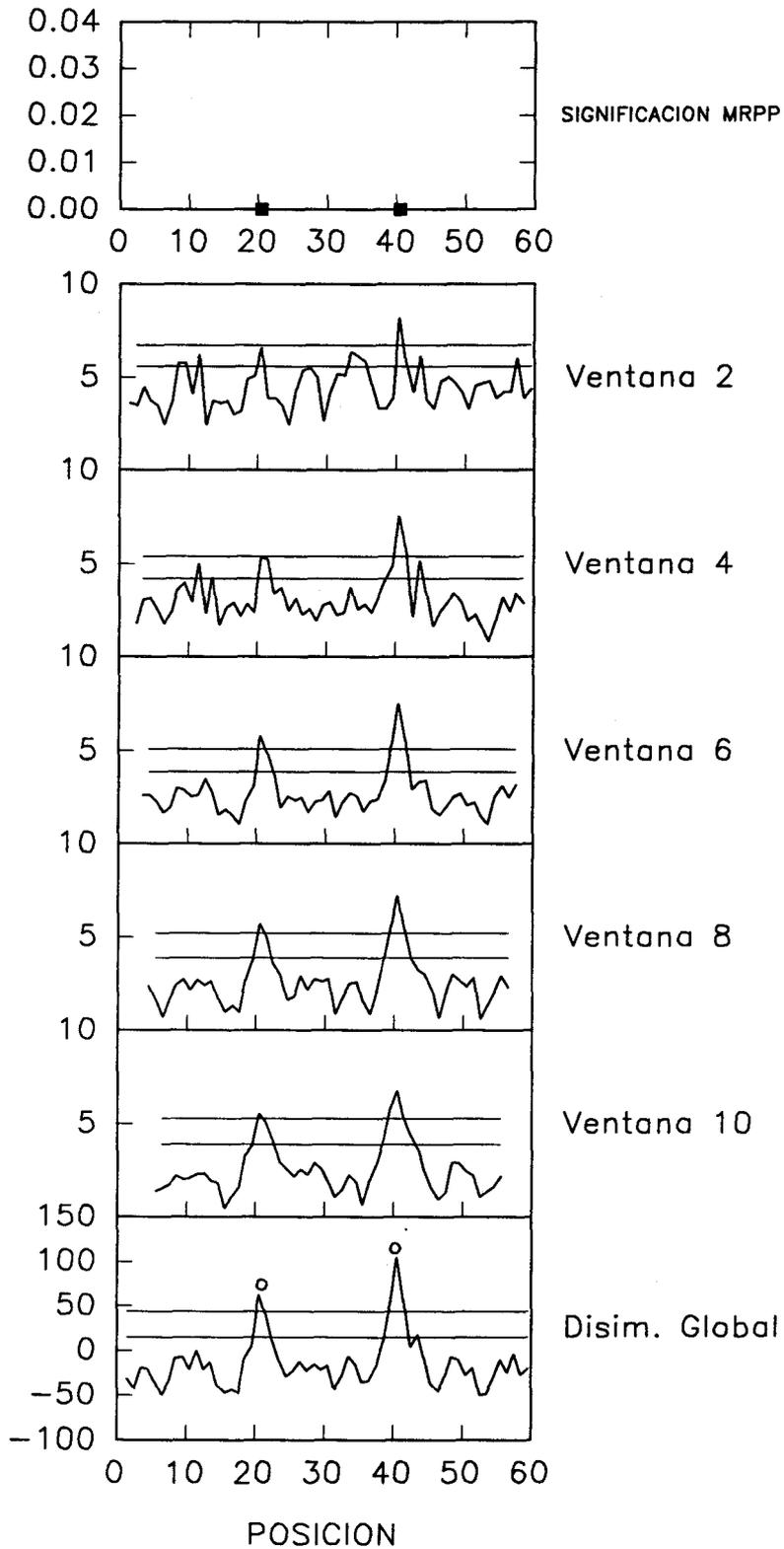


FIGURA 2.14. Espectros de Disimilitud SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S10. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

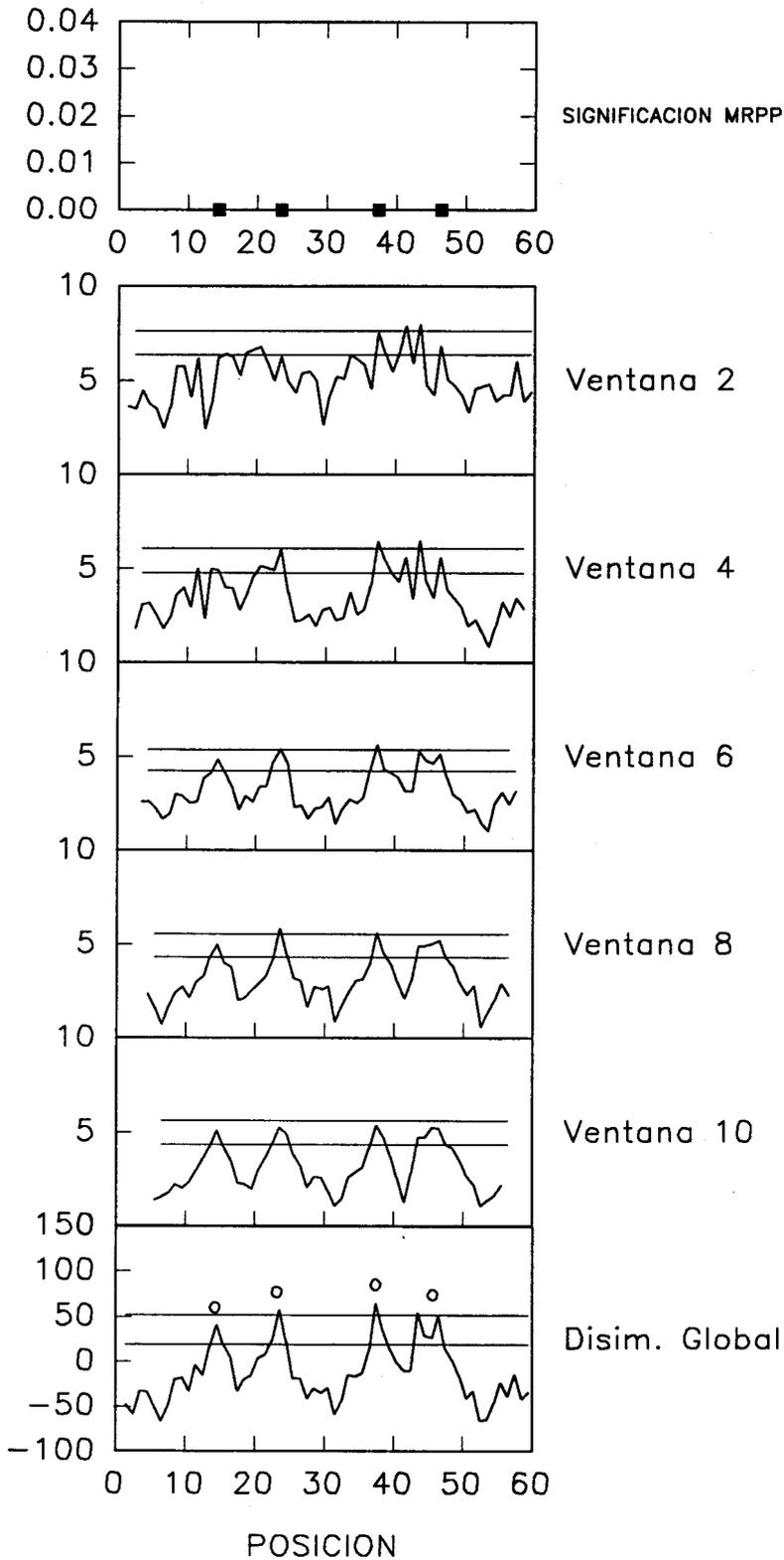


FIGURA 2.15. Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S12. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

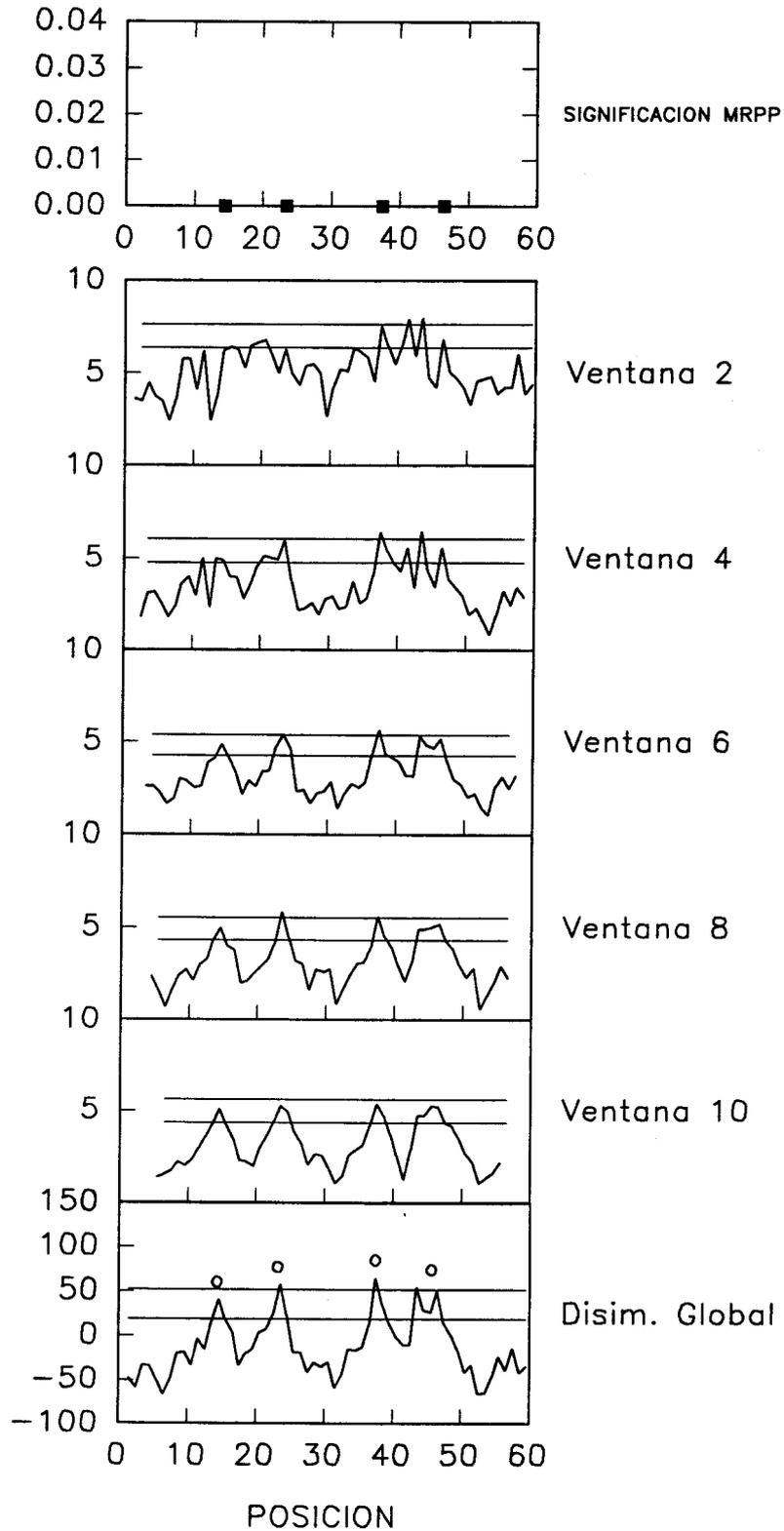


FIGURA 2.16. Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S14. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (○) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

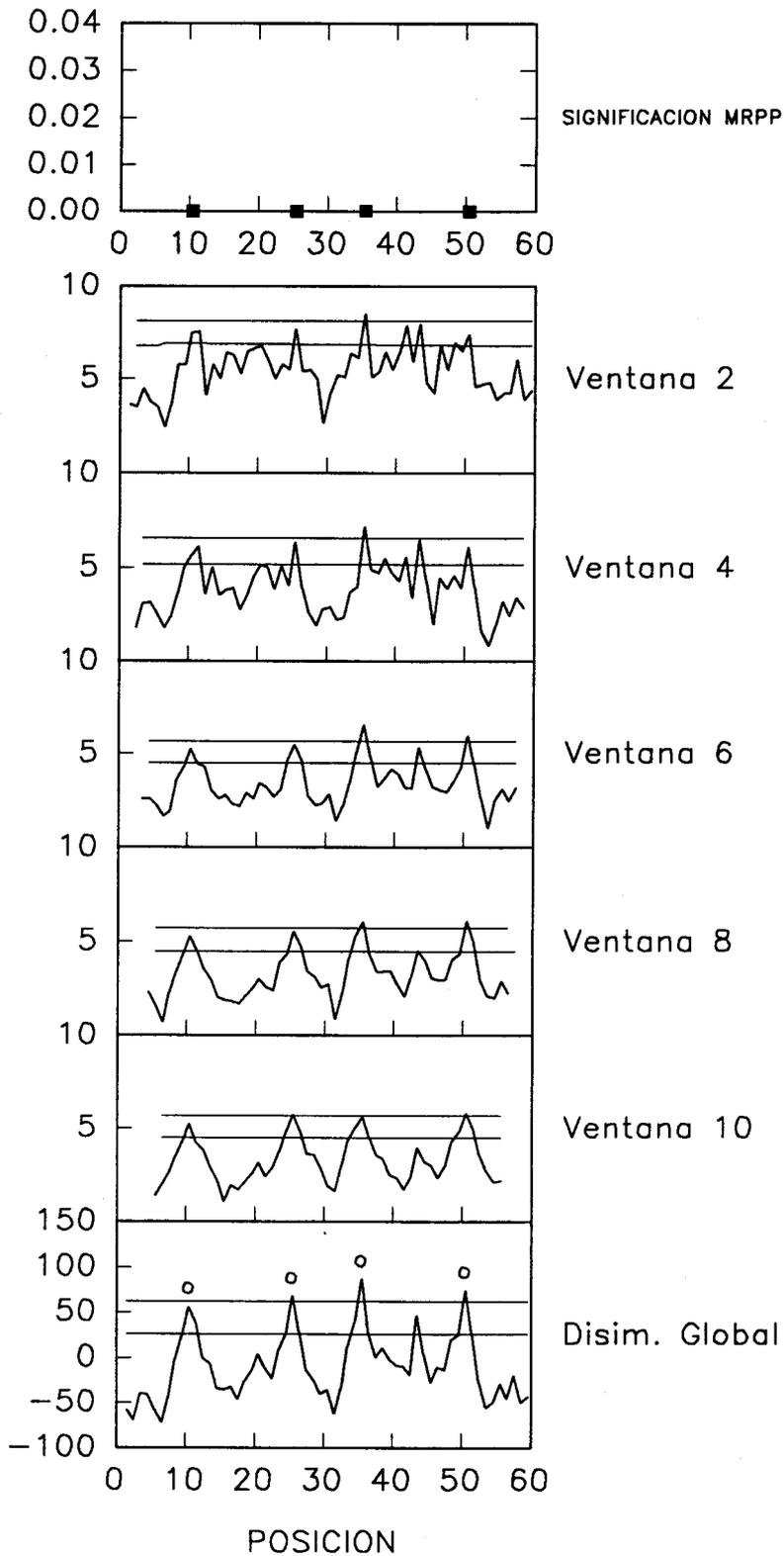


FIGURA 2.17.

Espectros de Disimilitud SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S15. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

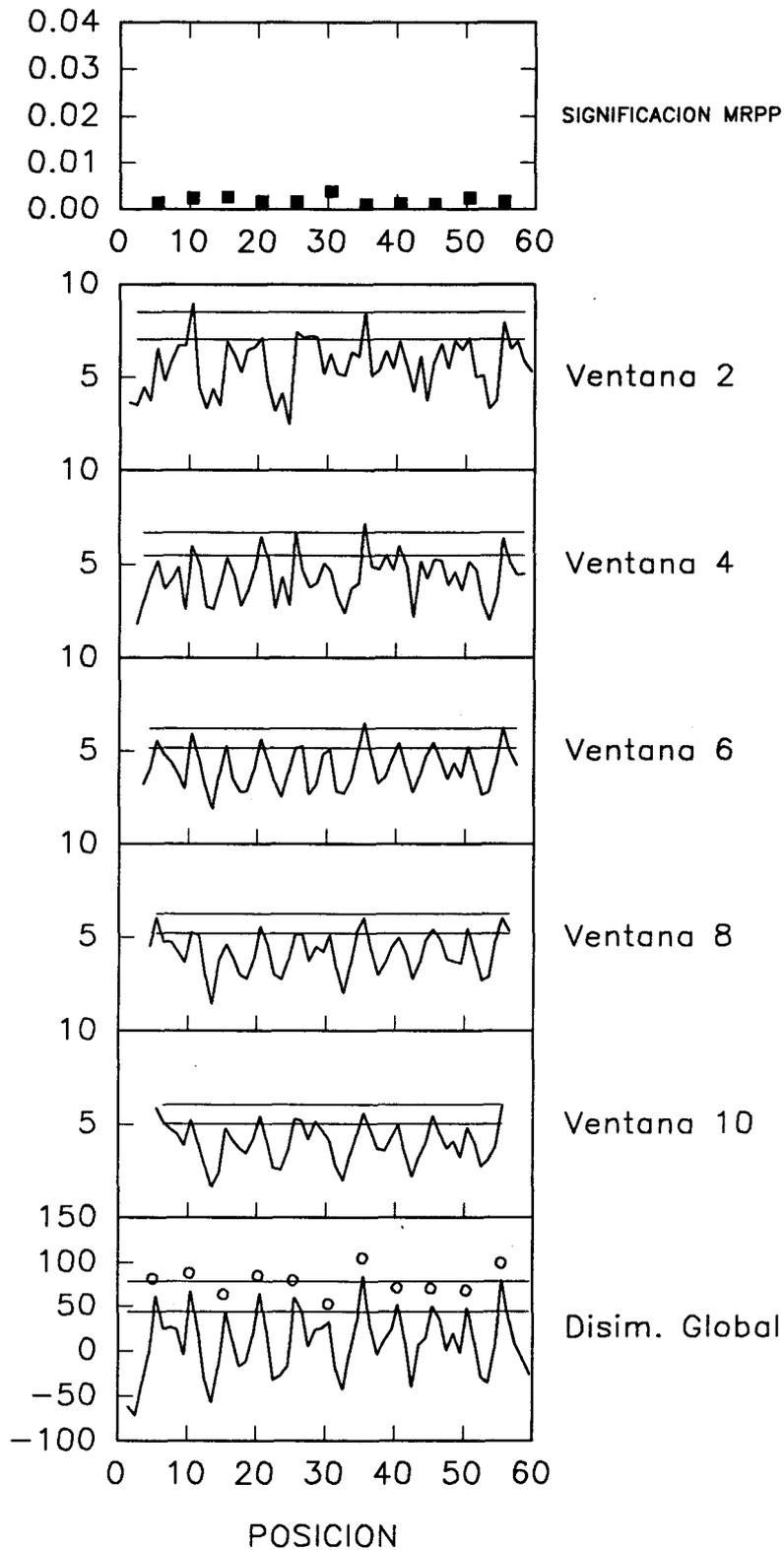


FIGURA 2.18. Espectros de Disimilitud SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S23. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

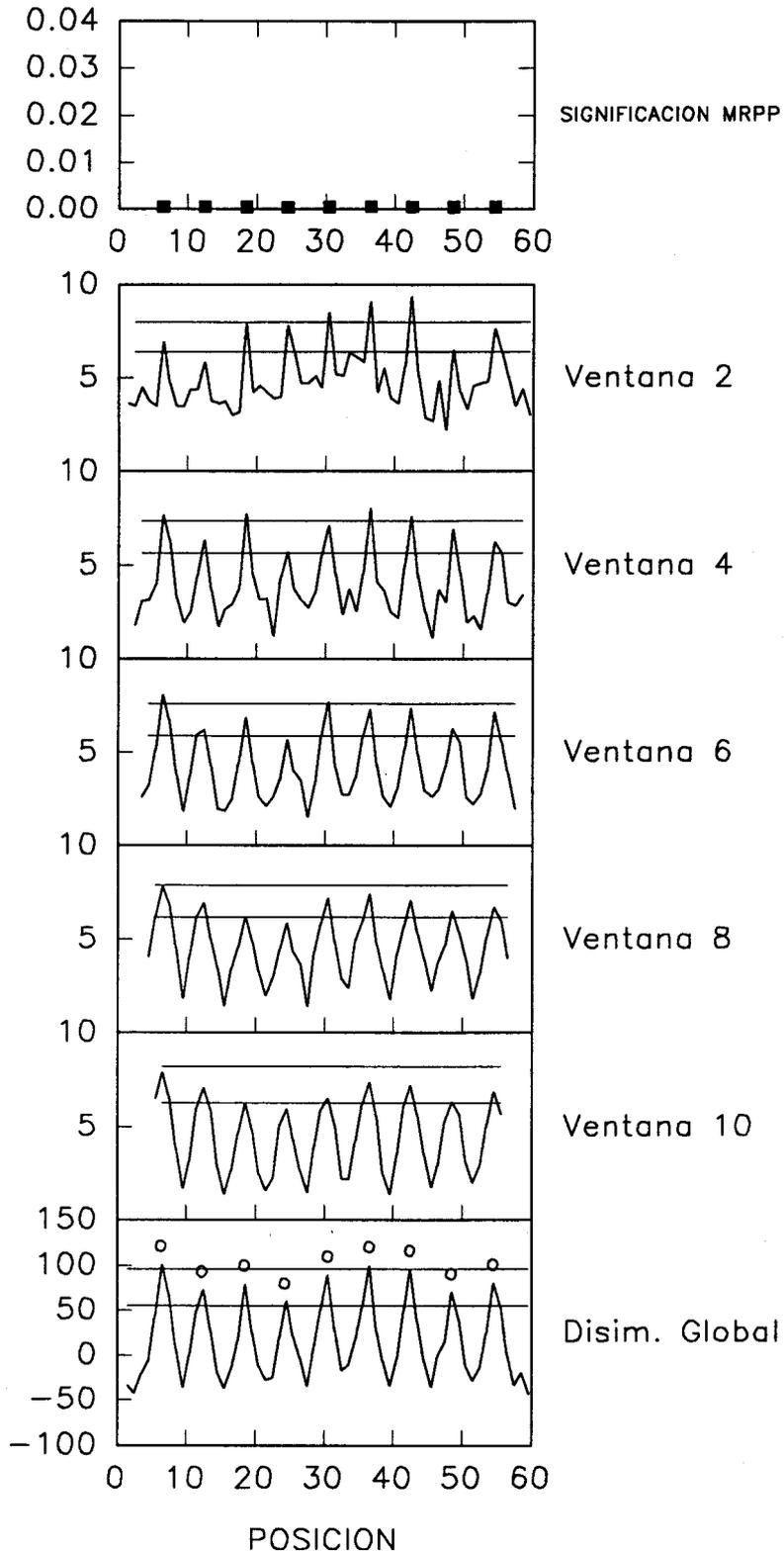


FIGURA 2.19.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S30. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

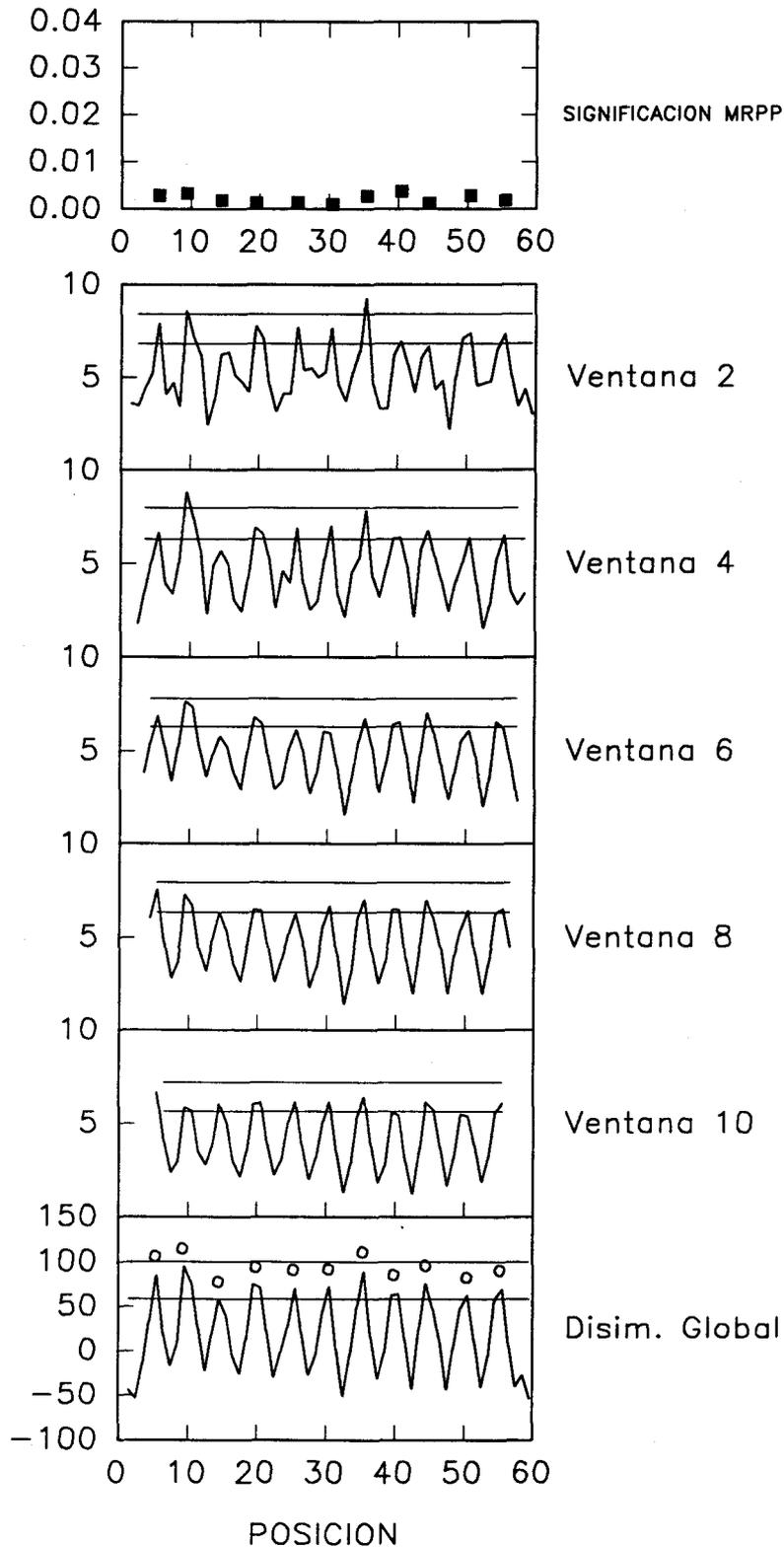


FIGURA 2.20.

Espectros de Disimilitud SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz S41. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

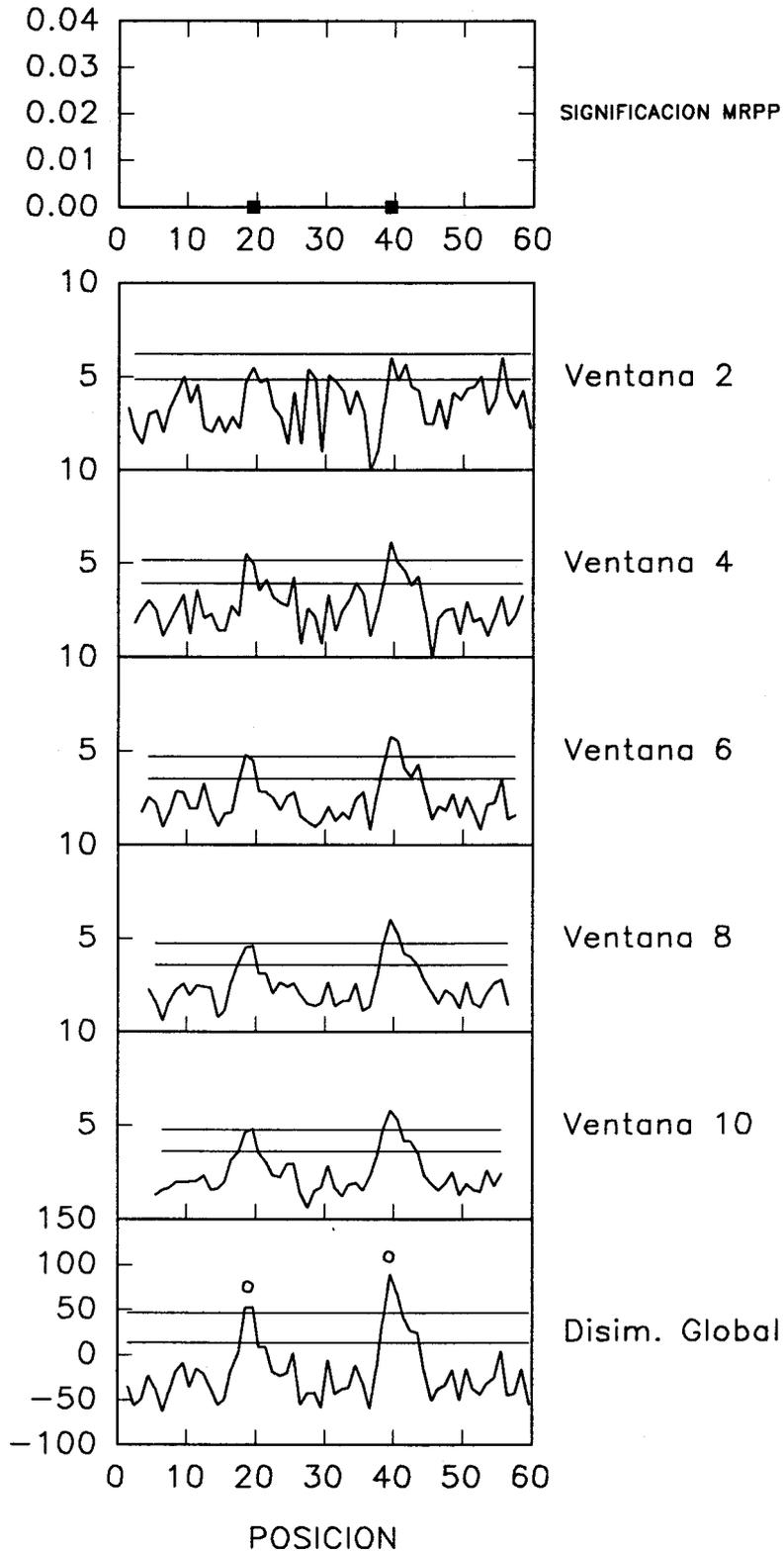


FIGURA 2.21. Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz D12. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

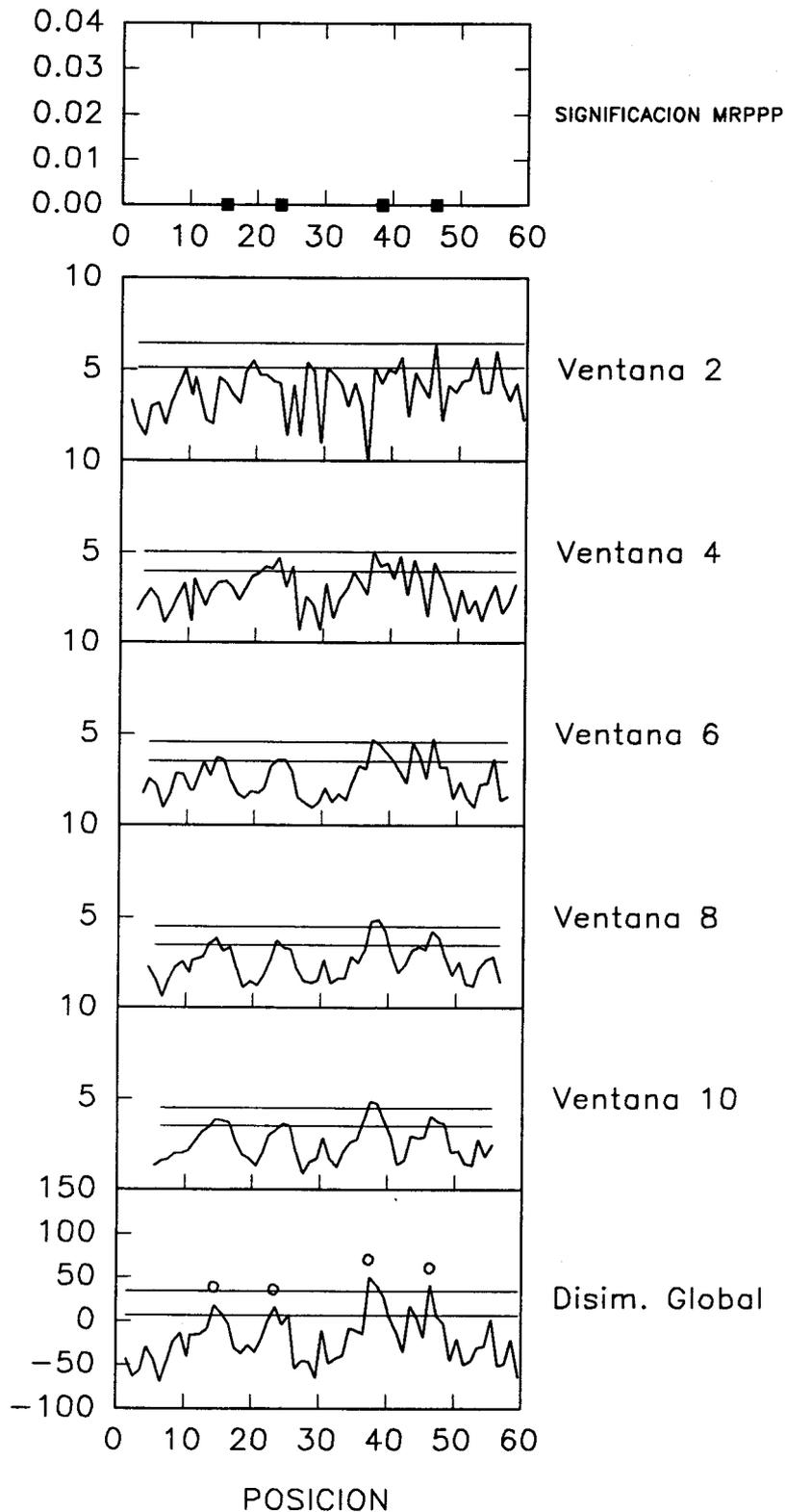


FIGURA 2.22.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz D14. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

## 2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

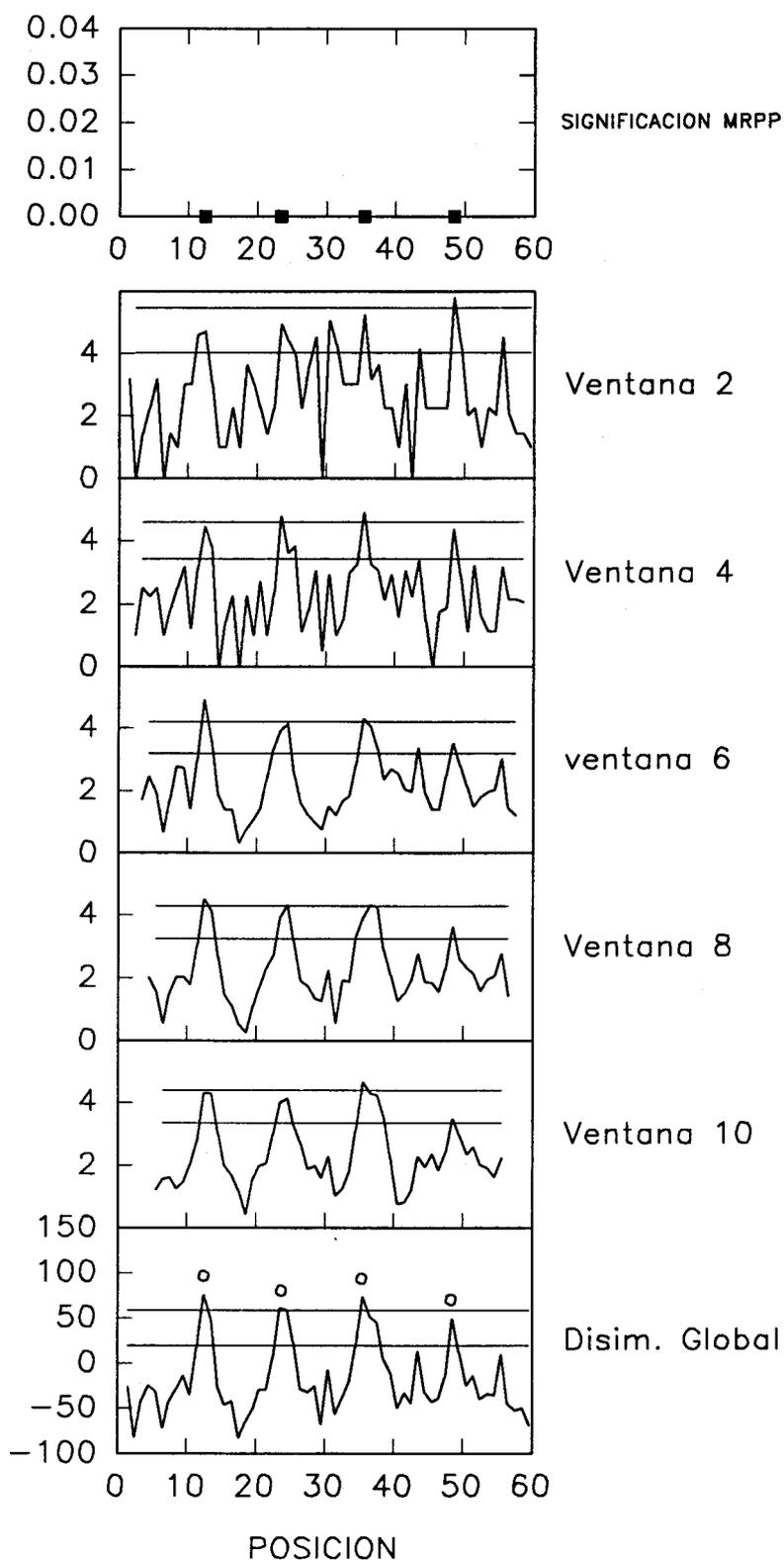


FIGURA 2.23.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz D21. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

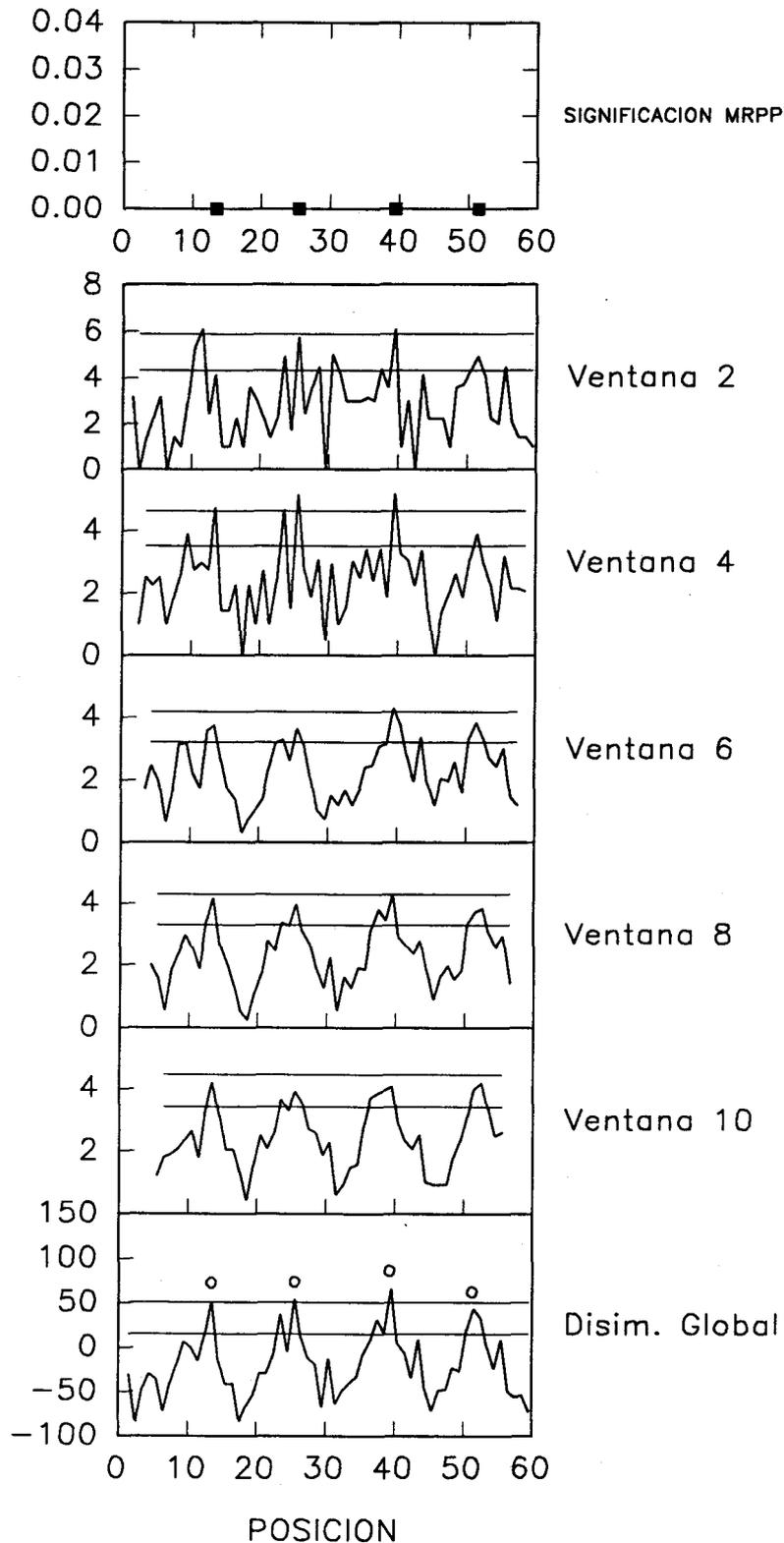


FIGURA 2.24. Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz D22. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

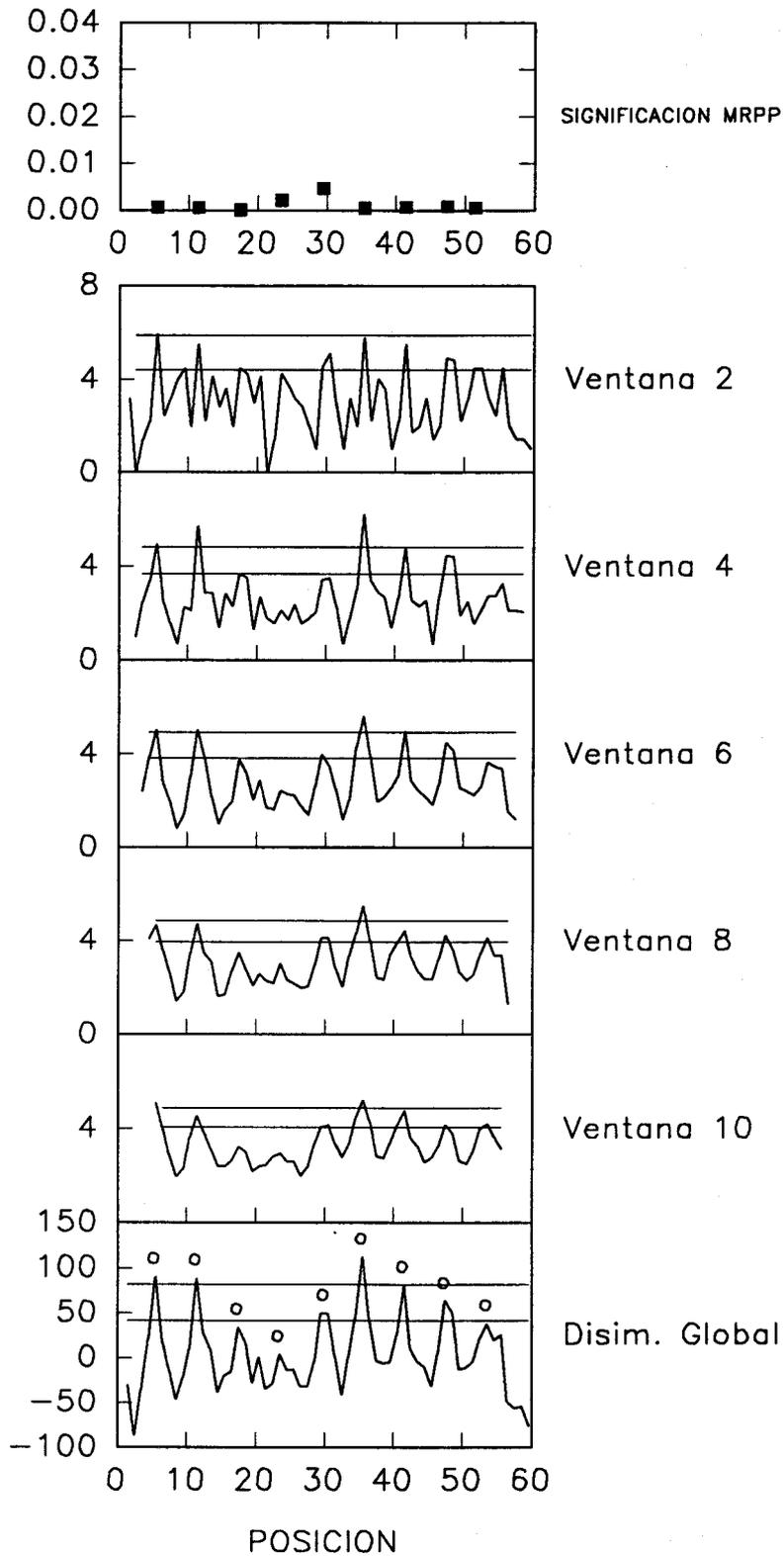


FIGURA 2.25.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz D31. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

2. Métodos de análisis de la organización espacial: Resultados.

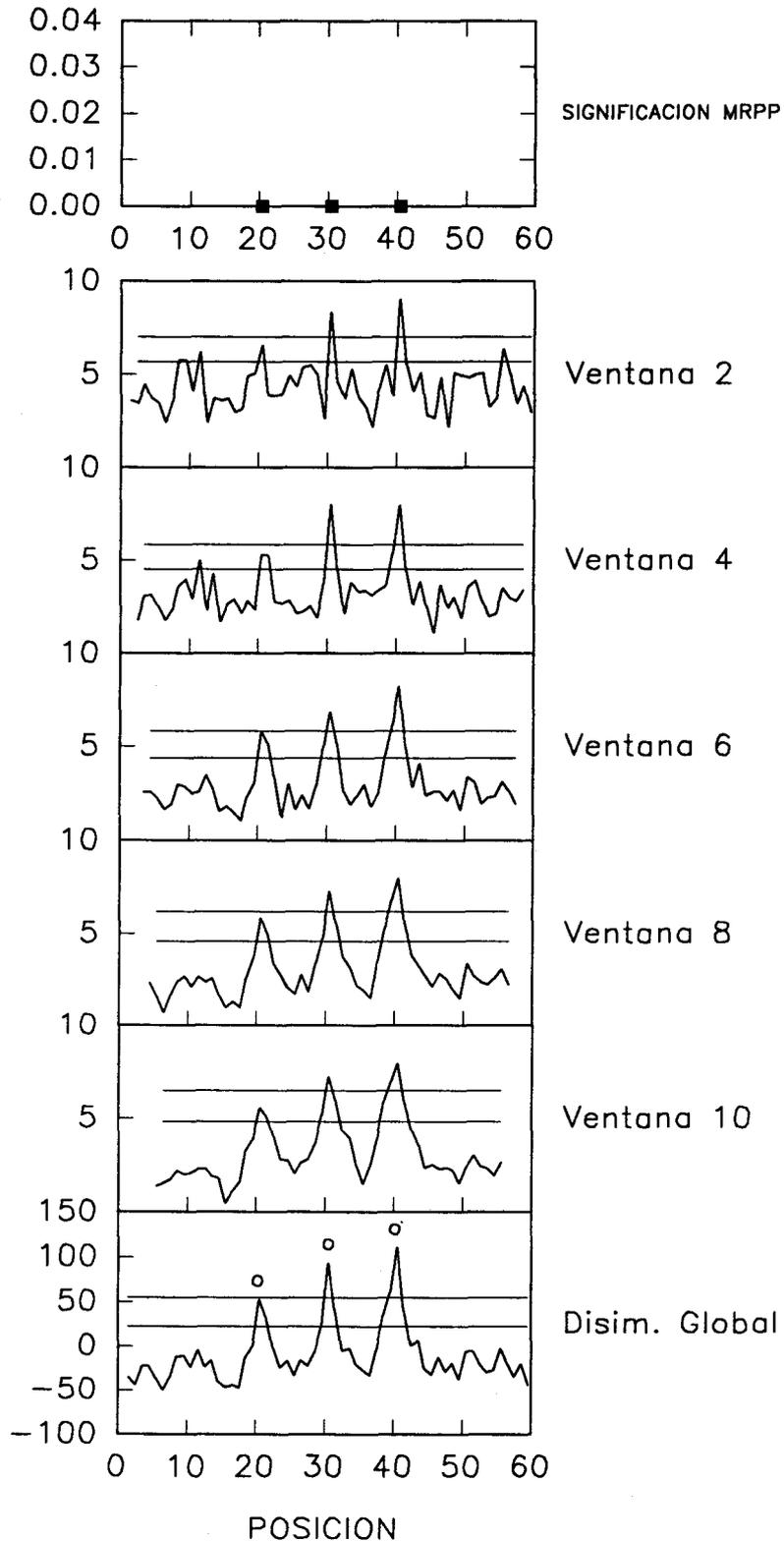


FIGURA 2.26.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz T1. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

T1

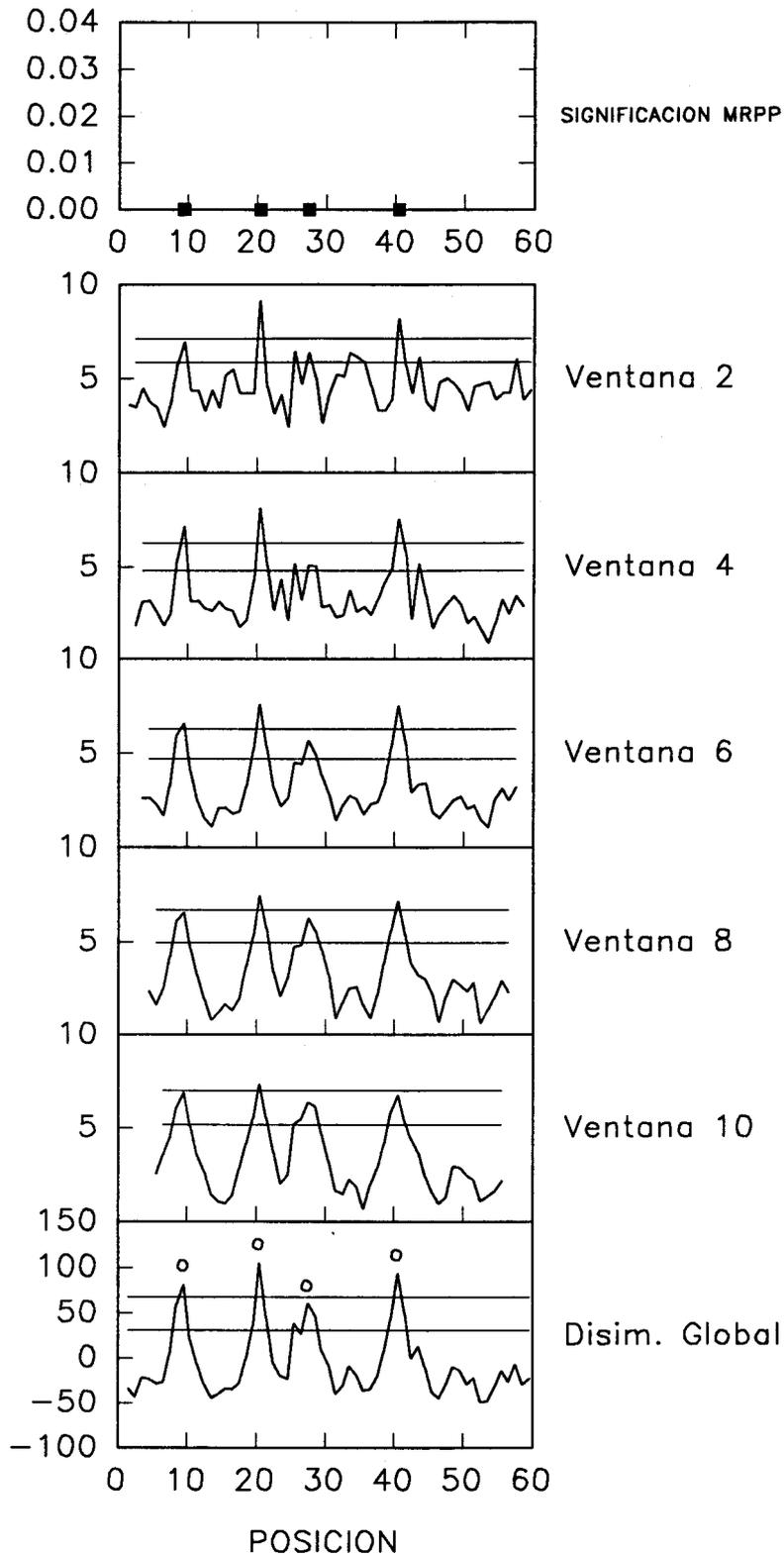


FIGURA 2.27.

Espectros de Disimilaridad SMW y resultados de los test de significación MRPP correspondientes a la matriz T2. Se indica el nivel de significación (■) de las fronteras identificadas mediante análisis SMW (o) que resultaron significativas.

#### IV. DISCUSIÓN.

De entre los métodos probados, el basado en el cálculo de diversidad y de probabilidad condicionada ha resultado el más deficiente, ya que es incapaz de detectar estructuras que deben ser muy comunes en la naturaleza, como es la presencia de manchas de vegetación con tamaño variable. Tal y como muestran los resultados, *A* sólo indica el tamaño de agregación real cuando todas las manchas de la matriz de datos son aproximadamente del mismo tamaño y cuando no existe mucho solapamiento entre ellas, siendo totalmente infructuoso su uso en matrices con manchas de tamaño variado. Por lo tanto, el uso de *A* como un indicador de la organización horizontal de una comunidad debe limitarse a casos en que se espere que todos los agregados sean del mismo tamaño o cuando no se busque una definición muy clara de fronteras entre zonas de composición florística distinta, sino sólo una división aproximada del transecto en zonas internamente homogéneas. Todos los métodos para la detección de tamaños medios de agregación se basan en la teoría de Pielou (1977) según la cual Intensidad y Grano son las características que definen la organización espacial. De esta forma es necesario asumir que en la comunidad existe una estructura principal que se repite y que viene condicionada quizá por variaciones regulares de los factores físicos, o por la distribución de una o unas pocas especies dominantes en la comunidad que determinen la distribución espacial del resto de las especies. Sin embargo, sólo las estructuras espaciales simples, pueden ser completamente definidas por intensidad y grano, en la mayoría de los casos el pattern es mucho más complejo y estas nociones pierden su significado (Bouxin 1990). El tamaño medio de agregación, que puede ser de gran importancia en la caracterización estructural de una población, pierde al menos parte de su sentido al estudiar una comunidad completa, especialmente si se trata de una comunidad altamente diversa (como es el caso que estamos considerando) en donde no existe ninguna especie dominante que determine el pattern espacial de los demás componentes de la comunidad ni hay por qué presuponer que existe una variación regular en algún parámetro físico. En este caso es esperable encontrar la vegetación

organizada en manchas de muy distintos tamaños.

Por lo tanto, los métodos para la detección de fronteras son más realistas y han resultado más eficaces para detectar estructuras. El basado en el cálculo de espectros de diversidad se ha mostrado como el más ineficiente de los probados, ya que sólo detecta la transición a una nueva mancha de vegetación si ésta está compuesta por especies no aparecidas anteriormente en el transecto. Esto se debe al modo de ir añadiendo inventarios para el cálculo de la diversidad. Una alternativa podría consistir en unir las parcelas de la matriz original de datos en grupos de tamaño definido y calcular la diversidad para cada nuevo grupo formado (por ejemplo, para un tamaño de agrupación 2 se sumarían las parcelas 1+2, 3+4, 5+6...; para un tamaño de agrupación 3 se sumarían las parcelas 1+2+3, 4+5+6,...). Los resultados también se podrían representar en forma de espectros de diversidad, cuyos picos nos indicarían las zonas de transición entre manchas de distinta composición florística. SMW tiene esta base metodológica, pero usa medidas de distancia euclídea y no de diversidad.

Tanto con el Análisis de Correspondencias como con el uso conjunto de Split-Moving-Window Boundary Analysis (SMW) y Multi-Response Permutation Procedures (MRPP), ha sido posible detectar la estructura espacial de todas las matrices estudiadas. El uso de estos dos métodos presenta ventajas e inconvenientes que deben ser tenidos en cuenta. Por un lado, el análisis de correspondencias, al ofrecer la ordenación simultánea de parcelas y especies permite identificar qué especies determinan el agrupamiento de las parcelas y diferenciar las manchas de composición florística definida, de las zonas de transición o solapamiento. Sin embargo, el pattern espacial es muy sensible al efecto de la escala (Bouxin 1990), y el método de Análisis de Correspondencias no lo tiene en cuenta. Para evitar este inconveniente sería necesario repetir los análisis para distintos tamaños de agregación, lo que complicaría enormemente la interpretación de los resultados. Por otro lado, este tipo de análisis no son tests estadísticos en el sentido estricto, por lo

que la interpretación de los resultados implica subjetividad (Grossman et al. 1991) y las fronteras en la vegetación se determinan de forma subjetiva. Además, la presencia de una o varias especies raras en un inventario hace que éste absorba la mayor parte de la variación ya sea en el primer o en el segundo eje, haciendo desaparecer la influencia del resto de las especies (Gauch et al. 1977; Bouxin 1990). Para evitar este inconveniente sería necesario eliminar las especies poco frecuentes y reducir el análisis únicamente a las especies más abundantes.

Por tanto, el análisis SMW presenta frente al Análisis de Correspondencias, la ventaja de que elimina el efecto de la escala. Además, con el uso conjunto de SMW y MRPP no sólo se identifican las fronteras "potenciales" en la vegetación, sino que también es posible testar el nivel de significación de estas discontinuidades, por lo que se elimina la subjetividad en la elección de las fronteras. Su principal desventaja es que no permite determinar qué especies son responsables de la estructuración espacial detectada. Una posible solución es usar un test de la G (Sokal & Rohlf 1969) y un análisis de los residuales de Haberman (1973) para identificar las especies que se asocian de manera significativa a cada una de las manchas detectadas.

Éste será el método utilizado en el capítulo siguiente para analizar la estructura espacial de comunidades de pasto mediterráneo de la Sierra Norte de Sevilla. Se complementará con el uso de tests de la G y análisis de los residuales de Haberman para poner de manifiesto qué especies son responsables de la organización espacial detectada.

**CAPÍTULO 3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL DEL PASTO Y SU  
RELACIÓN CON EL MEDIO Y LAS  
PERTURBACIONES.**

## I. INTRODUCCIÓN.

El espacio aparece cada vez más como un factor muy importante en la organización de los ecosistemas. Si se tiene en cuenta que dos individuos no pueden ocupar el mismo espacio físico, y que el número de vecinos es limitado, el espacio es un controlador que regula las interacciones entre los organismos y ha demostrado ser uno de los principales factores que favorecen la coexistencia (Levin 1974). Sin embargo, el papel del espacio en la organización de los ecosistemas es quizá el tema peor conocido en Ecología. Se acepta de forma general que los seres vivos no se distribuyen ni al azar ni de forma uniforme (Legendre & Fortin 1989; Louda & Renaud 1991), pero la distribución no aleatoria de los organismos se ha considerado más como una molestia que como una expresión de la organización de los ecosistemas, por lo que el espacio ha estado ausente de los principales conceptos de la teoría ecológica (Margalef 1974; Austin & Nicholls 1988); así, por ejemplo, los modelos de dinámica de poblaciones de Lotka y Volterra, o el modelo de sucesión de Clements (1916) no tienen en cuenta que las poblaciones y las comunidades se desarrollan en un espacio finito.

Si el espacio actúa como una barrera que dificulta las interacciones entre poblaciones, todos aquellos factores que contribuyan a generar heterogeneidad espacial en la distribución de la vegetación favorecerán la coexistencia de las especies. Tradicionalmente se ha interpretado que las comunidades vegetales se estructuran en el espacio siguiendo la *heterogeneidad subyacente del medio físico* (Belsky 1983; Pacala 1987; Olsvig-Whittaker 1988; Belsky 1988; Whittaker 1989), ya que es lógico esperar una frontera en la vegetación en donde se ha detectado una frontera en el ambiente (Orlóci & Orlóci 1990). También las *perturbaciones locales* se han considerado a menudo como causantes de heterogeneidad espacial en las comunidades vegetales (Greig-Smith 1983; Bakker et al. 1983; Belsky 1983; Hobbs & Mooney 1985; Belsky 1987; Collins & Glenn 1988; Collins 1990; O'Connor 1991). Estas perturbaciones pueden actuar abriendo claros en la vegetación en los

que pueden verse favorecidas determinadas especies con baja capacidad competitiva pero capaces de colonizar rápidamente los huecos (Hobbs & Mooney 1985; Lavorel 1991), o bien modificando el medio físico de forma persistente (Belsky 1987, 1988). Este último autor señala que cuando la perturbación simplemente abre claros en la vegetación y no provoca modificaciones permanentes en las condiciones ambientales, la heterogeneidad en la vegetación no es duradera pero que si, por el contrario, la perturbación da lugar a cambios permanentes en el medio físico, la estructuración de la comunidad vegetal puede ser muy persistente (Collins & Glenn 1988 también ofrecen ejemplos de efectos muy duraderos).

Pero no es menos cierto que los organismos son capaces de interpretar su entorno, reforzando o borrando las discontinuidades del ambiente y aun en un medio homogéneo es posible detectar estructuras espaciales generadas y mantenidas por la *actividad de los organismos* (Margalef 1974). En este caso, la dispersión y las interacciones competitivas, deben estar entre los principales mecanismos que determinen las relaciones interespecíficas y, por tanto, la estructura de las comunidades.

Los escasos estudios que existen acerca de la estructura espacial de los pastos mediterráneos, han relacionado las estructuras detectadas con la heterogeneidad subyacente en el medio físico. Pineda et al. (1981a, 1981b), de Pablo et al. (1982), Galiano (1983) y Sterling et al. (1984) han estudiado los cambios en la organización espacial de los pastos mediterráneos del centro de la Península Ibérica sobre laderas, a lo largo de la sucesión tras la roturación. Muestran que inmediatamente después de la roturación, el pasto se estructura siguiendo la microtopografía creada por el arado. Con el paso del tiempo, la microtopografía del arado se desvanece y aparecen discontinuidades en el medio físico generadas por procesos geomorfológicos de ladera. Esto desencadena un cambio en la estructura espacial de la vegetación, que tiende a organizarse según los patrones relacionados con la macrotopografía.

También las heterogeneidades en el ambiente causadas por la presencia de árboles han mostrado ser generadoras de estructuras espaciales en los pastos mediterráneos. En este caso, la estructura de la vegetación se ha relacionado con los cambios en las características ambientales asociados a la presencia del árbol (modificación del microclima, enriquecimiento del suelo en nutrientes y humedad y reducción de la radiación solar) (González Bernáldez et al. 1969). Olsvig-Whittaker et al. (1992) relacionan la estructura espacial determinada por el árbol, con la presencia de hojarasca, que puede tener efectos alelopáticos sobre el pasto.

Se ha encontrado que también las perturbaciones puntuales, como el arado o el fuego, generan heterogeneidad en la vegetación, pero ésta se desvanece en poco tiempo. Según Casado et al. (1988), tres años después del arado, la frontera entre una zona arada y la zona adyacente no perturbada es poco aparente, ya que la diversidad específica y la organización espacial del pasto a ambos lados de la misma son semejantes. En los pastos mediterráneos de Israel, el fuego sólo provocó cambios en la vegetación durante una estación de crecimiento (Olsvig-Whittaker et al. 1992).

En los estudios mencionados en los párrafos anteriores, se concluye que los patrones de distribución de las especies no están controlados por interacciones bióticas, sino por los mecanismos de tolerancia o resistencia de las distintas especies a determinados parámetros ambientales. Sin embargo, no se ha investigado el papel que pueden cumplir las interacciones bióticas, en la generación y mantenimiento de estructuras espaciales en los pastos mediterráneos. Esta investigación podría abordarse estudiando la estructura espacial del pasto en ausencia de heterogeneidades en el medio físico y en ausencia de perturbaciones localizadas.

El objetivo de este capítulo ha sido estudiar la estructura espacial de los pastos mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla y la persistencia de ésta en el tiempo. Se ha investigado el papel de la heterogeneidad del medio físico provocada por la presencia de encinas y dos perturbaciones localizadas (las carboneras y las

hozadas de los cerdos) en la generación y el mantenimiento de estructura espacial en la vegetación. Se ha estudiado también si el pasto se estructura espacialmente en ausencia de discontinuidades en el medio físico y de perturbaciones puntuales. Para ello se ha analizado la estructura de pastos situados sobre un suelo homogéneo, pero sometidos a distinta presión de pastoreo. Se han comparado un pasto sometido a pastoreo intenso y otro en el que el ganado había estado ausente durante los seis años previos al inicio del estudio. Aunque se ha defendido que el pastoreo genera heterogeneidad en la vegetación (Collins & Glenn 1988) a través de perturbaciones locales como las pisadas y las deyecciones, o predando de forma selectiva (Bakker et al. 1983), Noy-Meir et al. (1989) señalan que un pastoreo intenso (como el que existe en la zona estudiada) provoca una perturbación generalizada, que puede considerarse homogénea sobre todo el pasto. Además los grandes herbívoros pastan de manera poco selectiva (Marañón 1991). El estudio de estas dos situaciones permitirá dilucidar si la comunidad de pasto muestra estructura espacial cuando el medio es homogéneo y también la influencia del pastoreo en el proceso.

En cada zona elegida se ha estudiado la segregación espacial de las especies en manchas, utilizando los análisis Split Moving Window Boundary Analysis y Multi-Response Permutation Procedures, descritos en el Capítulo 2. Además, se ha analizado si existe segregación espacial de la *Diversidad* y de las *características morfológicas y funcionales* de las especies, lo que ha permitido generar hipótesis acerca de los mecanismos biológicos que generan y mantienen la heterogeneidad del pasto y la importancia de la estructura espacial en la coexistencia de las especies. La morfología de las plantas y su forma de vida se han usado para explicar los cambios ocurridos al proteger del pastoreo y tras la perturbación (Belsky 1992), ya que la *Forma* de las plantas es una expresión sintética de su capacidad competitiva por la luz o para resistir determinadas perturbaciones. Según Fernández Alés et al. (1993), la forma de las plantas se asocia a la taxonomía, ya que las gramíneas son de crecimiento erecto, las compuestas suelen crecer en roseta basal y las leguminosas presentan un comportamiento intermedio, por su capacidad para trepar.

## **II. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.**

### **II 1. LOCALIZACIÓN.**

Para la realización de este estudio se eligió una dehesa de la Sierra Norte de Sevilla, situada en el término municipal de Castilblanco de los Arroyos (37°, 40' N; 5°, 59'W). La altitud media de la zona es 300 m. (Figura 3.1). En esta dehesa se eligió una parcela de 4 Ha., de aspecto homogéneo y con una pendiente media inferior al 10% (Figura 3.2). Dentro de esta parcela se dispone de un cercado de 0.25 Ha. protegido del pastoreo por grandes herbívoros desde enero de 1984.

### **I 2. CLIMA.**

El clima es de tipo mediterráneo, caracterizándose por la alternancia de un período seco en verano acompañado de elevadas temperaturas (la media de las máximas del mes más caluroso, julio, es 34°C), y una estación lluviosa en invierno con temperaturas suaves (la media de las mínimas del mes más frío, enero, es 4.2°C). La precipitación media anual es de 740 mm. El 40% de la precipitación se concentra en los meses invernales (diciembre-febrero). La sequía estival, que dura alrededor de 4 meses, abarca desde finales de mayo hasta septiembre (Figura 3.3), con dos meses, julio y agosto muy secos (menos de 5 mm). Según la clasificación de Allue (1966) el clima del área de estudio es de tipo Mediterráneo Subhúmedo con tendencia Atlántica. Según la clasificación de Rivas Martínez (1980), basada en la temperatura, la Sierra Norte de Sevilla se encuentra en una zona de transición entre el Termomediterráneo y el Mesomediterráneo. La variabilidad de la precipitación total anual es muy alta, siendo el índice de irregularidad climática para esta zona del 32 % (Montero y González 1974), similar al resto del suroeste de la Península Ibérica. La distribución estacional de las lluvias también es muy irregular, lo que da lugar a fluctuaciones importantes que producen sequías frecuentes dentro del período de lluvias (octubre-mayo).

### 3. Organización del pasto: Área de estudio.

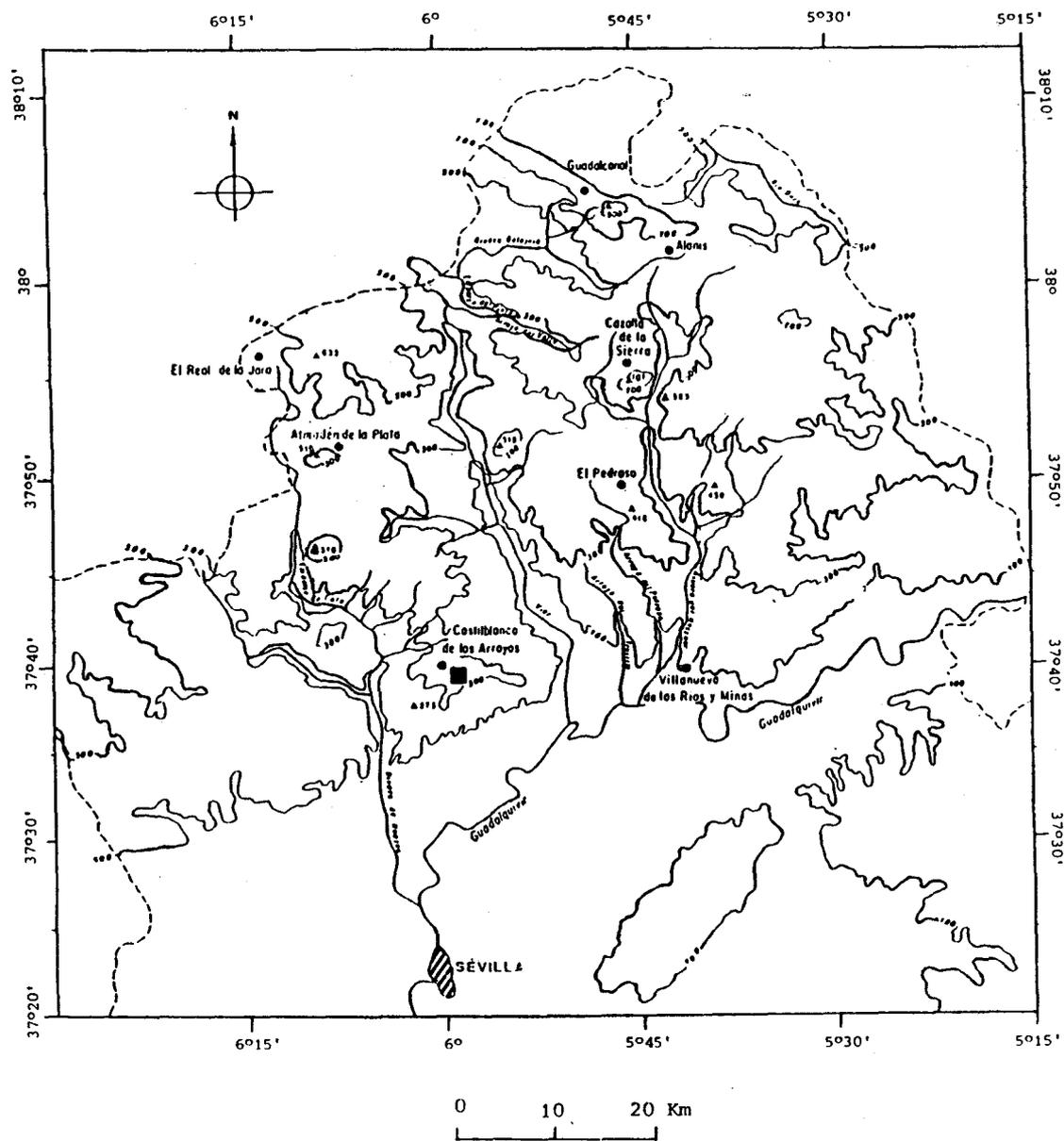


FIGURA 3.1. Localización del área de estudio ■.



FIGURA 3.2.Aspecto general de la zona de estudio.

### 3. Organización del pasto: Área de estudio.

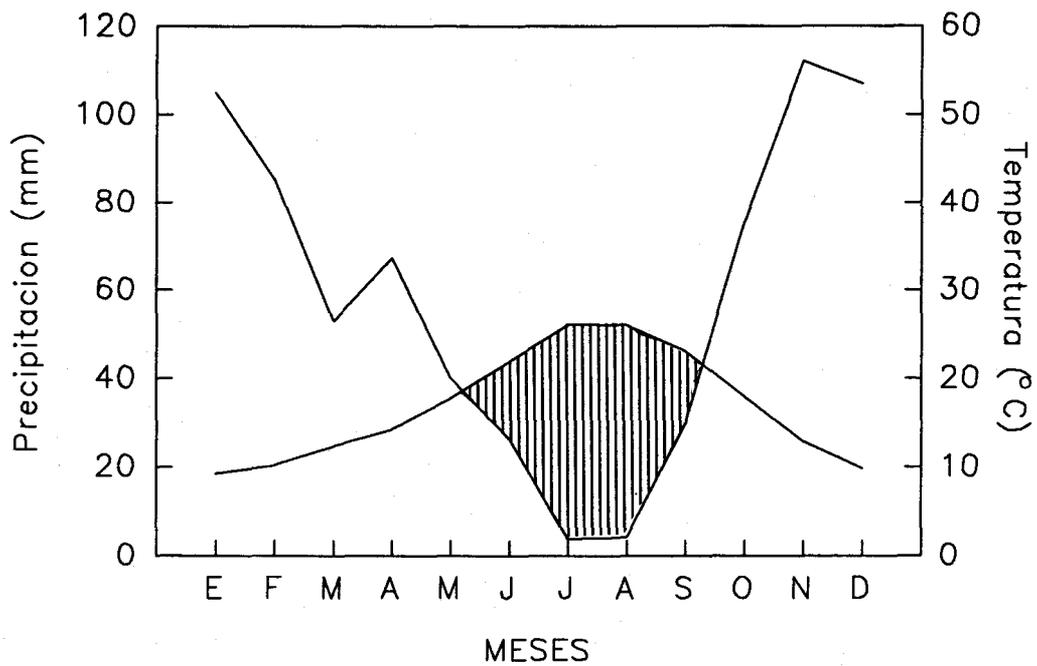


FIGURA 3.3. Diagrama ombrotérmico (según Gaussen) del embalse de Cala; precipitación y temperatura media correspondientes al período 1965-1990.

### II 3. SUELOS.

El sustrato es granítico, dando lugar a suelos profundos (80 cm) de tipo "Ochrep". 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).

La textura de los suelos tiende a franca, con contenidos similares de arena (58% en los primeros 10 cm del suelo) y de 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 ganitos, aunque tiene mayor contenido en arena y menor en elementos finos que los suelos sobre esquistos, como consecuencia de la naturaleza de la roca madre (Guerra et al. 1962). Se trata de suelos ligeramente ácidos (pH alrededor de 6) y pobres, como es habitual en el conjunto de los suelos de las dehesas de la Sierra Norte de Sevilla.

### II 4. VEGETACIÓN Y USOS.

**Nomenclatura:** Valdés, B., Talavera, S. & Fernández Galiano, E. (1987).

La vegetación está constituida por un estrato arbóreo claro de encinas (de 40 a 50 árboles/Ha), debajo del cual se desarrolla un estrato herbáceo dominado por especies anuales. La producción media anual del pasto oscila alrededor de los 390 g/m<sup>2</sup> (Joffre et al. 1986). La composición florística de estos pastos ha sido descrita por Vacher (1984), quién los clasificó como pastizales mediterráneos ácidos u oligotrofos, siguiendo la clasificación de Rivas y Rivas (1963). Dentro de la Sierra Norte de Sevilla son característicos de zonas con un cierto contenido en humedad y nutrientes. Las especies más comunes en la zona son *Agrostis pourretii*, *Bromus hordeaceus*, *Chamamelum fuscatum*, *Chamamelum mixtum*, *Crepis capillaris*, *Echium plantagineum*, *Medicago polymorpha*, *Molineriella minuta*, *Spergularia rubra*,

*Trifolium glomeratum*, *Trifolium subterraneum* y *Vulpia geniculata* (Fernández Alés et al. 1993).

La composición florística y la frecuencia de especies varía entre años, aunque siempre dominan las gramíneas, que constituyen el 43% de la cobertura total. Les siguen las leguminosas, con un 22% y las compuestas, con un 12% de la cobertura total. Otras Familias bien representadas en la zona son cariofiláceas y plantagináceas.

La zona de estudio no ha sido labrada ni abonada al menos en los últimos 20 años. Los pastos son aprovechados fundamentalmente por ganado vacuno, aunque también son usados por ganado porcino durante la montanera.

## **II 5. CLIMA Y USO DEL PASTIZAL DURANTE LOS TRES AÑOS DE ESTUDIO.**

Los datos correspondientes a este apartado se han tomado de Leiva (1992).

### **II 5.1. Precipitación.**

En la Figura 3.4 se ha representado la precipitación mensual para el período septiembre 1988 a julio 1991, así como la media mensual para 54 años en la estación de Cala, cercana a la zona de estudio. En la Tabla 3.1 se resume la distribución estacional de las lluvias.

El primer año, con 533 mm de precipitación total se encuentra por debajo de la precipitación media (648 mm) y fue, por lo tanto, seco según la clasificación de Ortega (1987). Sin embargo, la primavera presentó una precipitación superior a la media.

El segundo año, con 1268 mm fue lluvioso, ya que este volumen de

precipitación representa casi el doble de la media. La mayor parte de la precipitación se concentró en el otoño y el principio del invierno.

El tercer año de estudio presentó las mismas características que el primero; fue también seco, ya que la precipitación total (585 mm) se encuentra por debajo de la media, aunque la primavera fue lluviosa.

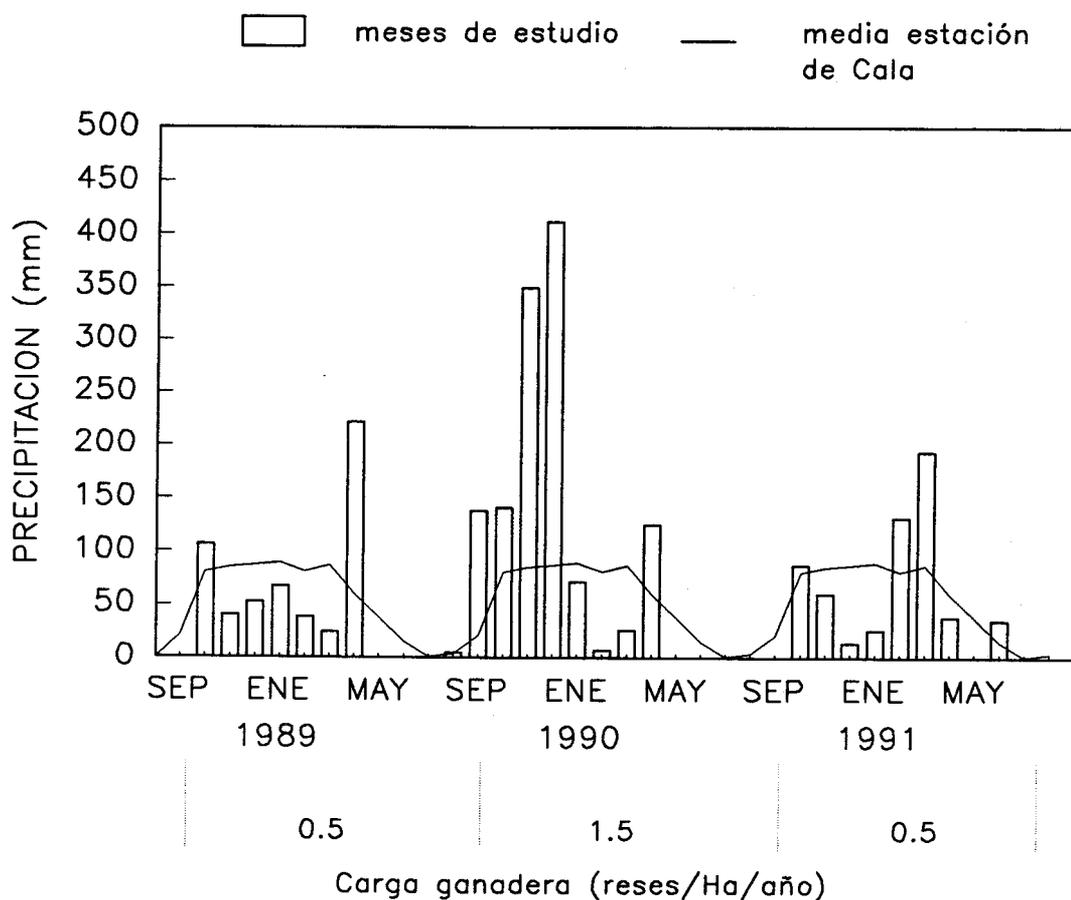
PRECIPITACIÓN (mm)								
	CASTILBLANCO						CALA	
	88/89	%	89/90	%	90/91	%	31/84	%
OTOÑO	146	26.4	628	49.5	147	25.1	186	28.7
INVIERNO	157	28.4	489	38.6	172	29.4	257	39.6
PRIMAVERA	245	44.3	151	11.9	231	39.5	185	28.0
VERANO	5	0.9	0	0.0	35	6.0	20	3.1
ANUAL	553		1268		585		648	

TABLA 3.1. Precipitación estacional recogida en la zona de estudio (Castilblanco de los Arroyos) entre septiembre de 1988 y julio de 1991 y su distribución por estaciones (en porcentaje con respecto al total anual). También se indican los valores medios para 54 años (1931-1984) en la estación de Cala.

## II 5.2. Uso del pastizal.

El ganado que pasta en la zona es fundamentalmente vacuno en régimen extensivo, así como unos 30 cerdos cada año durante el invierno para el aprovechamiento de la bellota. La carga ganadera durante los años del estudio ha sido muy fluctuante, tanto en cuanto a número de animales, como a tiempo de estancia (Figura 3.4), así es mucho más alta en 1990 (1.5 reses/Ha./año) que en los otros dos años (0.5 reses/Ha./año).

### 3. Organización del pasto: Área de estudio.



**FIGURA 3.4.** Precipitación y utilización del pastizal durante el período de estudio. Se representa la precipitación mensual entre septiembre de 1988 y mayo de 1991. La línea continúa corresponde a la precipitación media mensual para 54 años en la estación de Cala. En la parte inferior se ha representado la carga ganadera media anual.

### **III. MATERIAL Y MÉTODO.**

#### **III 1. MUESTREO DE LA VEGETACIÓN.**

En la primavera de 1989 se establecieron en la zona de estudio 5 transectos permanentes que se señalaron en el terreno con clavos. Todos ellos tenían una anchura de 20 cm, longitud variable (5 ó 30 m) y estaban divididos en 26 ó 156 cuadros contiguos (equivalentes a parcelas o inventarios en lo sucesivo) de aproximadamente 20 x 20 cm.

El primer transecto, de 5 m de longitud, se situó bajo una encina. La primera parcela estaba junto al tronco y la última a cielo abierto, en dirección perpendicular al borde de la copa. Las 12 primeras parcelas del transecto (2.4 m) estaban bajo la copa del árbol y el resto (parcelas 13 a 26), a cielo descubierto.

El segundo transecto, de 5 m, se situó sobre la hozada de un cerdo. El hozado consistía en un agujero de aproximadamente 1.2 m de diámetro y 10 cm de profundidad, que había sido creado entre enero y febrero de 1989. El comienzo y el final del transecto se situaron en el área no alterada, quedando el hozado en el centro, entre las parcelas 10 y 17.

El tercer transecto, también de 5 m de longitud, estaba en una zona que había sido quemada en abril de 1988, al situarse encima una carbonera de unos 2 m de radio. La primera parcela se situó en el centro del área quemada y la última en la parte inalterada. El límite entre la zona quemada y la no quemada se encontraba en la parcela 10, es decir a unos 2 m del comienzo del transecto.

Para analizar la estructura espacial del pasto en ausencia de discontinuidades en el medio físico y de perturbaciones locales, se utilizaron dos transectos de 30 m de longitud, uno en el área pastada y otro dentro del cercado de 0.25 Ha, que no

había sido pastado desde enero de 1984. La composición florística y la abundancia de las especies era muy similar en ambas áreas cuando la zona fue cercada (Fdez Alés et al. 1989). Los dos transectos eran homogéneos internamente y muy parecidos entre sí, pues no se detectaron diferencias significativas en cuanto a topografía, granulometría o pH entre los dos transectos (APÉNDICE V).

Todos los transectos se situaron en una zona llana y homogénea y de superficie inferior a 1 Ha. En la Figura 3.5 se ha representado la disposición espacial de las zonas estudiadas, así como la longitud y posición de los transectos (excepto el localizado bajo la encina, todos estaban alejados de la influencia de árboles).

Se estimó la abundancia de las especies en cada transecto y su distribución espacial anotando las especies presentes en cada cuadro de 20 x 20 cm y estimando su abundancia "a visu" según una escala comprendida entre 1 y 4 (1: cobertura inferior al 10%, 2: hasta el 30% de cobertura; 3: cobertura entre el 30 y el 70%; 4: cobertura superior al 70%). El muestreo se repitió durante 3 años consecutivos (1989, 1990 y 1991) y se realizó en mayo, al final de la estación de crecimiento, cuando están en flor el 90% de las especies (Ortega 1987) y son, por tanto, identificables. En los transectos de 30 m de longitud se ha estudiado el efecto del pastoreo, el muestreo se repitió también al final de marzo, registrándose en esta fecha únicamente la abundancia de las especies de floración temprana, que mueren antes de mayo.

## III 2. TRATAMIENTO DE DATOS.

### III 2.1. Cambios temporales en la vegetación.

A partir de estos datos se ha hallado la abundancia de cada especie en cada transecto y año sumando su abundancia en todas las parcelas que componen el

3. Organización del pasto: Material y Método.

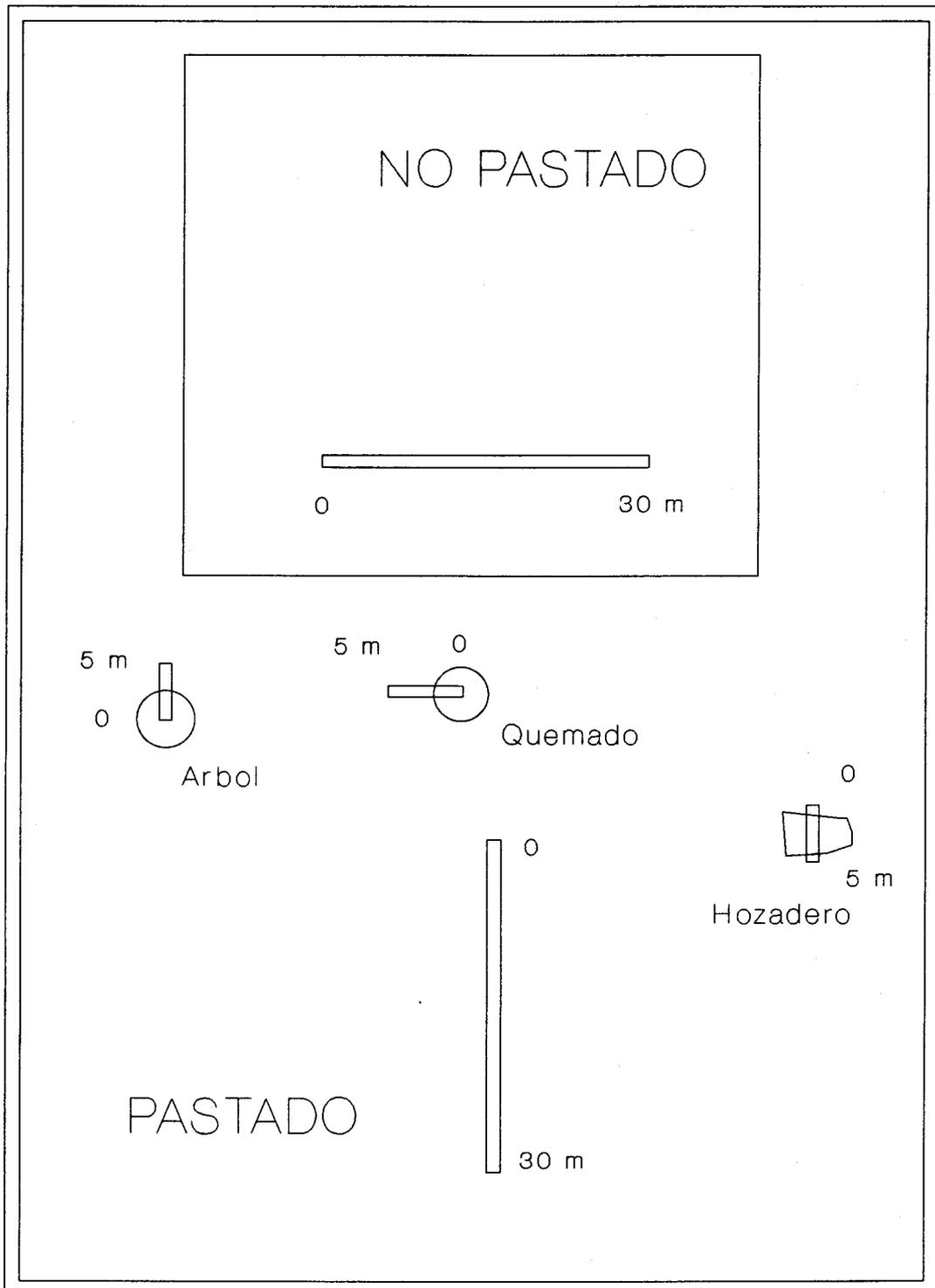


FIGURA 3.5. Disposición espacial de las zonas estudiadas y de los transectos.

transecto. Se han estudiado los cambios temporales en la abundancia de las especies comparando su abundancia en los 3 años de estudio. Se han analizado también cambios en parámetros más globales de la comunidad como la diversidad total o la diversidad media por cuadro de 20x20 cm. La diversidad de todo el transecto se ha estimado según la fórmula de Shannon-Weaver:

$$D = - \sum p_i \log_2 p_i$$

donde D es la diversidad y  $p_i$  la frecuencia relativa de cada especie en un transecto y año determinado;  $p_i$  se ha calculado dividiendo la abundancia total de cada especie por el sumatorio de la abundancia de todas las especies presentes. La diversidad media por cuadro de 20x20 cm se ha hallado como la media de la diversidad de todas las unidades de muestreo que componen el transecto. La diversidad en cada cuadro de 20x20 cm también se estimó según el índice de Shannon-Weaver.

Además, se ha analizado la evolución interanual del porcentaje de representación de las distintas *Formas* en cada transecto. Para ello, se han clasificado las especies en los siguientes grupos: gramíneas anuales, gramíneas perennes, leguminosas anuales, compuestas anuales y anuales pertenecientes a otras familias. Las perennes no gramíneas han sido muy poco frecuentes, por lo que en los casos en los que han aparecido se han incluido en un solo grupo. Se ha sumado, para cada año, la abundancia de las especies pertenecientes a cada grupo en todas las unidades de muestreo que componen el transecto.

#### III 2.2. Organización espacial del pasto.

Se han elaborado matrices de inventarios x especies para cada transecto y año de estudio, que se han analizado mediante el método SMW+MRPP, con objeto de identificar manchas de vegetación de diferente composición florística. Utilizando SMW se han detectado fronteras potenciales entre manchas de composición florística

distinta. Al igual que en el Capítulo 2, se han considerado fronteras potenciales las posiciones que presentaban valores de disimilaridad superiores a la media más una desviación típica en el Perfil de Disimilaridad Global. Mediante análisis MRPP se ha analizado el nivel de significación de estas fronteras. Se han considerado dos umbrales de significación  $p=0.001$  y  $p=0.05$ .

Con objeto de analizar qué especies se asociaban a cada mancha, se han elaborado matrices de manchas x especies sumando la frecuencia de cada especie en todas las unidades de muestreo que componen cada mancha. Estas matrices se han analizado mediante test de la G (Sokal & Rohlf 1969). Este test indica si las especies se distribuyen al azar en las manchas o si, por el contrario, tienden a ser más frecuentes en unas manchas que en otras. Cuando el test de la G resulta significativo, se puede realizar un análisis de los residuales de Haberman (1973) para determinar cuáles son las especies responsables de las diferencias, es decir, qué especies presentan una distribución no aleatoria y en qué manchas tienden a ser muy o poco abundantes. En estos análisis se han usado todas las especies aparecidas en los transectos.

Los resultados de los tests de Haberman se exponen en tablas, en las que se han separado las especies en "abundantes" y "raras". Para los transectos cortos (5 m) se han considerado especies abundantes las que presentaron una abundancia superior al 10% del máximo que podrían haber alcanzado ( $26 \times 4 = 104$ ;  $104 \times 10\% = 10.4$ ), y especies raras, el resto. Para los transectos largos (30 m) se han considerado especies abundantes las que presentaron una abundancia superior al 5% del máximo que podrían haber alcanzado ( $156 \times 4 = 624$ ;  $624 \times 5\% = 31.2$ ).

Se ha estudiado también si las manchas de vegetación difieren en parámetros más globales, como diversidad o *Formas* dominantes. La diversidad en cada cuadro de 20x20 cm se ha estimado según el índice de Shannon-Weaver y, para cada mancha, se ha calculado la media de la diversidad de las unidades de muestreo que

la componen. Para ver si en las distintas manchas detectadas predominan especies con diferentes *Formas*, se ha calculado la representación de cada grupo en cada mancha, como la suma de la abundancia de todas las especies que pertenecen al mismo grupo en todas las unidades de muestreo que componen la mancha de vegetación.

#### IV. RESULTADOS.

##### IV 1. HETEROGENEIDAD DEL MEDIO FÍSICO: TRANSECTO DE LA ENCINA.

###### IV 1.1. Cambios temporales en la vegetación.

En el APÉNDICE VI se indican las 41 especies aparecidas en este transecto durante los tres años de estudio. El número total de especies registradas ha variado mucho entre años (Tabla 3.2). El mayor número se registró en 1989, decayendo fuertemente en 1990 y recuperándose en 1991. La diversidad total del transecto y la media por cuadro de 20x20 cm siguen esta misma tendencia (Tabla 3.2).

	1989	1990	1991
Número de especies registradas	35	29	32
Diversidad total	4.51	3.82	4.15
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	3.05	2.36	2.55

TABLA 3.2. Número de especies y diversidad para los tres años estudiados en el transecto localizado bajo una encina.

La cobertura total de la vegetación, estimada como la suma de la abundancia de todas las especies registradas cada año, ha sufrido fuertes oscilaciones (Figura 3.6). En 1990 se redujo drásticamente, volviendo a recuperarse en 1991, aunque sin alcanzar los niveles de 1989.

También la abundancia de las diferentes *Formas* y de las especies han sufrido oscilaciones interanuales. Las gramíneas, tanto anuales como perennes, disminuyen

en abundancia a lo largo del estudio (Figura 3.6). Sólo *Bromus hordeaceus* (Figura 3.7) se mantiene aproximadamente en los mismos niveles de abundancia. Todas las leguminosas (Figura 3.8), salvo *Trifolium subterraneum*, disminuyen en 1990 y se recuperan en 1991. Las especies de compuestas (Figura 3.9) y otras familias (Figura 3.10) también sufren fuertes oscilaciones, pero con patrones muy diferentes entre especies. Como consecuencia, en conjunto mantienen una frecuencia relativamente constante en el tiempo (Figura 3.6). El aumento de las gramíneas que parece ocurrir en el segundo año (Figura 3.6) no se debe a que aumenten en abundancia, sino que se debe a la fuerte disminución de las leguminosas.

#### IV 1.2. Organización espacial del pasto.

##### IV 1.2.1. DETECCIÓN Y DINÁMICA DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.

En la Figura 3.11 se han representado los Espectros de Disimilaridad Global para los tres años de estudio y en el APÉNDICE X se detallan los espectros de disimilaridad para los distintos tamaños de ventana. En la Figura 3.12 se resumen los resultados de los tests de significación MRPP, representado únicamente las posiciones que resultaron significativas.

La frontera localizada en la posición 12-13 se corresponde con el límite de la copa del árbol y ha resultado significativa para los tres años estudiados, aunque con una disminución en el nivel de significación en 1990, que puede relacionarse con la disminución del número de especies y de la cobertura de la vegetación en este año. En 1990 aparece otra frontera significativa en la posición 18, que se mantiene en el año siguiente, aunque sin alcanzar niveles de significación altos.

Por lo tanto, la encina provoca sobre la comunidad de pasto una estructuración marcada y permanente en el tiempo, ya que en todos los años se ha detectado la discontinuidad determinada por el límite de la copa.

### 3. Organización del pasto: transecto de la encina.

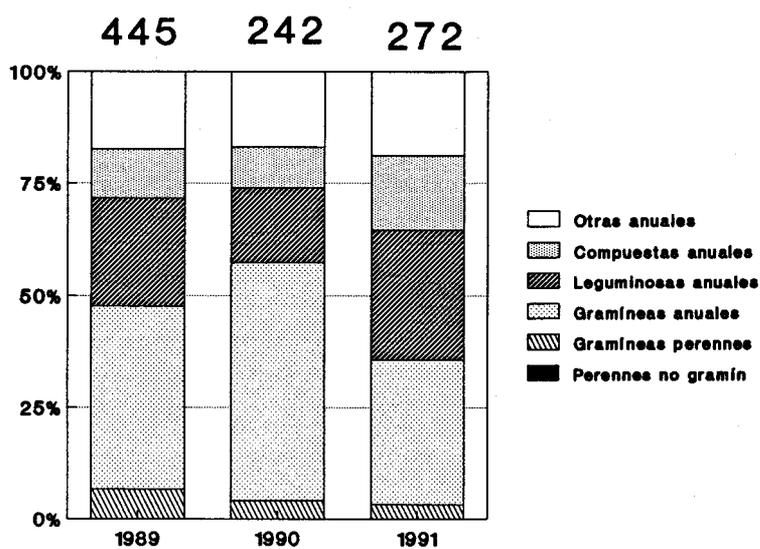


FIGURA 3.6. Evolución del porcentaje de representación de las distintas *Formas* en los tres años de estudio en el transecto localizado bajo una ENCINA. Las cifras situadas sobre cada barra representan la cobertura vegetal total estimada para cada año de estudio.

### 3. Organización del pasto: transecto de la encina.

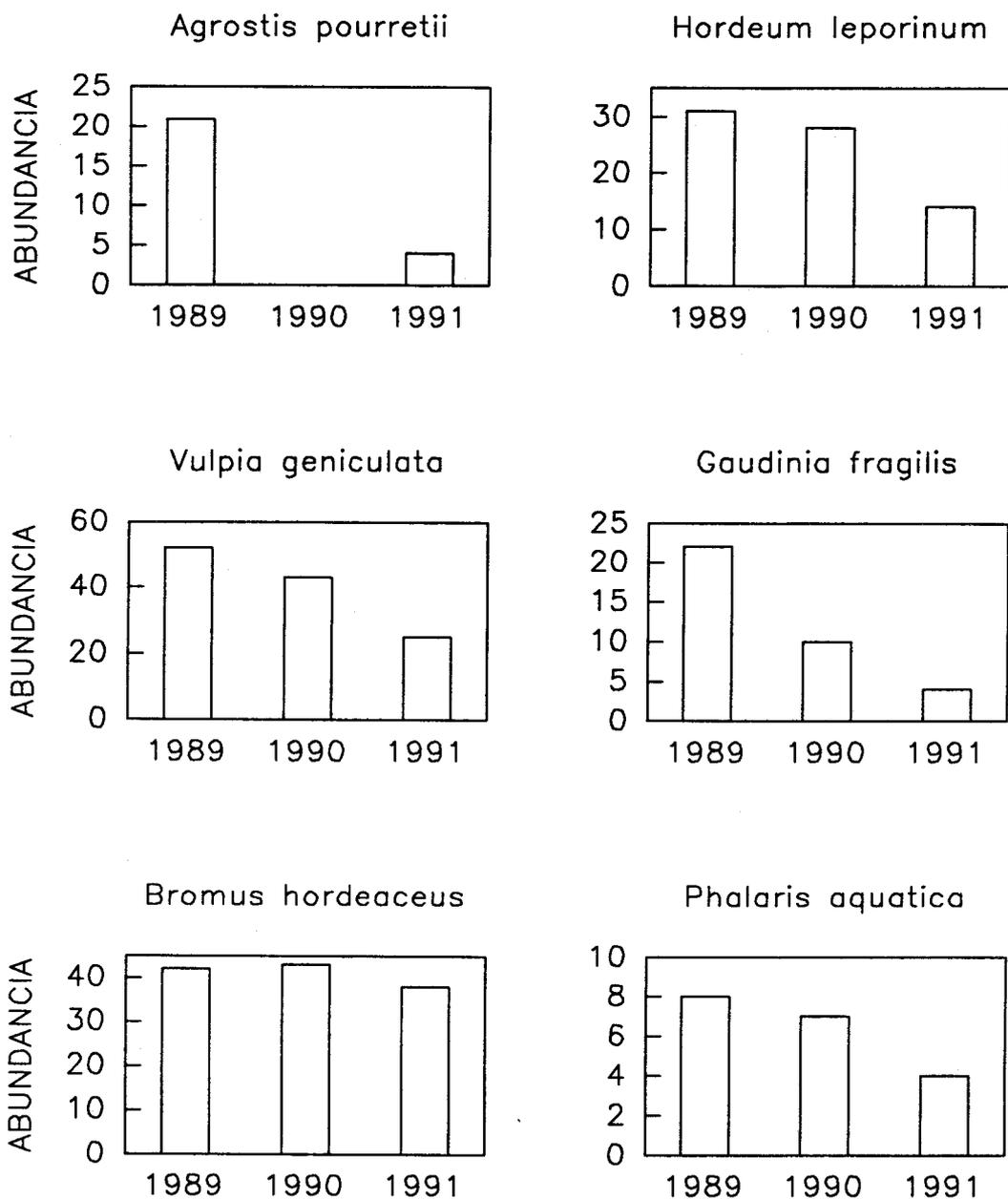


FIGURA 3.7. Evolución interanual de la abundancia de las especies de gramíneas más abundantes registradas en el transecto localizado bajo una ENCINA.

### 3. Organización del pasto: transecto de la encina.

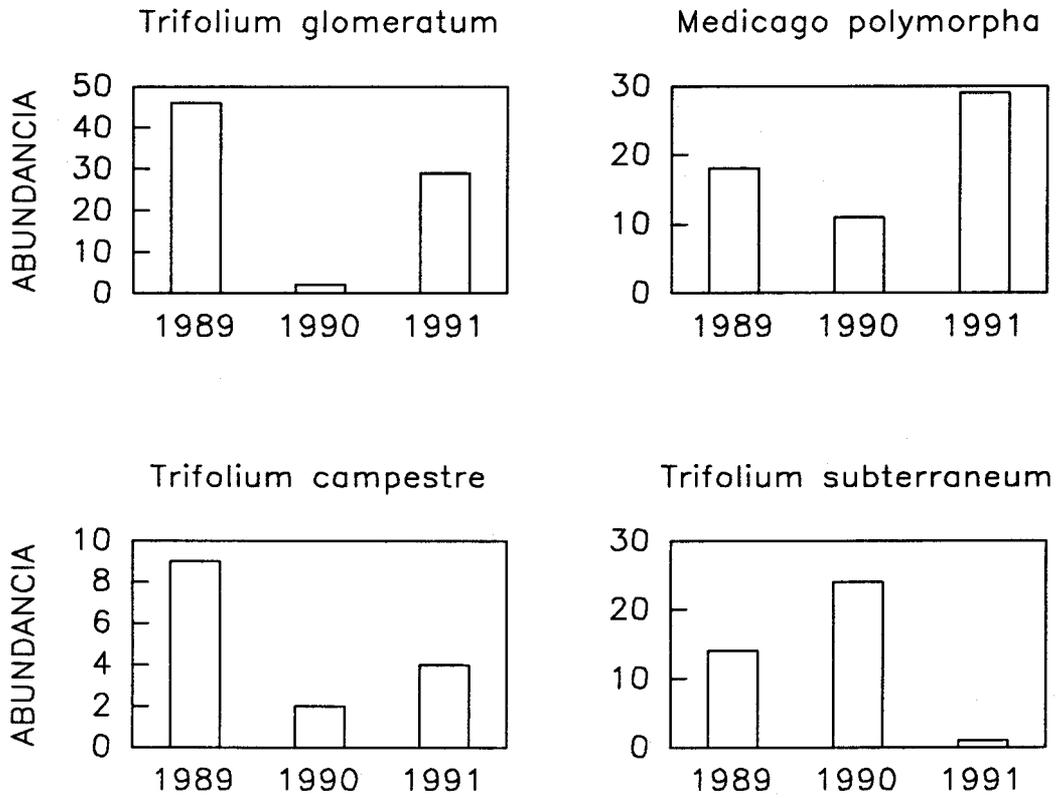


FIGURA 3.8. Evolución interanual de la abundancia de las especies de leguminosas más abundantes registradas en el transecto localizado bajo una ENCINA.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

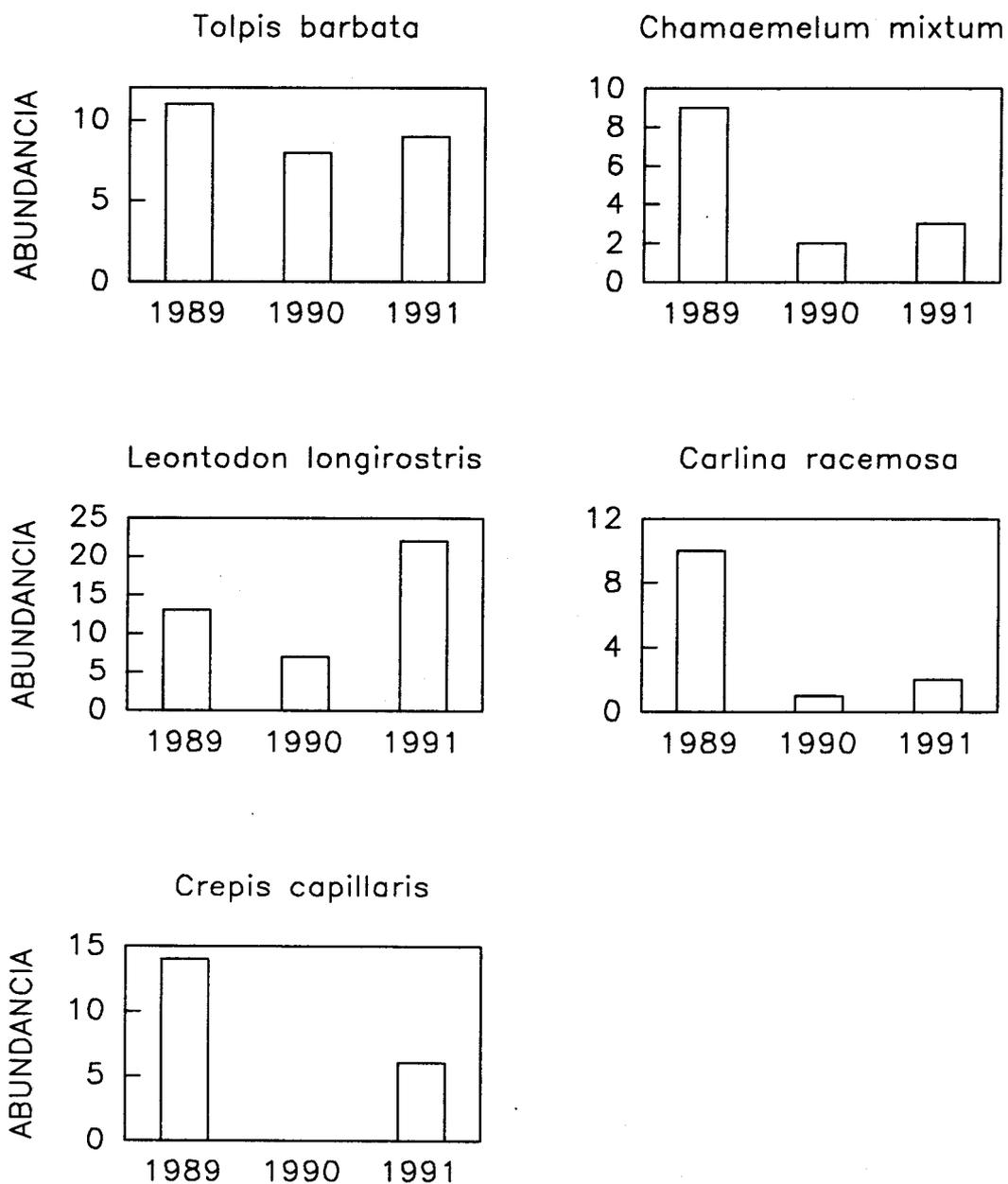


FIGURA 3.9. Evolución interanual de la abundancia de las especies de compuestas más abundantes registradas en el transecto localizado bajo una ENCINA.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

---

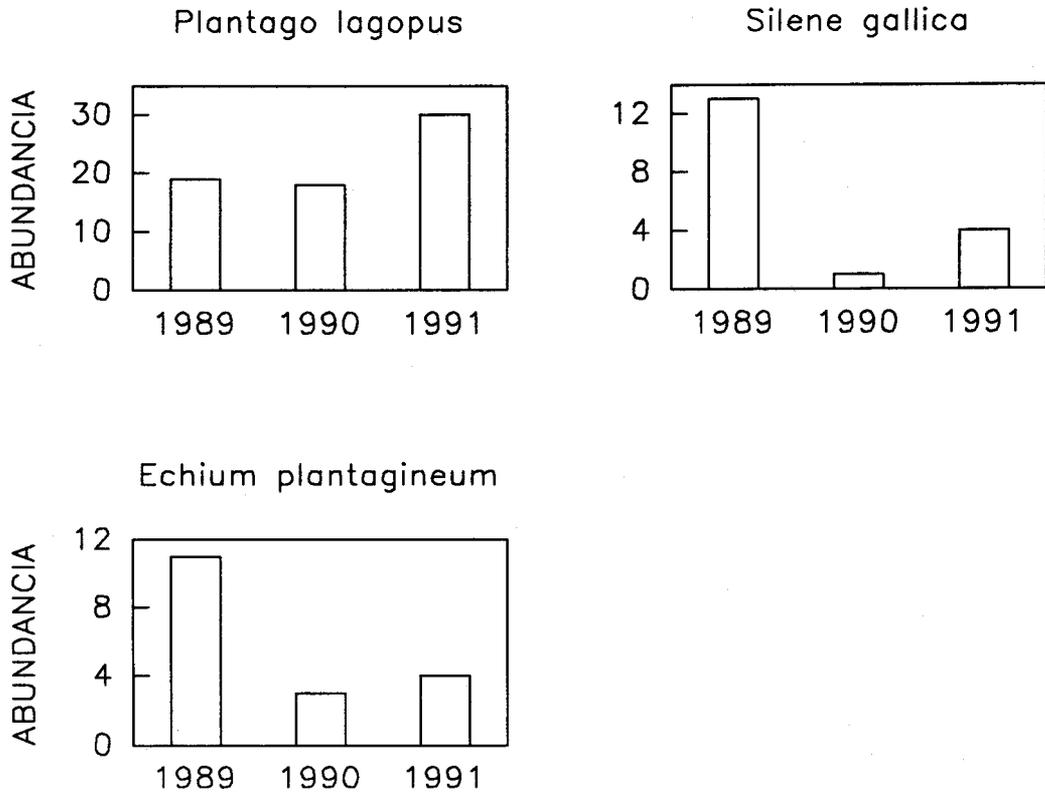


FIGURA 3.10. Evolución interanual de la abundancia de las especies anuales más abundantes pertenecientes a otras familias, registradas en el transecto localizado bajo una ENCINA.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

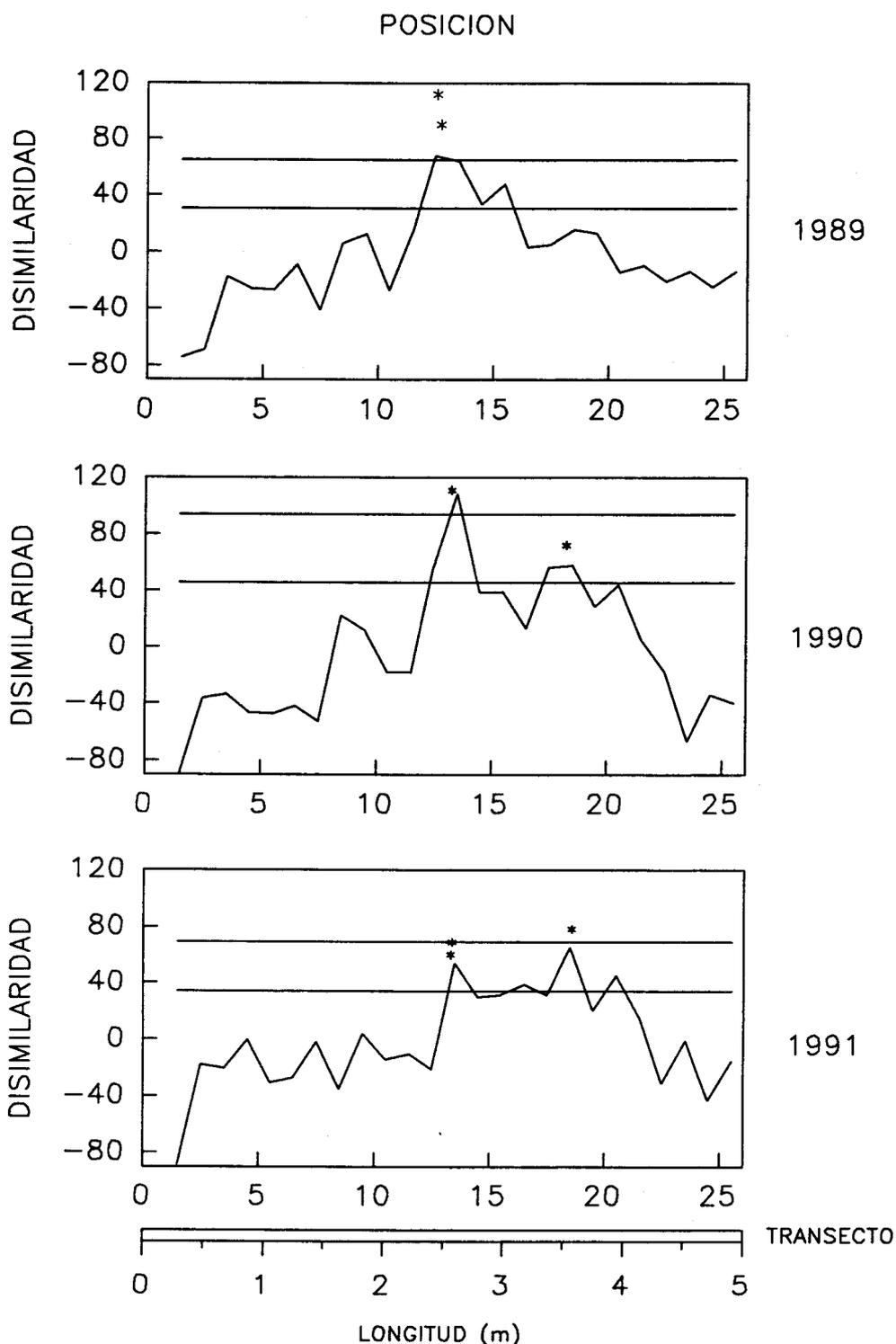


FIGURA 3.11. Perfiles de disimilaridad global correspondientes al transecto localizado bajo una ENCINA, para los tres años estudiados. Las líneas horizontales representan, en cada caso, la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad. Se han señalado las posiciones significativas (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ ).

### 3. Organización del pasto: transecto de la encina.

---

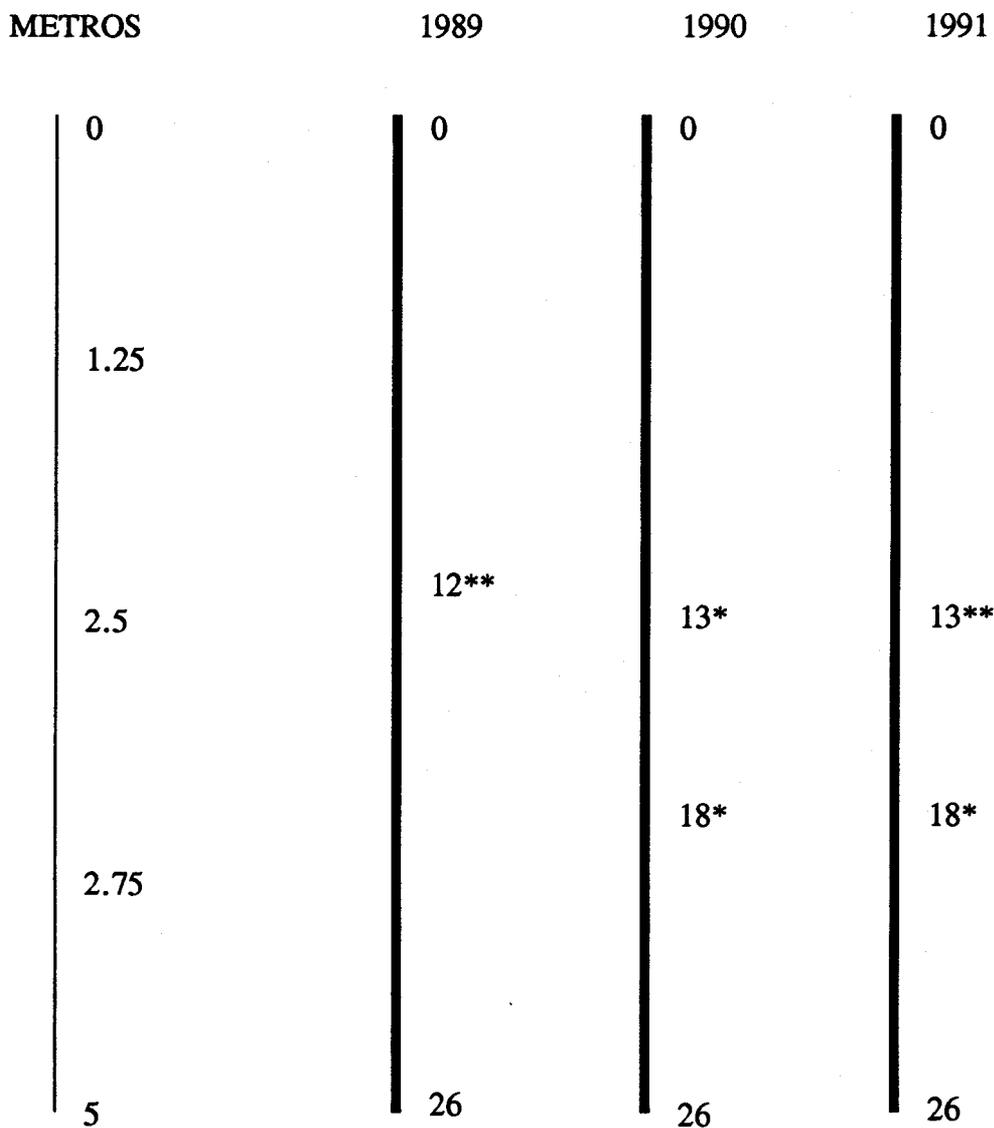


FIGURA 3.12. Posiciones significativas en cada uno de los años de estudio para el transecto situado debajo de la ENCINA. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ .

#### IV 1.2.2. CARACTERIZACIÓN DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.

##### IV 1.2.2.1. Composición florística.

Los tests de la G para los tres años de estudio resultaron significativos ( $p < 0.001$ ) y en las Tablas 3.3, 3.4 y 3.5 se recogen los resultados de los tests de Haberman para los tres años. En general, pocas especies han mostrado asociaciones positivas o negativas a alguna de las manchas, y pocas muestran resultados consistentes entre años. Esto puede deberse a las fuertes oscilaciones interanuales en abundancia de las especies, que al disminuir en abundancia pueden dejar de mostrar asociación significativa a alguna zona, a pesar de seguir presentando la misma distribución espacial.

A pesar de los cambios interanuales, la abundancia de gramíneas tiende a ser mayor bajo la encina (Figura 3.13) y en los tres años estudiados, las mayoría de las especies de este grupo (*Lolium spp.*, *Bromus hordeaceus*, *Hordeum leporinum* y *Avena barbata*) aparecen asociadas a la mancha situada bajo la copa. Leguminosas y compuestas han sido más abundantes fuera de la copa los tres años y algunas especies de estas familias (*Crepis capillaris*, *Leontodon longirostris*, *Hypochaeris glabra*, *Tolpis barbata*, *Medicago polymorpha*, *Trifolium glomeratum*, *Trifolium cherlerii*, *Trifolium campestre*) aparecen asociadas a las manchas situadas a cielo abierto. El grupo de especies de otras familias aparece con una representación similar bajo la copa y a cielo descubierto (Figura 3.13), con algunas especies asociadas a la sombra del árbol (*Erodium cicutarium* en 1991) y otras a cielo abierto (*Silene gallica* y *Spergularia rubra* en 1991).

IV 1.2.2.2. *Diversidad.*

En los tres años estudiados han aparecido como media 19 especies bajo la copa de la encina, mientras que en el pasto descubierto se han registrado 24 especies como media. También la diversidad media por cuadro de 20x20 cm ha resultado siempre menor bajo la copa (Tabla 3.6).

Posición	1-12	13-26		<b>1989</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.60	3.43		
Posición	1-13	14-18	19-26	<b>1990</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.14	2.58	2.57	
Posición	1-13	14-18	19-26	<b>1991</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.31	2.96	2.69	

TABLA 3.6. Diversidad media por cuadro de 20x20 cm en las manchas de vegetación detectadas en el transecto localizado bajo una ENCINA, para los tres años de estudio.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

	1-12	13-26
<b>ABUNDANTES</b>		
<i>Lolium spp.</i>	+	-
<i>Hordeum leporinum</i>	+	-
<i>Avena barbata</i>	+	-
<i>Gaudinia fragilis</i>	-	+
<i>Crepis capillaris</i>	-	+
<i>Vulpia geniculata</i>		
<i>Bromus hordeaceus</i>		
<i>Agrostis pourretii</i>		
<i>Medicago polymorpha</i>		
<i>Trifolium bocconei</i>		
<i>Trifolium glomeratum</i>		
<i>Trifolium subterraneum</i>		
<i>Leontodon longirostris</i>		
<i>Tolpis barbata</i>		
<i>Silene gallica</i>		
<i>Plantago lagopus</i>		
<b>RARAS</b>		
<i>Molineriella minuta</i>		
<i>Bromus madritensis</i>		
<i>Phalaris aquatica</i>		
<i>Cynodon dactylon</i>		
<i>Trifolium striatum</i>		
<i>Trifolium cherlerii</i>		
<i>Trifolium campestre</i>		
<i>Trifolium arvense</i>		
<i>Hypochaeris glabra</i>		
<i>Carlina racemosa</i>		
<i>Hedypnois cretica</i>		
<i>Chamaemelum mixtum</i>		
<i>Logfia gallica</i>		
<i>Geranium dissectum</i>		
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>		
<i>Spergularia rubra</i>		
<i>Cerastium glomeratum</i>		
<i>Diptotaxis catholica</i>		
<i>Echium plantagineum</i>		

TABLA 3.3. Resultados de los tests de la G y Haberman correspondientes a 1989 para el transecto localizado bajo una ENCINA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociac. positiva; -: asociac. negativa.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

	1-13	14-18	19-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Hordeum leporinum</i>	+	-	-
<i>Gaudinia fragilis</i>	-	+	
<i>Medicago polymorpha</i>	-	+	
<i>Trifolium subterraneum</i>			+
<i>Bromus hordeaceus</i>			
<i>Vulpia geniculata</i>			
<i>Plantago lagopus</i>			
<i>Spergularia rubra</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Phalaris aquatica</i>		+	
<i>Trifolium glomeratum</i>		+	
<i>Leontodon longirostris</i>		+	
<i>Hypochaeris glabra</i>		+	
<i>Tolpis barbata</i>			+
<i>Bromus madritensis</i>			
<i>Vulpia myuros</i>			
<i>Molineriella minuta</i>			
<i>Lolium spp.</i>			
<i>Trifolium campestre</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Chamaemelum fuscatum</i>			
<i>Chamaemelum mixtum</i>			
<i>Carlina racemosa</i>			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>			
<i>Cerastium glomeratum</i>			
<i>Erodium cicutarium</i>			
<i>Silene gallica</i>			
<i>Diplotaxis catholica</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			
<i>Geranium molle</i>			

TABLA 3.4. Resultados de los tests de la G y Haberman correspondientes a 1990 para el transecto localizado bajo una ENCINA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

3. Organización del pasto: transecto de la encina.

	1-13	14-18	19-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Hordeum leporinum</i>	+		-
<i>Bromus hordeaceus</i>	+		-
<i>Vulpia geniculata</i>			
<i>Medicago polymorpha</i>			
<i>Trifolium glomeratum</i>			
<i>Leontodon longirostris</i>			
<i>Plantago lagopus</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Erodium cicutarium</i>	+		
<i>Phalaris aquatica</i>		+	
<i>Trifolium cherlerii</i>		+	
<i>Silene gallica</i>		+	
<i>Agrostis pourretii</i>			+
<i>Trifolium campestre</i>			+
<i>Tolpis barbata</i>			+
<i>Spergularia rubra</i>			+
<i>Bromus madritensis</i>			
<i>Gaudinia fragilis</i>			
<i>Vulpia myuros</i>			
<i>Avena barbata</i>			
<i>Cynodon dactylon</i>			
<i>Lolium spp.</i>			
<i>Ornithopus compressus</i>			
<i>Trifolium striatum</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Trifolium subterraneum</i>			
<i>Crepis capillaris</i>			
<i>Chamaemelum fuscatum</i>			
<i>Chamaemelum mixtum</i>			
<i>Hedypnois cretica</i>			
<i>Carlina racemosa</i>			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			

TABLA 3.5. Resultados de los tests de la G y Haberman correspondientes a 1991 para el transecto localizado bajo una ENCINA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

### 3. Organización del pasto: transecto de la encina.

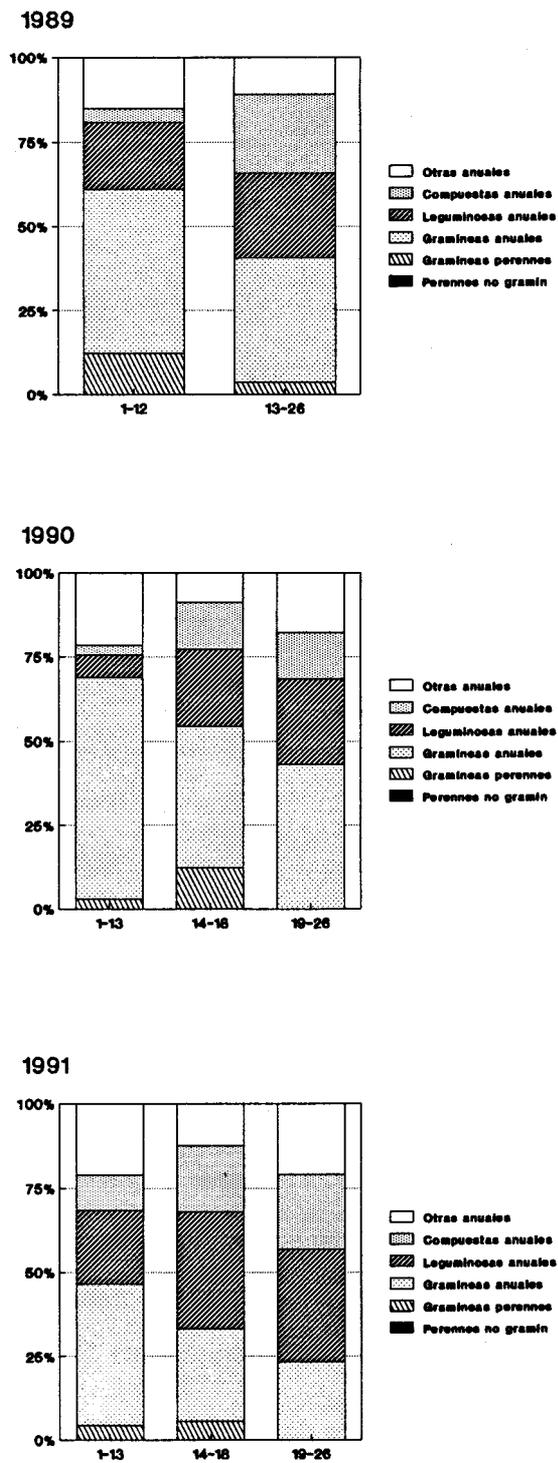


FIGURA 3.13.

Comparación de la abundancia relativa de cada *Forma* en las manchas de vegetación detectadas en los tres años de estudio para el transecto localizado bajo una ENCINA.

## IV 2. PERTURBACIONES LOCALIZADAS: TRANSECTO DEL HOZADERO.

### IV 2.1. Cambios temporales en la vegetación.

En el APÉNDICE VII se indican las 45 especies aparecidas en este transecto durante los tres años de estudio. Al igual que en el transecto de la encina, el número total de especies registradas ha variado mucho entre años (Tabla 3.7). El mayor número se registró en 1989, decayendo fuertemente en 1990 y recuperándose en 1991. La diversidad total del transecto y la media por cuadro de 20x20 cm también siguen esta misma tendencia (Tabla 3.7).

	1989	1990	1991
Número de especies registradas	38	23	29
Diversidad total	4.36	3.61	3.80
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	3.05	2.21	2.41

TABLA 3.7. Número de especies y diversidad para los tres años estudiados en el transecto localizado bajo sobre un HOZADERO.

La cobertura total de la vegetación, sigue las mismas tendencias que en el transecto localizado bajo la encina: la cobertura disminuyó en 1990 y se recuperó parcialmente en 1991, aunque sin alcanzar los valores de 1989 (Figura 3.14).

También la abundancia de las diferentes *Formas* y de las especies han sufrido fuertes oscilaciones interanuales. Las gramíneas, al igual que en el transecto del árbol, tienden a disminuir como grupo (Figura 3.14) y también las especies de manera individual, excepto *Agrostis pourretii* (Figura 3.15). El aumento que

aparentemente experimentan las gramíneas en el segundo año (Figura 3.14) se debe únicamente a una disminución de la abundancia de otros grupos, no a un aumento absoluto en abundancia. Las leguminosas disminuyen en 1990, recuperándose parcialmente en 1991, e igual ocurre con las compuestas (Figuras 3.16 y 3.17). Las especies del grupo de otras familias (Figura 3.18) también sufren fuertes oscilaciones en su abundancia, pero las distintas especies siguen patrones de cambio heterogéneos. Como conjunto tienden a permanecer con la misma abundancia relativa (Figura 3.14).

#### IV 2.2. Organización espacial del pasto.

##### IV 2.2.1. *DETECCIÓN Y DINÁMICA DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.*

En la Figura 3.19 se han representado los Espectros de Disimilaridad correspondientes al Hozadero para los tres años de estudio y en el APÉNDICE X se muestran los perfiles de disimilaridad para los distintos tamaños de ventana considerados; en la Figura 3.20 se recogen los resultados de los tests de significación MRPP.

El hozadero se encuentra comprendido entre las parcelas 10 y 17 y en el primer año de estudio se detectaron dos fronteras altamente significativas localizadas en estas posiciones. Sin embargo, la significación de las fronteras disminuye con el tiempo y en 1990 la posición 10 no alcanza la media más una desviación típica en el espectro de disimilaridad global. Por tanto, el hozado, que es una perturbación muy destructiva, provoca una fuerte heterogeneidad en el pasto, que es patente el primer año de estudio. Sin embargo, en la siguiente estación de crecimiento la estructura es más difusa, y aunque siguen detectándose los límites de la zona hozada, los niveles de significación son menores.

### 3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

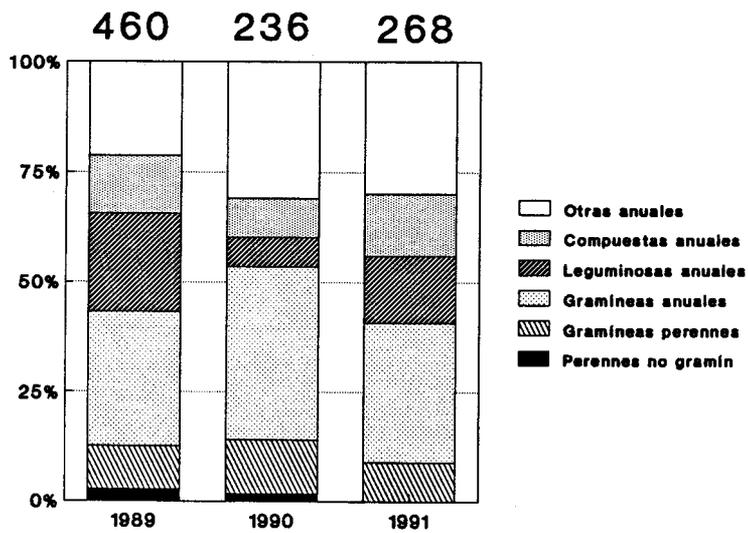


FIGURA 3.14.

Evolución del porcentaje de representación de las distintas *Formas* en los tres años de estudio en el transecto localizado sobre un HOZADERO. Las cifras situadas sobre cada barra representan la cobertura vegetal total estimada para cada año de estudio.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

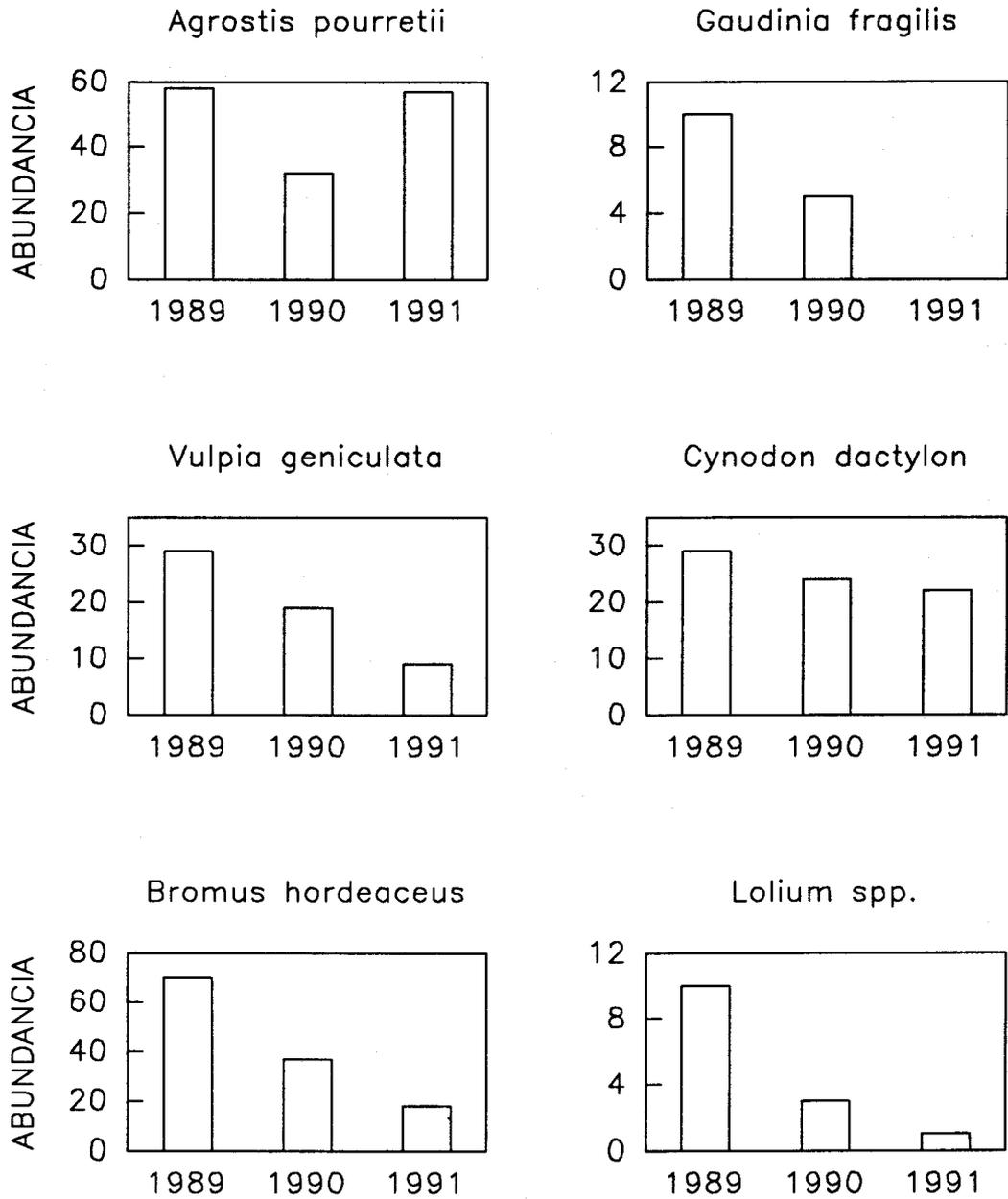


FIGURA 3.15.

Evolución interanual de la abundancia de las especies de gramíneas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre un HOZADERO.

### 3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

---

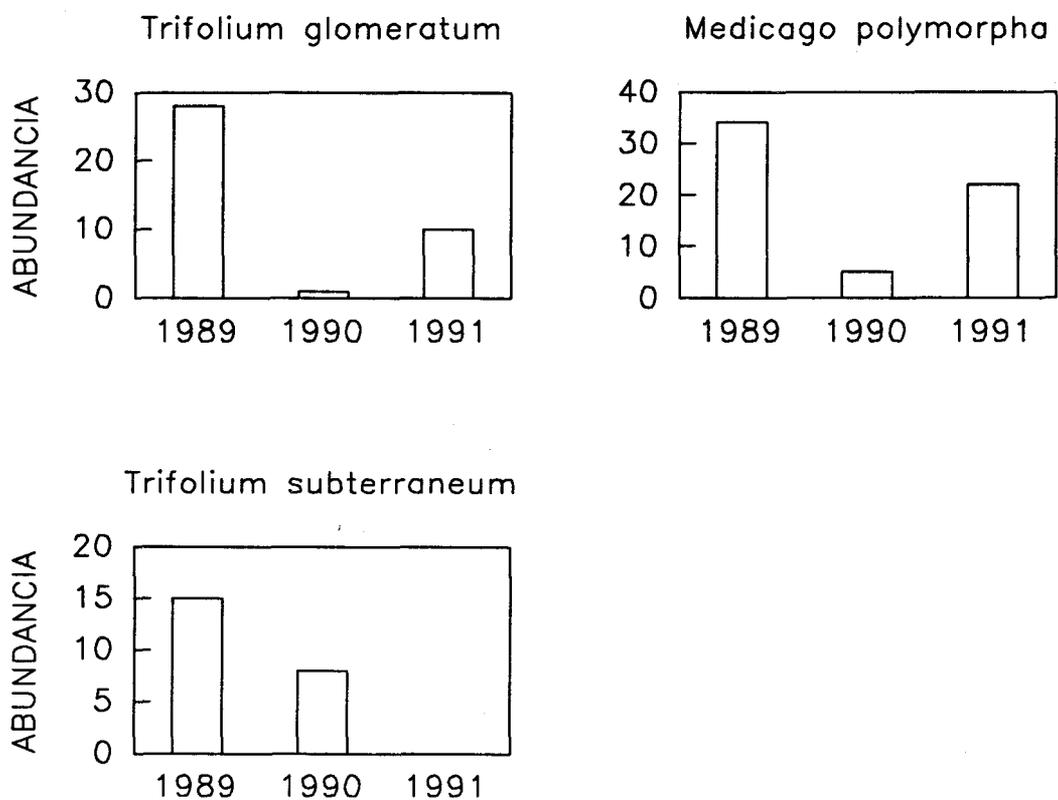


FIGURA 3.16. Evolución interanual de la abundancia de las especies de leguminosas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre un HOZADERO.

### 3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

---

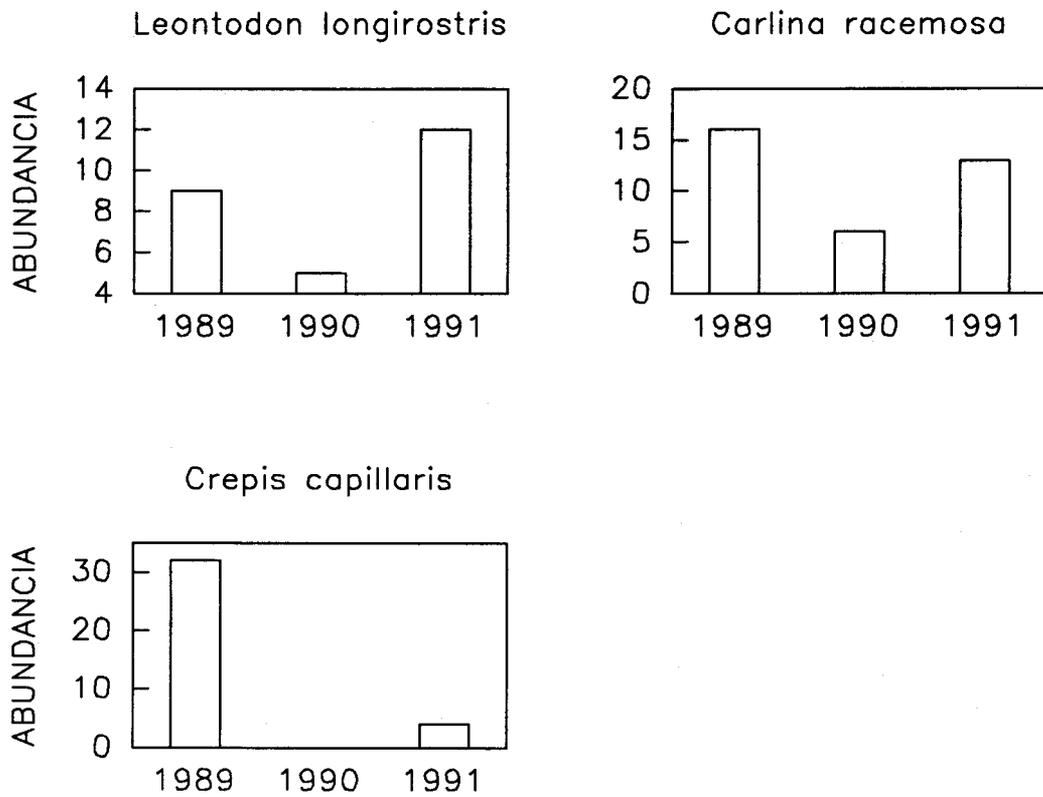


FIGURA 3.17. Evolución interanual de la abundancia de las especies de compuestas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre un HOZADERO.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

---

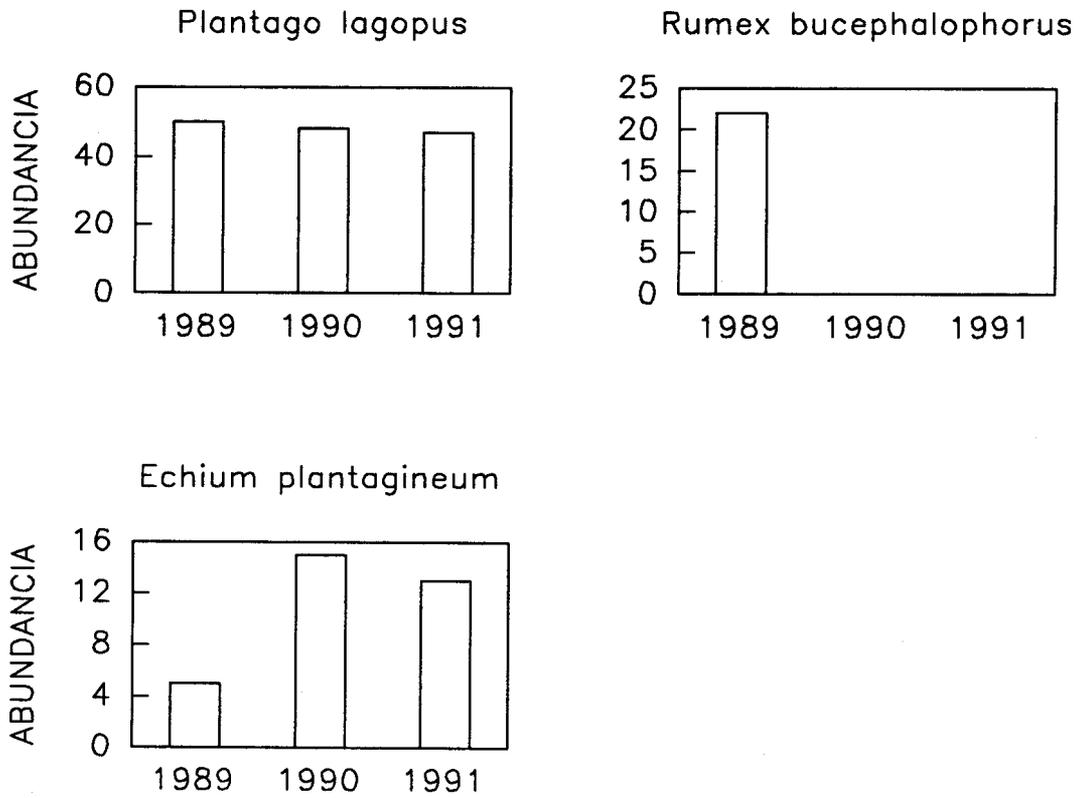


FIGURA 3.18. Evolución interanual de la abundancia de las especies anuales pertenecientes a otras familias más abundantes registradas en el transecto localizado sobre un HOZADERO.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

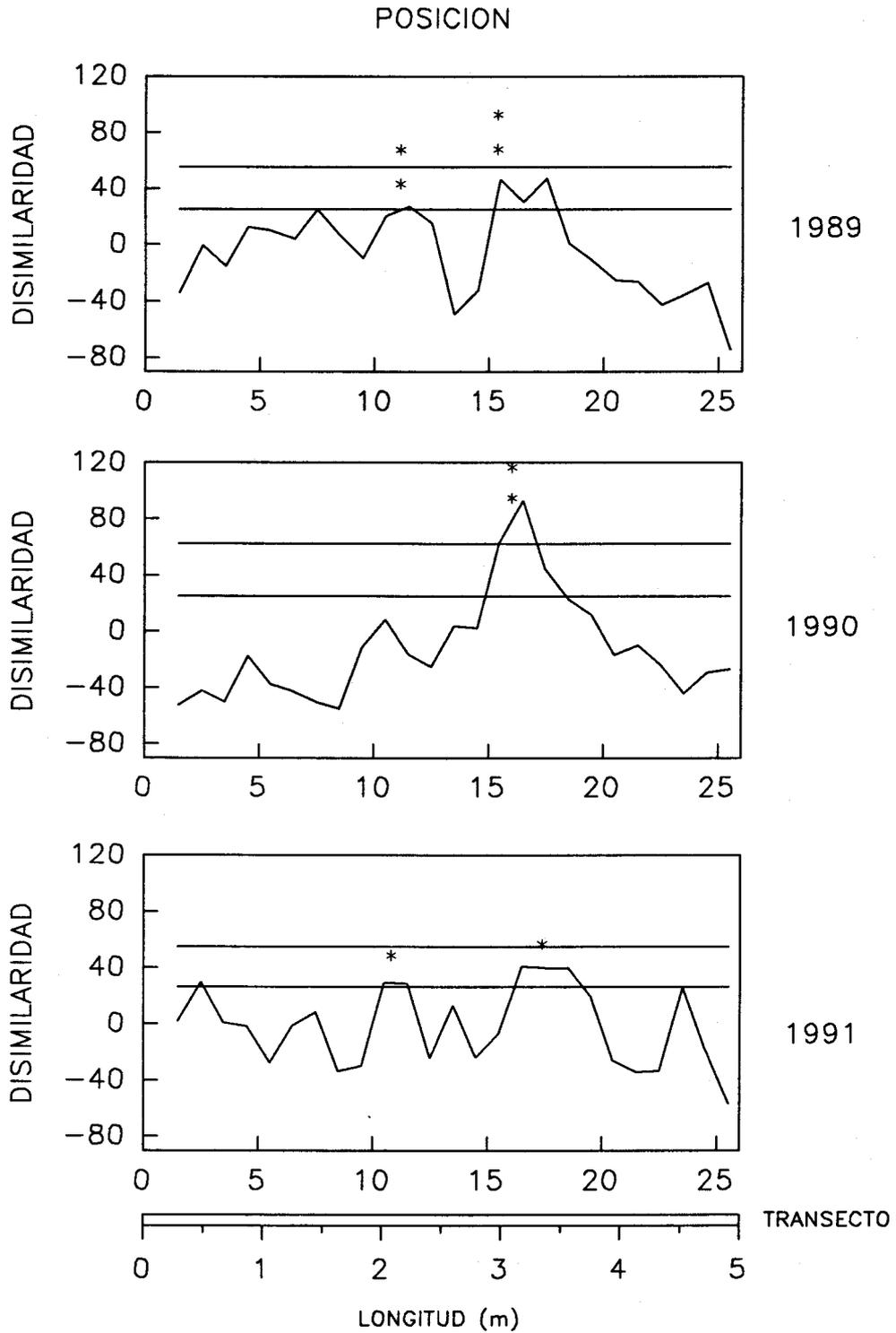


FIGURA 3.19.

Perfiles de disimilitud global correspondientes al transecto localizado sobre un HOZADERO, para los tres años estudiados. Las líneas horizontales representan, en cada caso, la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilitud. Se han señalado las posiciones significativas (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ ).

### 3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

---

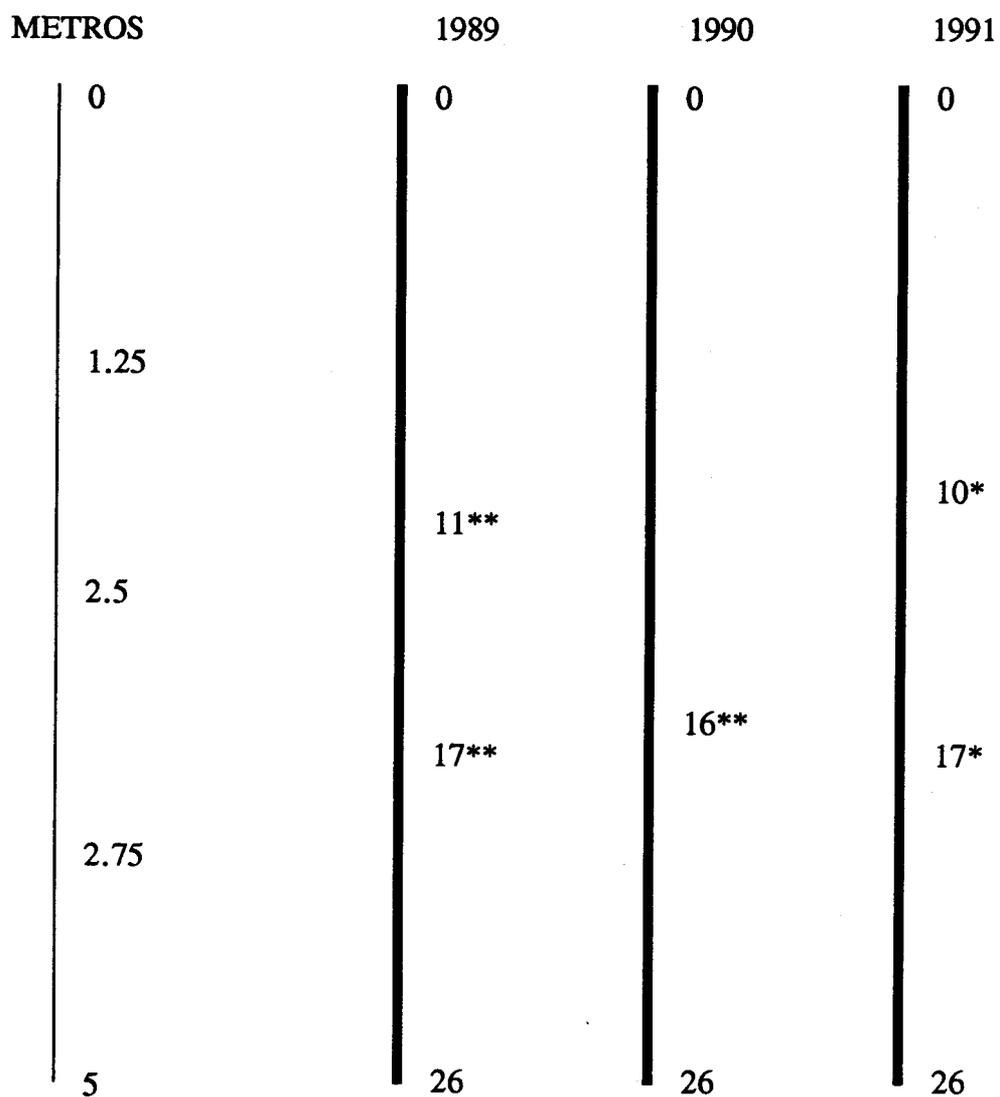


FIGURA 3.20.

Posiciones significativas en cada uno de los años de estudio para el transecto situado sobre un HOZADERO. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ .

#### IV 2.2.2. CARACTERIZACIÓN DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.

##### IV 2.2.2.1. Composición florística.

Los tests de la G resultaron significativos ( $p < 0.001$ ) para los tres años de estudio. En las Tablas 3.8, 3.9 y 3.10 se recogen los resultados de los tests de Haberman para los tres años. Como en el caso de la encina, pocas especies han mostrado asociaciones positivas o negativas a alguna de las manchas, y pocas muestran resultados consistentes entre años.

Existe una asimetría entre los dos extremos del transecto y que debe ser anterior a la existencia del hozadero. Así, las gramíneas *Cynodon dactylon* y *Vulpia geniculata* son significativamente más abundantes en la tercera mancha del transecto (parcelas 16 a 20) y significativamente escasas en la primera (Tablas 3.8, 3.9 y 3.10). Esto contribuye a que la frontera localizada en la posición 16 resulte significativa para los tres años. En 1989 las manchas de los extremos presentan una distribución por familias similar, sin clara dominancia de ningún grupo (Figura 3.21), aunque con una mayor abundancia de las gramíneas en la tercera. Sin embargo, en el hueco hozado (parcelas 10 a 17) las leguminosas y las compuestas son muy escasas, dominando las gramíneas y otras familias. En este año al hueco hozado se asocian positivamente 6 especies. Se trata de especies poco frecuentes en el total del transecto, como *Molineriella minuta*, *Chamaemelum mixtum*, *Spergularia rubra*, *Anagallis arvensis*, *Juncus bufonius* y *Lythrum* sp., pero que están presentes en el banco de semillas (Roldán et al. 1991). El número de especies asociadas al hozado disminuye con el tiempo, ya que algunas de ellas desaparecen del pasto (*Molineriella minuta*, *Anagallis arvensis* y *Lythrum* sp.). Sólo *Juncus bufonius* sigue estando asociado en 1991, pues aunque con bajísima frecuencia (2 plantas), sigue apareciendo únicamente en esta parte del transecto. Otras especies invaden el hozado y algunas se hacen muy abundantes, como *Agrostis pourretii* y *Plantago coronopus*, que se asocian positivamente a esta zona en 1991.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

	1-11	12-17	18-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Carlina racemosa</i>			+
<i>Vulpia geniculata</i>	-		+
<i>Cynodon dactylon</i>	-		+
<i>Gaudinia fragilis</i>			-
<i>Agrostis pourretii</i>			
<i>Bromus hordeaceus</i>			
<i>Lolium spp.</i>			
<i>Medicago polymorpha</i>			
<i>Trifolium glomeratum</i>			
<i>Trifolium subterraneum</i>			
<i>Crepis capillaris</i>			
<i>Plantago lagopus</i>			
<i>Rumex bucephalophorus</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Leontodon longirostris</i>	+		
<i>Molineriella minuta</i>		+	
<i>Chamaemelum mixtum</i>		+	
<i>Spergularia rubra</i>		+	
<i>Anagallis arvensis</i>		+	
<i>Juncus bufonius</i>		+	
<i>Lythrum spp.</i>		+	
<i>Hordeum leporinum</i>			
<i>Phalaris aquatica</i>			
<i>Lotus subbiflorus</i>			
<i>Lotus connibricensis</i>			
<i>Trifolium boconei</i>			
<i>Trifolium cernuum</i>			
<i>Trifolium campestre</i>			
<i>Trifolium angustifolium</i>			
<i>Trifolium striatum</i>			
<i>Trifolium tomentosum</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Hypochaeris glabra</i>			
<i>Galium parisiense</i>			
<i>Silene gallica</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			
<i>Geranium dissectum</i>			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>			
<i>Rumex pulcher</i>			

TABLA 3.8. Resultados de los tests de la G y Haberman correspondientes a 1989 para el transecto localizado sobre el HOZADERO. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

	1-16	17-26
<b>ABUNDANTES</b>		
<i>Plantago lagopus</i>	+	-
<i>Vulpia geniculata</i>	-	+
<i>Cynodon dactylon</i>	-	+
<i>Bromus hordeaceus</i>		
<i>Agrostis pourretii</i>		
<i>Echium plantagineum</i>		
<b>RARAS</b>		
<i>Plantago coronopus</i>	+	-
<i>Gaudinia fragilis</i>		
<i>Lolium spp.</i>		
<i>Phalaris aquatica</i>		
<i>Trifolium glomeratum</i>		
<i>Trifolium subterraneum</i>		
<i>Trifolium tomentosum</i>		
<i>Medicago polymorpha</i>		
<i>Leontodon longirostris</i>		
<i>Chamaemelum fuscatum</i>		
<i>Chamaemelum mixtum</i>		
<i>Carlina racemosa</i>		
<i>Spergularia rubra</i>		
<i>Cerastium glomeratum</i>		
<i>Rumex pulcher</i>		
<i>Lythrum spp.</i>		

TABLA 3.9. Resultados de los tests de la G y Haberman correspondientes a 1990 para el transecto localizado sobre el HOZADERO. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

	1-10	11-17	18-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Medicago polymorpha</i>	+		
<i>Agrostis pourretii</i>		+	
<i>Bromus hordeaceus</i>			+
<i>Cynodon dactylon</i>	-		+
<i>Trifolium glomeratum</i>			
<i>Leontodon longirostris</i>			
<i>Carlina racemosa</i>			
<i>Plantago lagopus</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Plantago coronopus</i>		+	
<i>Juncus bufonius</i>		+	
<i>Vulpia geniculata</i>			
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>			
<i>Phalaris aquatica</i>			
<i>Lolium spp.</i>			
<i>Trifolium campestre</i>			
<i>Trifolium cherlerii</i>			
<i>Trifolium tomentosum</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Trifolium boconei</i>			
<i>Lotus subbiflorus</i>			
<i>Tolpis barbata</i>			
<i>Crepis capillaris</i>			
<i>Chamaemelum fuscatum</i>			
<i>Chamaemelum mixtum</i>			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>			
<i>Spergularia rubra</i>			
<i>Silene gallica</i>			
<i>Diploaxis catholica</i>			

TABLA 3.10. Resultados des los tests de la G y Haberman correspondientes a 1990 para el transecto localizado sobre el HOZADERO. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

### 3. Organización del pasto: transecto del hozadero.

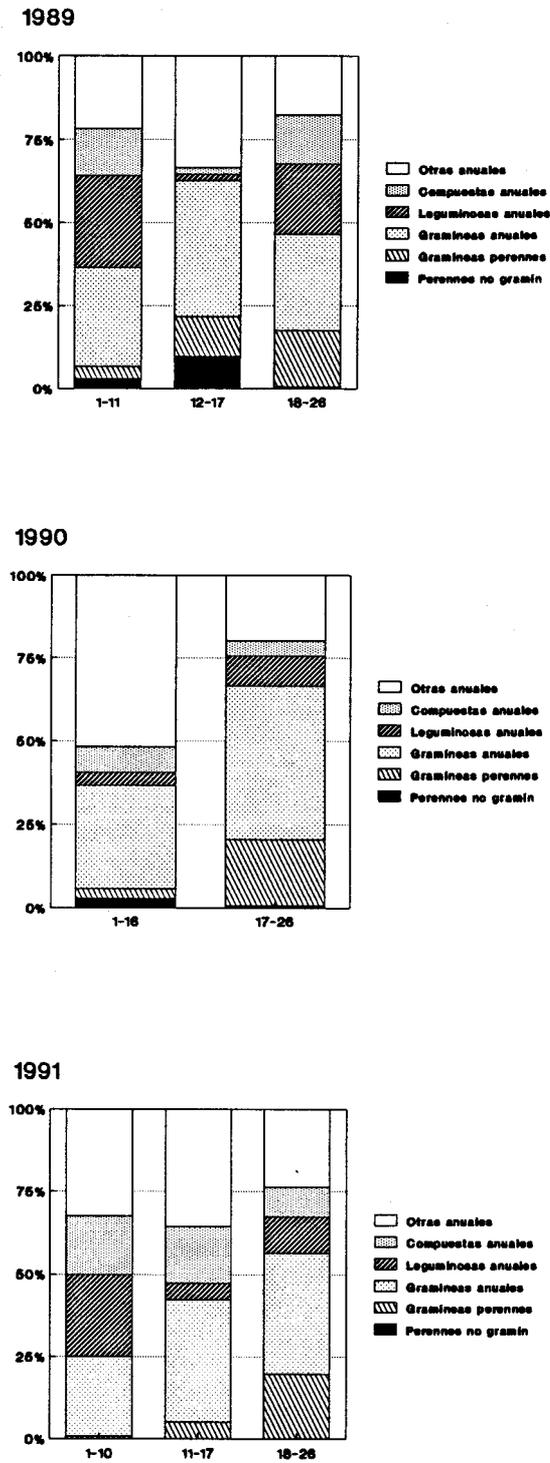


FIGURA 3.21.

Comparación de la abundancia relativa de cada *Forma* en las manchas de vegetación detectadas en los tres años de estudio para el transecto localizado bajo sobre un HOZADERO.

IV 2.2.2.2. *Diversidad.*

La diversidad media por cuadro de 20x20 cm ha sufrido fuertes cambios interanuales, pero la zona perturbada (parcelas 10 a 17) ha presentado siempre los valores más bajos (Tabla 3.11). Tres años después de la perturbación la diversidad sigue siendo más baja que en las zonas adyacentes.

Posición	1-11	12-17	18-26	<b>1989</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	3.26	2.18	3.30	
Posición	1-16	17-26		<b>1990</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	1.91	2.68		
Posición	1-10	11-17	18-26	<b>1991</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.59	2.00	2.52	

TABLA 3.11. Diversidad media por cuadro de 20x20 cm en las manchas de vegetación detectadas en el transecto localizado sobre un HOZADERO, para los tres años de estudio.

### IV 3. PERTURBACIONES LOCALIZADAS: TRANSECTO DEL QUEMADO.

#### IV 3.1. Cambios temporales en la vegetación.

En el APÉNDICE VIII se recogen las 45 especies aparecidas en este transecto en los tres años de estudio. Al igual que en los transectos localizados bajo la encina y en el hozadero, el número total de especies registradas ha variado mucho entre años (Tabla 3.12). El número más alto de especies se registró en 1989 y el más bajo en 1990. Sin embargo, en 1991 apenas se recuperó el número de especies. La diversidad total del transecto y la media por cuadro de 20x20 cm siguen las mismas tendencias (Tabla 3.12).

	1989	1990	1991
Número de especies registradas	41	28	29
Diversidad total	4.65	4.23	4.09
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	3.43	2.75	2.78

TABLA 3.12. Número de especies y diversidad para los tres años estudiados en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

La abundancia total de la vegetación en este transecto (parte superior de la Figura 3.22) sufre cambios similares a los descritos para el transecto de la encina.

También la abundancia de las *Formas* (Figura 3.22) y de las especies (Figuras 3.23 a 3.26) han sufrido oscilaciones. Al igual que en los dos transectos estudiados anteriormente, las gramíneas tienden a disminuir en el tiempo (Figura 3.23), y las leguminosas (excepto *Trifolium subterraneum*) disminuyen en abundancia en 1990, volviendo a recuperarse en 1991 (Figura 3.24). Las especies de compuestas (Figura 3.25) y de otras familias (Figura 3.26) muestran patrones de cambio heterogéneos

y en conjunto tienden a aumentar en el tiempo.

#### **IV 3.2. Organización espacial del pasto.**

##### **IV 3.2.1. DETECCIÓN Y DINÁMICA DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.**

En la Figura 3.27 se han representado los Espectros de Disimilaridad correspondientes a la zona quemada (en el APÉNDICE X se recogen los perfiles de disimilaridad para los distintos tamaños de ventana), para los tres años de estudio; en la Figura 3.28 se resumen los resultados de los tests de significación MRPP, presentando únicamente las posiciones que resultaron significativas.

Ninguna de las fronteras detectadas ha resultado altamente significativa (99.9%). La posición 10 determina el límite de la zona quemada, es decir, entre las posiciones 1 y 10 la vegetación fue quemada y entre las posiciones 11 y 26, no lo fue. Vemos que sólo el primer año de estudio se localiza una frontera significativa en esta posición. En los dos años posteriores sólo se detecta una frontera en la posición 14. También la frontera localizada alrededor de la posición 20 pierde su significación a lo largo del tiempo. Aparentemente el quemado no produjo un impacto muy acusado sobre la comunidad y los efectos, que parecen ser ya débiles en la siguiente estación de crecimiento (1989), se desvanecen inmediatamente.

##### **IV 3.2.2. CARACTERIZACIÓN DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.**

###### **IV 3.2.2.1. Composición florística.**

Los tests de la G correspondientes a los tres años resultaron significativos ( $p < 0.001$ ). En las Tablas 3.14, 3.15 y 3.16 se resumen los resultados de los tests de Haberman. Al igual que en los transectos de la encina y el hozadero, pocas especies han mostrado asociaciones significativas a las manchas de vegetación.

### 3. Organización del pasto: transecto del quemado.

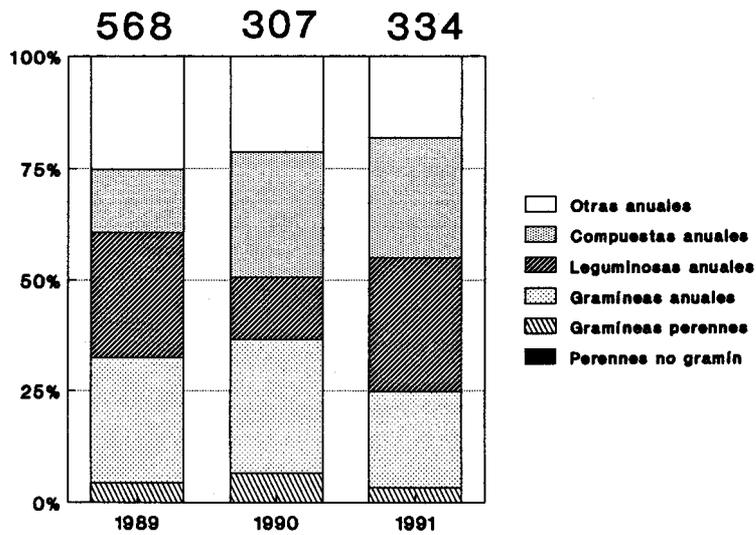


FIGURA 3.22.

Evolución del porcentaje de representación de las distintas *Formas* en los tres años de estudio en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA. Las cifras situadas sobre cada barra representan la cobertura vegetal total estimada para cada año de estudio.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

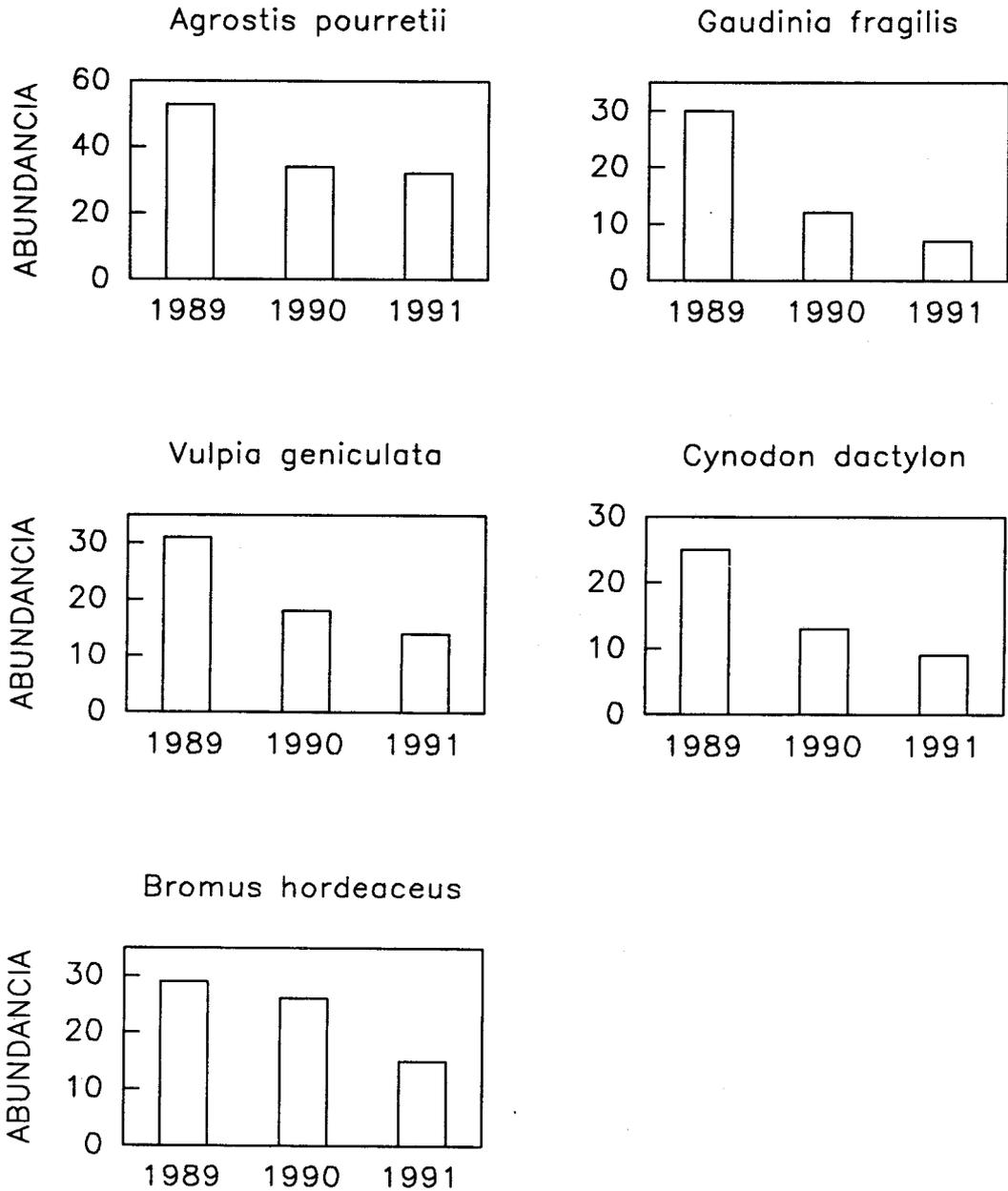


FIGURA 3.23. Evolución interanual de la abundancia de las especies de gramíneas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

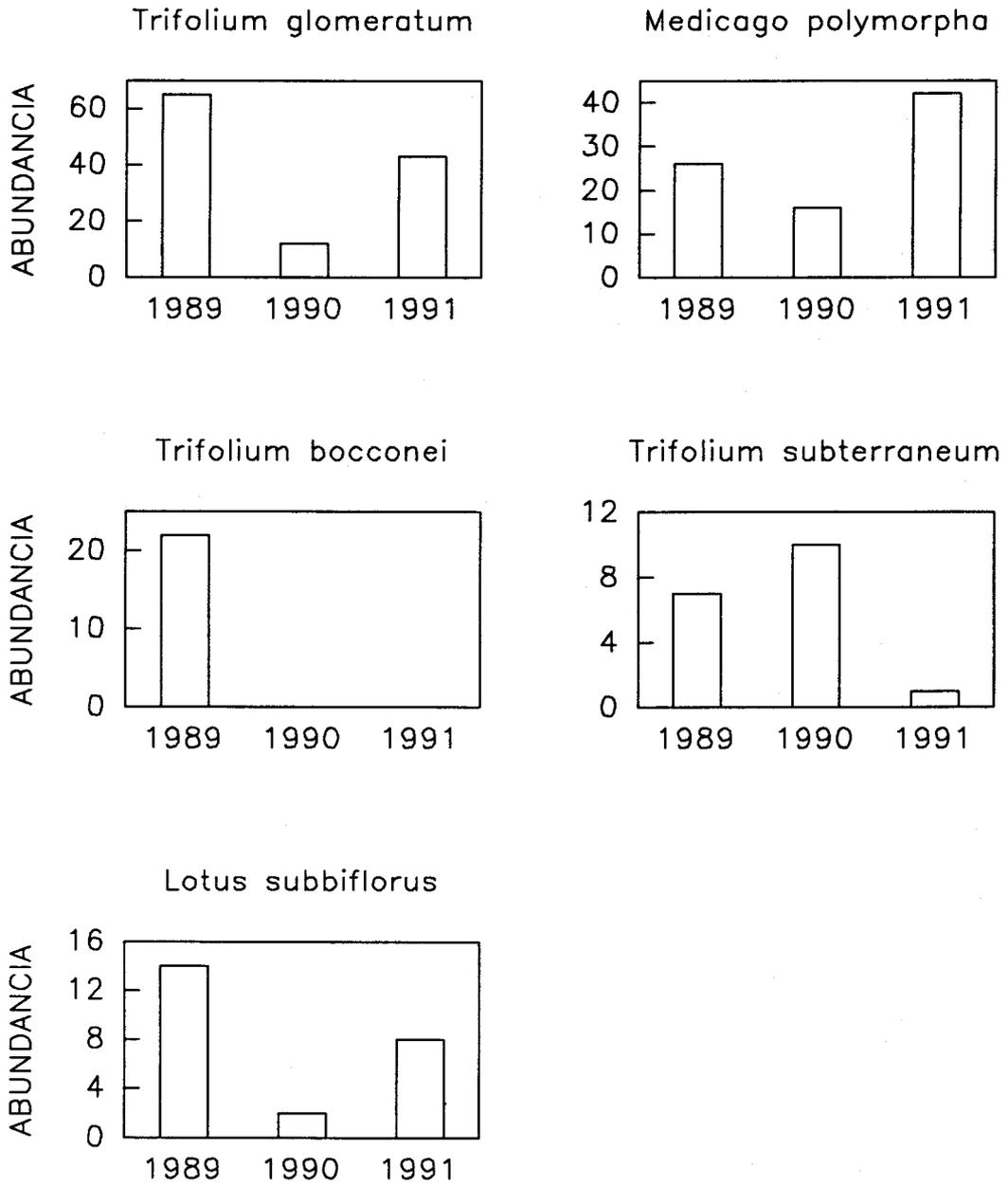


FIGURA 3.24. Evolución interanual de la abundancia de las especies de leguminosas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

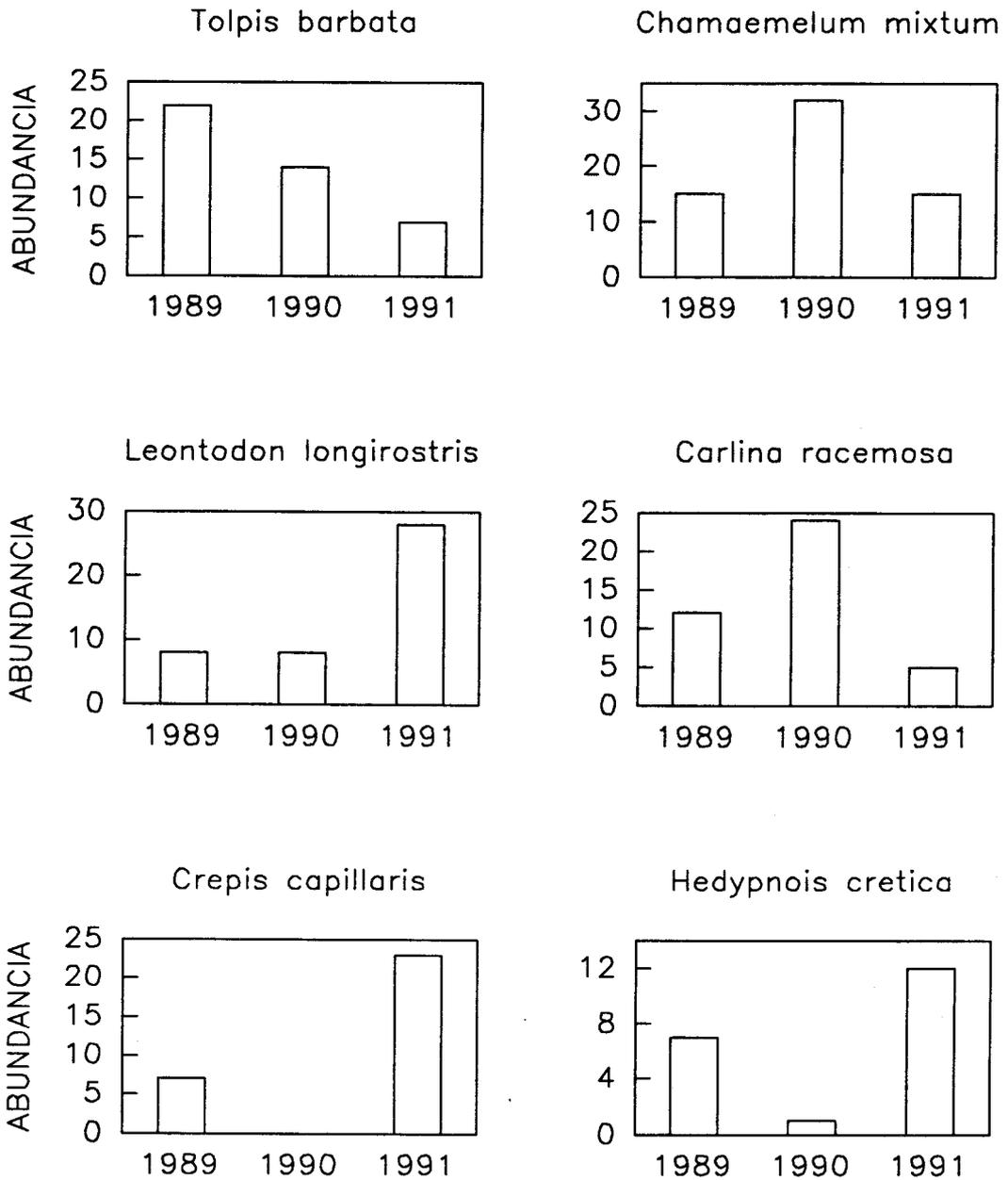


FIGURA 3.25. Evolución interanual de la abundancia de las especies de compuestas más abundantes registradas en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

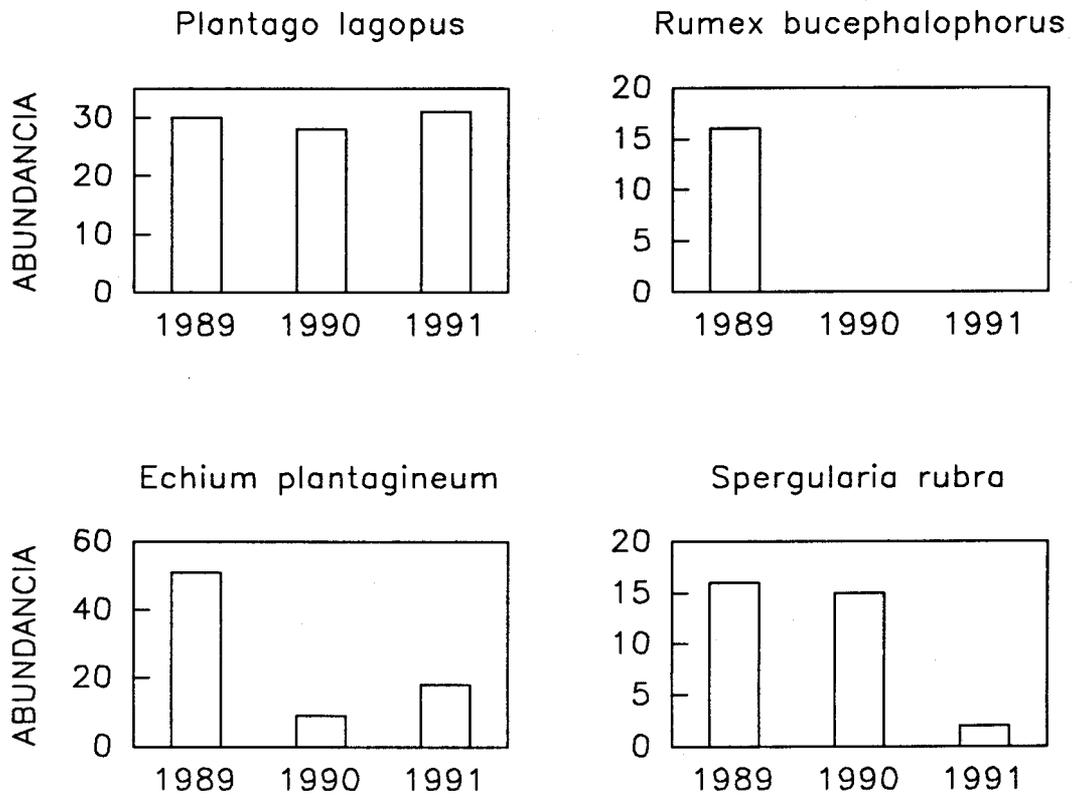


FIGURA 3.26. Evolución interanual de la abundancia de las especies anuales pertenecientes a otras familias más abundantes registradas en el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

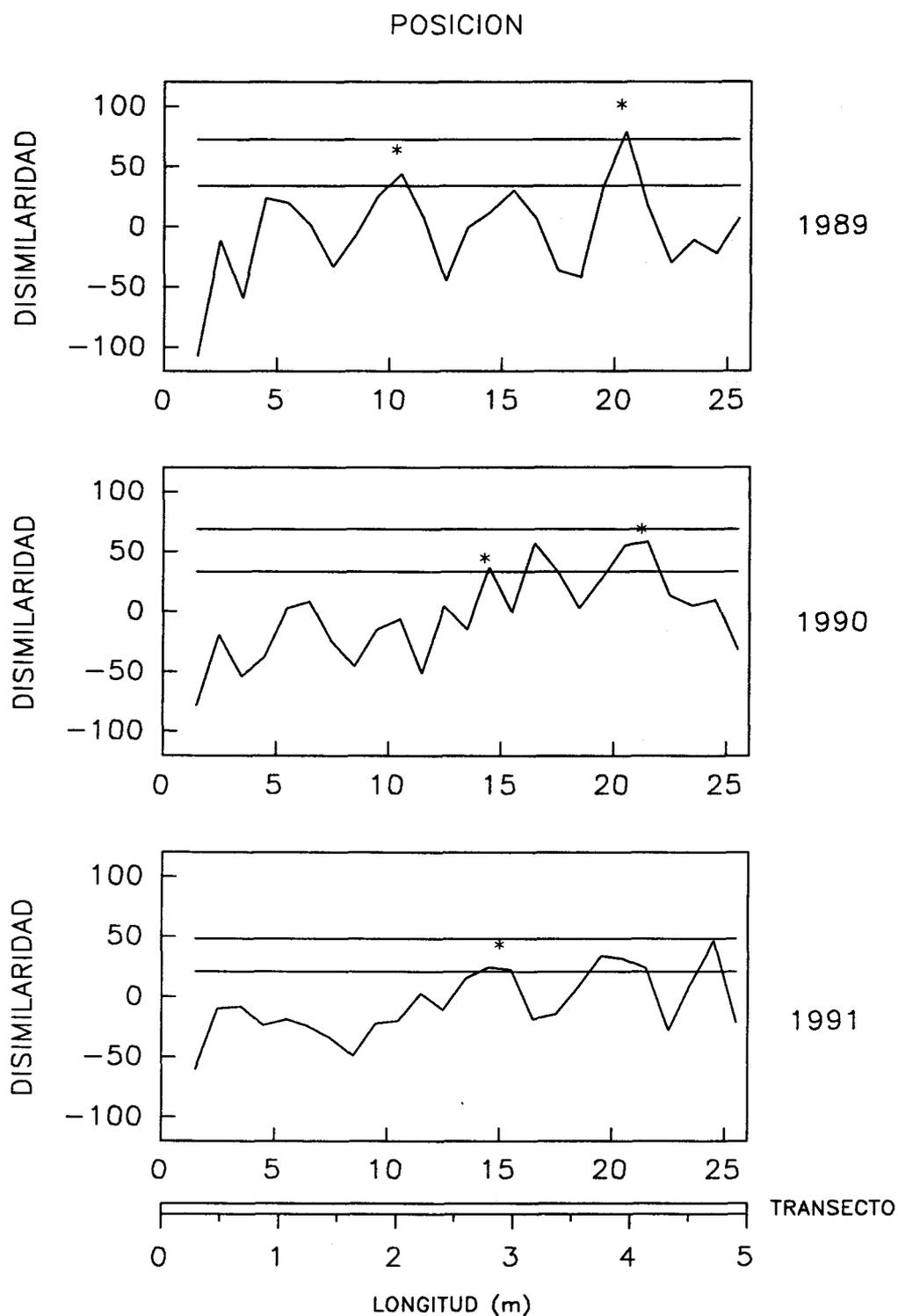


FIGURA 3.27.

Perfiles de disimilaridad global correspondientes al transecto localizado sobre la zona QUEMADA, para los tres años estudiados. Las líneas horizontales representan, en cada caso, la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad. Se han señalado las posiciones significativas (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ ).

### 3. Organización del pasto: transecto del quemado.

---

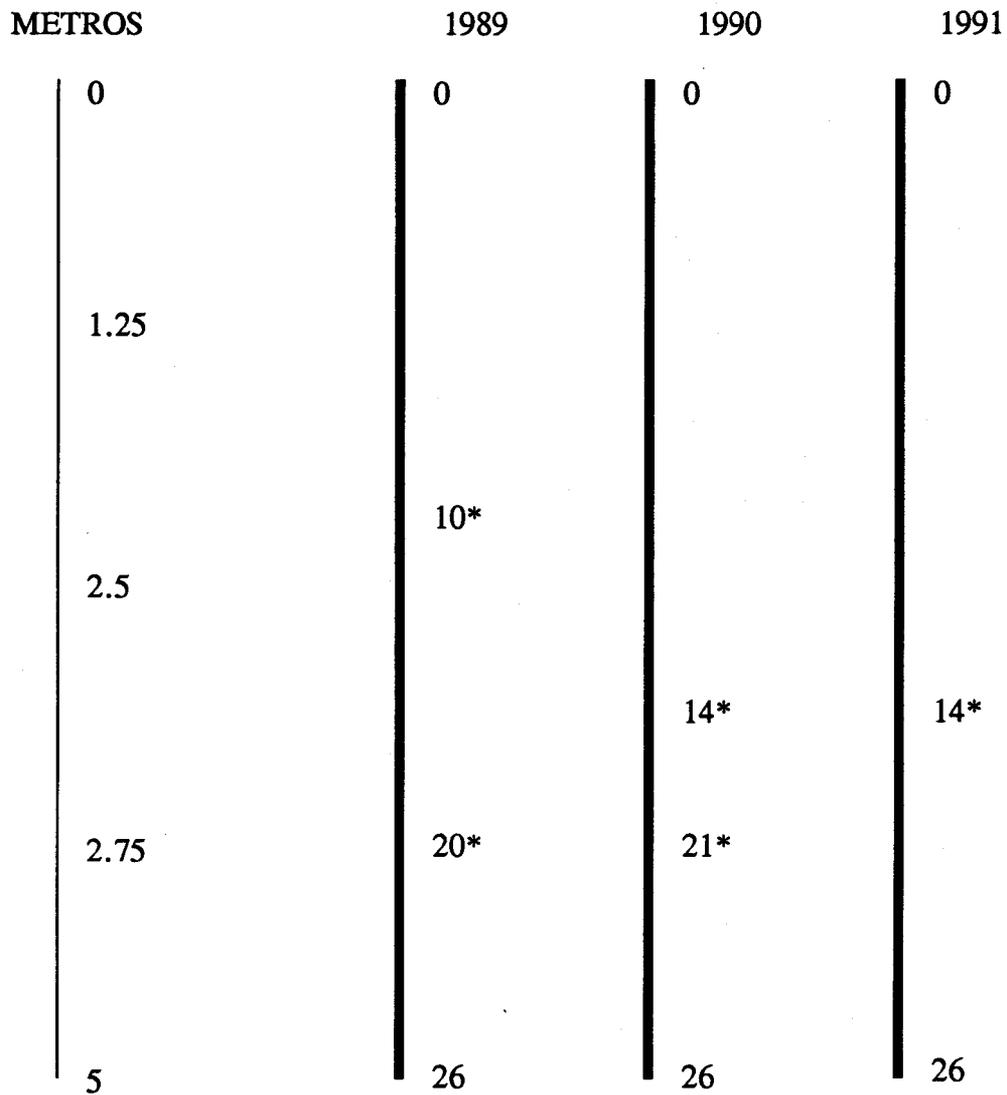


FIGURA 3.28. Posiciones significativas en cada uno de los años de estudio para el transecto situado sobre la zona QUEMADA. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ .

### 3. Organización del pasto: transecto del quemado.

Durante el primer año se asociaron a la zona quemada *Medicago Polymorpha*, *Chamaemelum mixtum*, *Spergularia rubra*, *Vulpia myuros* y *Diptotaxis catholica*. En años sucesivos el número de especies asociadas a la primera mancha del transecto (que incluye el área quemada) disminuyó, y en 1991 sólo *Medicago Polymorpha* sigue presentando asociación positiva a esta zona. Por grupos (Figura 3.29), las leguminosas eran mucho más abundantes en el área quemada que en el resto en el primer año de estudio, probablemente porque el fuego quemó la cubierta dura de sus semillas, estimulando la germinación (Probert 1992). La única especie que apareció asociada negativamente al área quemada fue *Plantago lagopus*, pero sólo en 1989.

#### IV 3.2.2.2. Diversidad.

El área quemada (parcelas 1 a 10) muestra una diversidad ligeramente más baja que la no perturbada, durante el primer año de estudio (Tabla 3.13). Estas diferencias desaparecen al año siguiente y el último año de estudio, la mancha que incluye el área quemada (parcelas 1 a 14) muestra una diversidad incluso más elevada que el área que no ha sufrido alteraciones.

Posición	1-10	11-20	21-26	<b>1989</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	3.24	3.60	3.46	
Posición	1-14	15-21	22-26	<b>1990</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.67	3.03	2.63	
Posición	1-14	15-26		<b>1991</b>
Diversidad media por cuadro de 20x20 cm	2.82	2.74		

TABLA 3.13. Diversidad media por cuadro de 20x20 cm en las manchas de vegetación detectadas en el transecto localizado sobre una zona QUEMADA, para los tres años de estudio.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

	1-10	11-20	21-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Medicago polymorpha</i>	+		
<i>Chamaemelum mixtum</i>	+		
<i>Spergularia rubra</i>	+		
<i>Tolpis barbata</i>		+	
<i>Plantago lagopus</i>	-	+	
<i>Gaudinia fragilis</i>			+
<i>Lotus subbiflorus</i>		-	
<i>Agrostis pourretii</i>			
<i>Vulpia geniculata</i>			
<i>Bromus hordeaceus</i>			
<i>Cynodon dactylon</i>			
<i>Trifolium glomeratum</i>			
<i>Trifolium boconei</i>			
<i>Carlina racemosa</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			
<i>Rumex bucephalophorus</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Vulpia myuros</i>	+		
<i>Diptotaxis catholica</i>	+		
<i>Aegilops neglecta</i>		+	
<i>Silene gallica</i>			+
<i>Molineriella minuta</i>			
<i>Avena barbata</i>			
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>			
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>			
<i>Lotus connibricensis</i>			
<i>Trifolium cherleri</i>			
<i>Trifolium subterraneum</i>			
<i>Trifolium campestre</i>			
<i>Trifolium tomentosum</i>			
<i>Trifolium striatum</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Ornithopus compressus</i>			
<i>Logfia gallica</i>			
<i>Crepis capillaris</i>			
<i>Leontodon longirostris</i>			
<i>Hedypnois cretica</i>			
<i>Erodium cicutarium</i>			
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>			
<i>Cerastium glomeratum</i>			
<i>Anagallis arvensis</i>			
<i>Euphorbia exigua</i>			

TABLA 3.14. Resultados del test de la G y Haberman correspondientes a 1989 para el transecto localizado sobre una zona QUEMADA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

	1-14	15-21	22-26
<b>ABUNDANTES</b>			
<i>Cynodon dactylon</i>		+	
<i>Carlina racemosa</i>			+
<i>Bromus hordeaceus</i>			
<i>Vulpia geniculata</i>			
<i>Agrostis pourretii</i>			
<i>Gaudinia fragilis</i>			
<i>Medicago polymorpha</i>			
<i>Trifolium subterraneum</i>			
<i>Trifolium glomeratum</i>			
<i>Chamaemelum mixtum</i>			
<i>Tolpis barbata</i>			
<i>Spergularia rubra</i>			
<i>Plantago lagopus</i>			
<b>RARAS</b>			
<i>Vulpia myuros</i>			
<i>Aegilops neglecta</i>			
<i>Lolium spp.</i>			
<i>Lolus subbiflorus</i>			
<i>Trifolium campestre</i>			
<i>Trifolium scabrum</i>			
<i>Chamaemelum fuscatum</i>			
<i>Hypochaeris glabra</i>			
<i>Leontodon longirostris</i>			
<i>Logfia gallica</i>			
<i>Hedypnois cretica</i>			
<i>Echium plantagineum</i>			
<i>Erodium cicutarium</i>			
<i>Erodium ciconium</i>			
<i>Silene gallica</i>			

TABLA 3.15. Resultados del test de la G y Haberman correspondientes a 1990 para el transecto localizado sobre una zona QUEMADA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

3. Organización del pasto: transecto del quemado.

1-14      15-26

ABUNDANTES		
<i>Medicago polymorpha</i>	+	-
<i>Leontodon longirostris</i>	-	+
<i>Hedypnois cretica</i>	-	+
<i>Bromus hordeaceus</i>		
<i>Vulpia geniculata</i>		
<i>Agrostis pourretii</i>		
<i>Trifolium glomeratum</i>		
<i>Crepis capillaris</i>		
<i>Chamaemelum mixtum</i>		
<i>Plantago lagopus</i>		
<i>Echium plantagineum</i>		
RARAS		
<i>Cynodon dactylon</i>	+	-
<i>Tolpis barbata</i>	-	+
<i>Gaudinia fragilis</i>		
<i>Aegilops neglecta</i>		
<i>Lolium spp.</i>		
<i>Ornithopus compressus</i>		
<i>Lotus subbiflorus</i>		
<i>Trifolium glomeratum</i>		
<i>Trifolium scabrum</i>		
<i>Trifolium tomentosum</i>		
<i>Trifolium cherlerii</i>		
<i>Carlina racemosa</i>		
<i>Erodium cicutarium</i>		
<i>Spergularia rubra</i>		
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>		
<i>Silene gallica</i>		
<i>Diploaxis catholica</i>		
<i>Erodium ciconium</i>		

TABLA 3.16. Resultados del test de la G y Haberman correspondientes a 1991 para el transecto localizado sobre una zona QUEMADA. Se han marcado las especies que han mostrado asociaciones significativas ( $p < 0.001$ ). +: asociación positiva; -: asociación negativa.

### 3. Organización del pasto: transecto del quemado.

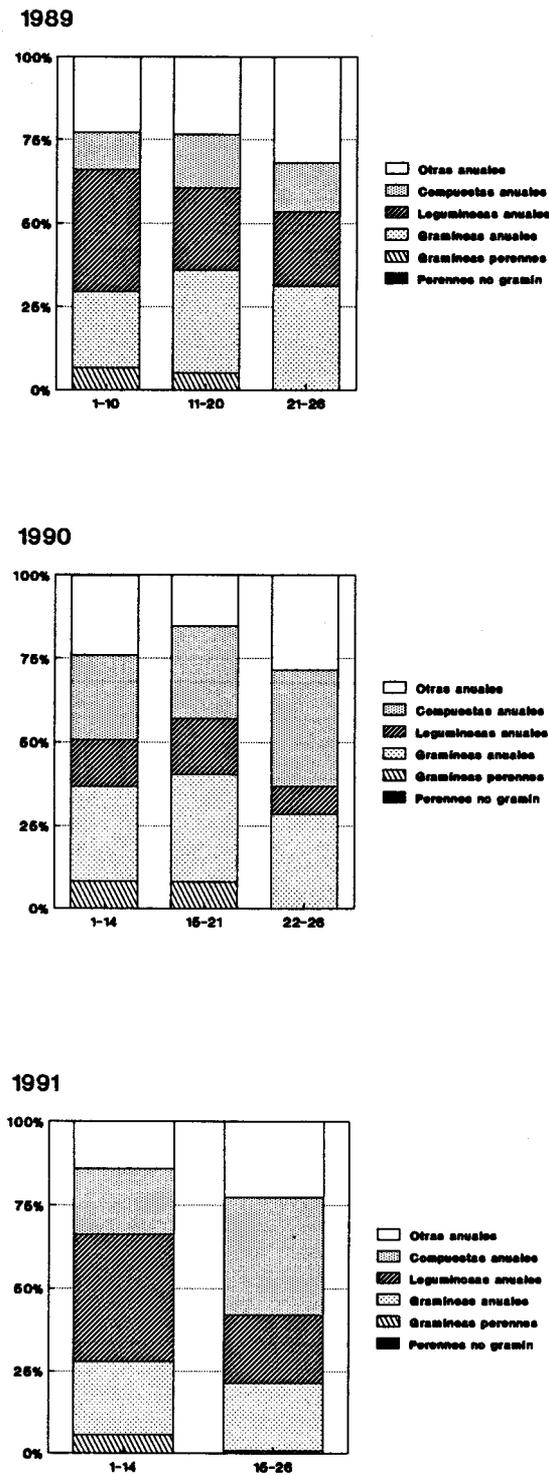


FIGURA 3.29.

Comparación de la abundancia relativa de cada *Forma* en las manchas de vegetación detectadas en los tres años de estudio para el transecto localizado sobre la zona QUEMADA.

#### IV 4. MEDIO HOMOGÉNEO: TRANSECTOS PASTADO Y NO PASTADO.

En el APÉNDICE IX se indican las especies aparecidas en cada uno de los transectos durante los tres años de estudio. En total han aparecido 83 especies, de las cuales 59 son comunes a los dos transectos, 11 son exclusivas del transecto no pastado y 13 son exclusivas del transecto pastado. La semejanza en composición florística entre transectos es, pues, muy alta, ya que las especies exclusivas de alguno de ellos son las menos abundantes.

Con objeto de ver si la frecuencia de las especies era significativamente distinta en ambos transectos se compararon mediante test de la G, analizándose también los residuales con el test de Haberman para averiguar cuáles eran las especies responsables de las diferencias. Para ello, se ha calculado la abundancia de cada especie en cada transecto como la suma de su abundancia en los tres años de estudio. Sólo se han tenido en cuenta las especies abundantes, es decir, aquéllas que al menos durante uno de los años de estudio han alcanzado en alguno de los transectos una abundancia superior al 10% del máximo que podrían haber alcanzado.

Los resultados muestran que la abundancia relativa de las especies fue significativamente diferente en ambos transectos (Tabla 3.17). Seis de las nueve especies de gramíneas anuales incluídas en el análisis fueron significativamente más abundantes en el transecto no pastado que en el pastado. Sólo las gramíneas de floración temprana (*Molineriella minuta* y *Poa annua*) resultaron significativamente más abundantes en el área pastada. Como conjunto, las gramíneas fueron dominantes en el transecto no pastado (Figura 3.30), siendo más abundantes las anuales que las perennes, mientras que en el transecto pastado no llegaron a representar ningún año el 40% de la abundancia total.

Las leguminosas y las compuestas fueron más abundantes en el área pastada que en la protegida. La mitad de las especies de leguminosas detectadas (5) fueron

significativamente más abundantes en el transecto pastado, mientras que tres de ellas resultaron más abundantes en la zona protegida. Por otra parte, cinco de las ocho especies de compuestas detectadas mostraron asociación positiva al transecto pastado.

De las especies de otras familias (12), 6 fueron significativamente más abundantes en el área pastada y 5 en la protegida. En conjunto, resultaron más abundantes en la zona pastada (Figura 3.30).

#### IV 4.1. Cambios temporales en la vegetación.

##### IV 4.1.1. COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.

Al igual que en los otros transectos estudiados, las especies sufrieron variaciones apreciables en la abundancia a lo largo del tiempo (Figuras 3.31 a 3.34), tanto en el área pastada como en la protegida. Las especies de gramíneas, mostraron una tendencia a disminuir en el área pastada y oscilaron en la protegida, con distintos patrones de cambio, según la especie.

No ocurrió igual con las leguminosas, que mostraron las mismas tendencias de cambio temporal en ambos transectos (Figura 3.32). Fueron abundantes en el primer año de estudio, disminuyendo significativamente en el siguiente, para posteriormente aumentar. Este aumento varió entre especies.

Las compuestas siguieron pautas diferentes en el transecto pastado y en el protegido, pues tendieron a aumentar en el primero y a disminuir en el segundo. Estas tendencias se observaron en todas las especies de esta familia (Figura 3.33). Las especies de otras familias tendieron a aumentar en el área pastada y a mantenerse con la misma frecuencia relativa en la protegida (Figura 3.30). Si se examinan las especies por separado (Figura 3.34) se observa que no siguieron una pauta definida en el área pastada: algunas aumentaron (*Cerastium glomeratum*,

*Diploaxis catholica* y *Erodium cicutarium*), mientras que otras no sufrieron cambios apreciables (*Plantago lagopus*, *Echium plantagineum* y *Polycarpon tetraphyllum*).

IV 4.1.2. DIVERSIDAD Y DOMINANCIAS.

En la Tabla 3.18 se muestran los valores de diversidad y de dominancia de cada transecto durante los tres años de estudio. No se apreciaron diferencias importantes en cuanto a diversidad total ni en cuanto a dominancia entre transectos ni entre años, aunque se existe una tendencia a la disminución de la diversidad y al aumento de la Dominancia en el transecto no pastado y una tendencia contraria en el transecto pastado.

	DIVERSIDAD		DOMINANCIAS $C = \sum(p_i/N)^2$	
	PASTADO	NO PASTADO	PASTADO	NO PASTADO
1989	4.396	4.572	0.071	0.061
1990	4.569	4.352	0.069	0.071
1991	4.697	4.367	0.052	0.080

TABLA 3.18. Valores de diversidad y Dominancia correspondientes a los dos transectos para los tres años de estudio. Para los cálculos, la abundancia de cada especie en cada transecto y año de estudio se ha calculado como la suma de su abundancia en todos los cuadros del transecto.

Lo mismo se observa al examinar las curvas DOMINANCIAS/DIVERSIDAD de ambos transectos. En el no pastado (Figura 3.35 b) hay una tendencia al aumento de la dominancia en el tiempo, que se manifiesta como un progresivo aumento de la pendiente en la primera parte de la curva, mientras que en el transecto pastado (Figura 3.35 a) no existe ninguna tendencia clara de variación.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

---

**TABLA 3.17.** Resultados del test de la G y Haberman en el que se compara la abundancia de las especies más abundantes en los dos transectos. Para los cálculos se ha sumado la abundancia de cada especie en cada transecto durante los tres años de estudio. + : asociación positiva; - : asociación negativa ( $p < 0.001$ ).

	<b>PASTADO</b>	<b>NO PASTADO</b>
<b>GRAMÍNEAS ANUALES</b>		
<i>Bromus hordeaceus</i>		
<i>Vulpia geniculata</i>	-	+
<i>Vulpia myuros</i>	-	+
<i>Agrostis pourretii</i>	-	+
<i>Gaudinia fragilis</i>	-	+
<i>Avena barbata</i>	-	+
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	-	+
<i>Molinierella minuta</i>	+	-
<i>Poa annua</i>	+	-
<b>GRAMÍNEAS PERENNES</b>		
<i>Cynodon dactylon</i>	-	+
<i>Lolium spp.</i>		
<i>Phalaris aquatica</i>	+	-
<b>LEGUMINOSAS ANUALES</b>		
<i>Trifolium glomeratum</i>	+	-
<i>Trifolium campestre</i>		
<i>Trifolium bocconeii</i>		
<i>Trifolium arvense</i>	-	+
<i>Trifolium subterraneum</i>	+	-
<i>Trifolium striatum</i>	+	-
<i>Trifolium tomentosum</i>	+	-
<i>Medicago polymorpha</i>	+	-
<i>Lotus subbiflorus</i>	-	+
<i>Ornithopus compressus</i>	-	+
<b>COMPUESTAS ANUALES</b>		
<i>Tolpis barbata</i>	-	+
<i>Crepis capillaris</i>	+	-
<i>Leontodon longirostris</i>	-	+
<i>Chamaemelum mixtum</i>	+	-
<i>Hedypnois cretica</i>	+	-
<i>Carlina racemosa</i>	+	-
<b>ANUALES DE OTRAS FAM.</b>		
<i>Echium plantagineum</i>		
<i>Silene gallica</i>	+	-
<i>Euphorbia exigua</i>	-	+
<i>Rumex bucephalophorus</i>	-	+
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	+	-
<i>Cerastium glomeratum</i>	+	-
<i>Erodium cicutarium</i>	+	-
<i>Geranium dissectum</i>	-	+
<i>Ranunculus paludosus</i>	-	+
<i>Plantago lagopus</i>	+	-
<i>Diplotaxis catholica</i>	+	-
<i>Galium parisiense</i>	-	+
<b>OTRAS PERENNES</b>		
<i>Leontodon tuberosus</i>		

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

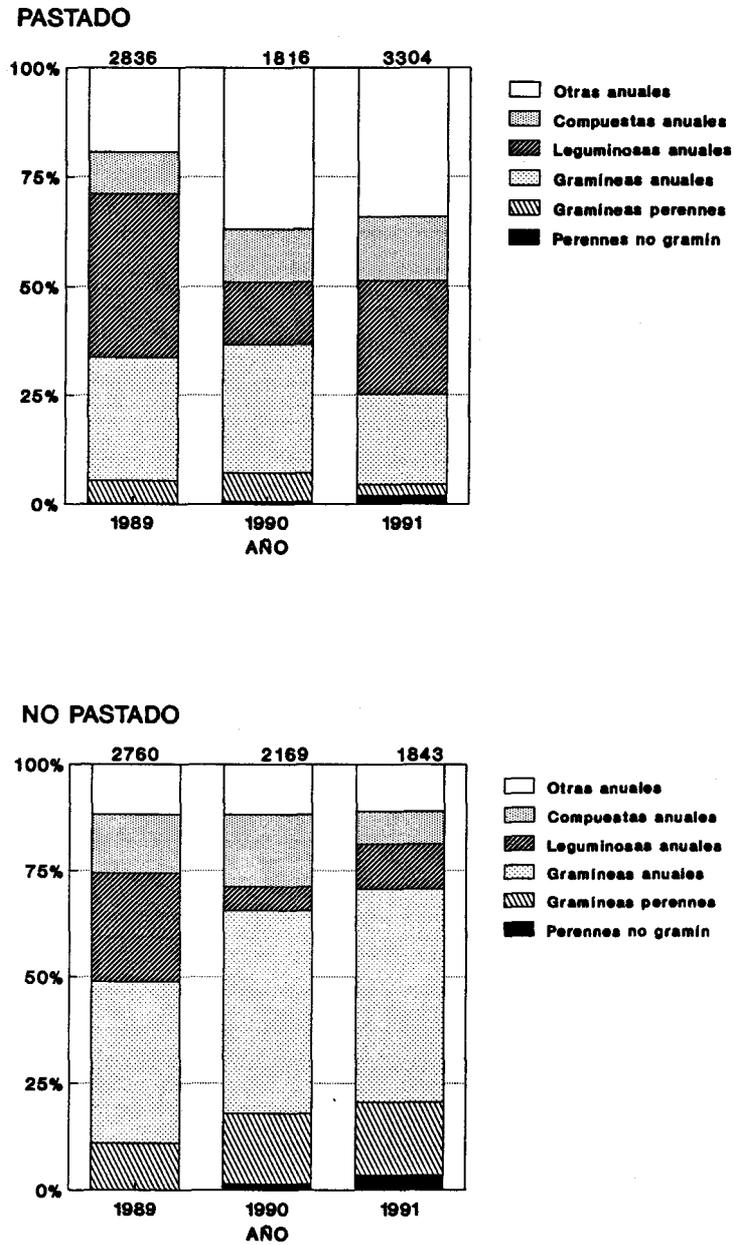
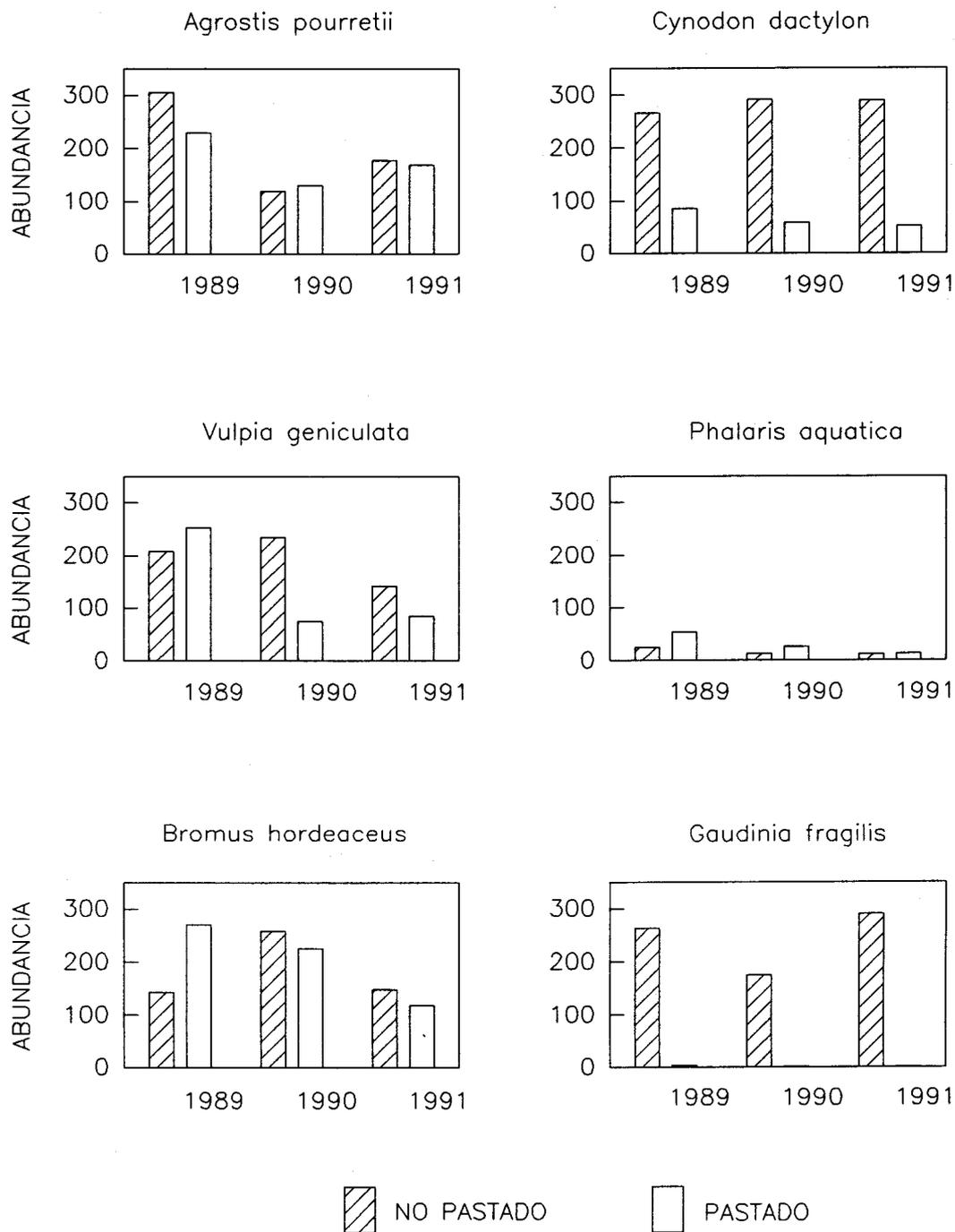


FIGURA 3.30.

Evolución del porcentaje de representación de las distintas *Formas* en los tres años de estudio en los transectos PASTADO y NO PASTADO. Las cifras situadas sobre cada barra representan la cobertura vegetal total estimada para cada año de estudio.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.



**FIGURA 3.31.** Evolución interanual de la abundancia de las especies de gramíneas más abundantes registradas en los transectos PASTADO y NO PASTADO.

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

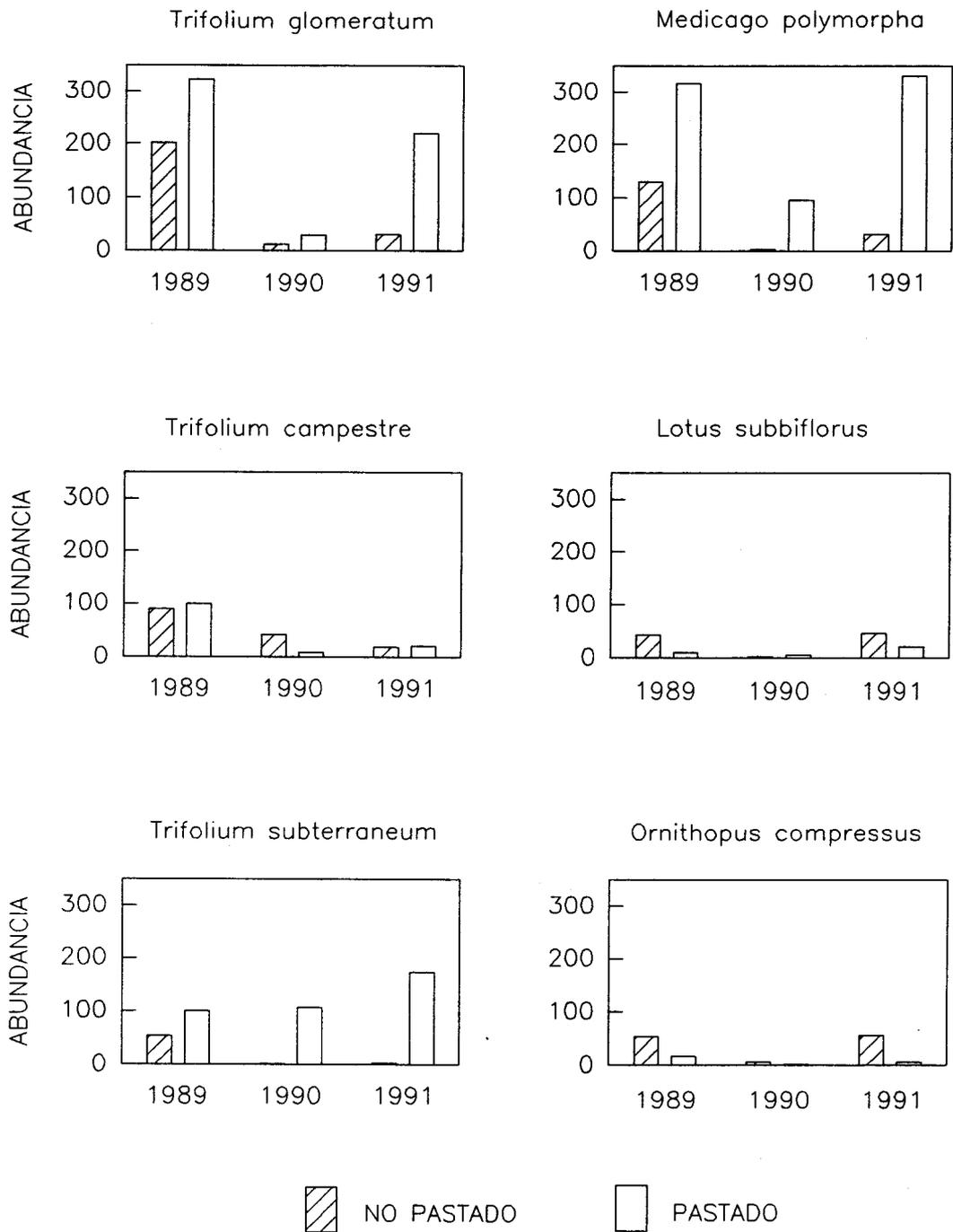


FIGURA 3.32. Evolución interanual de la abundancia de las especies de leguminosas más abundantes registradas en los transectos PASTADO y NO PASTADO.

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

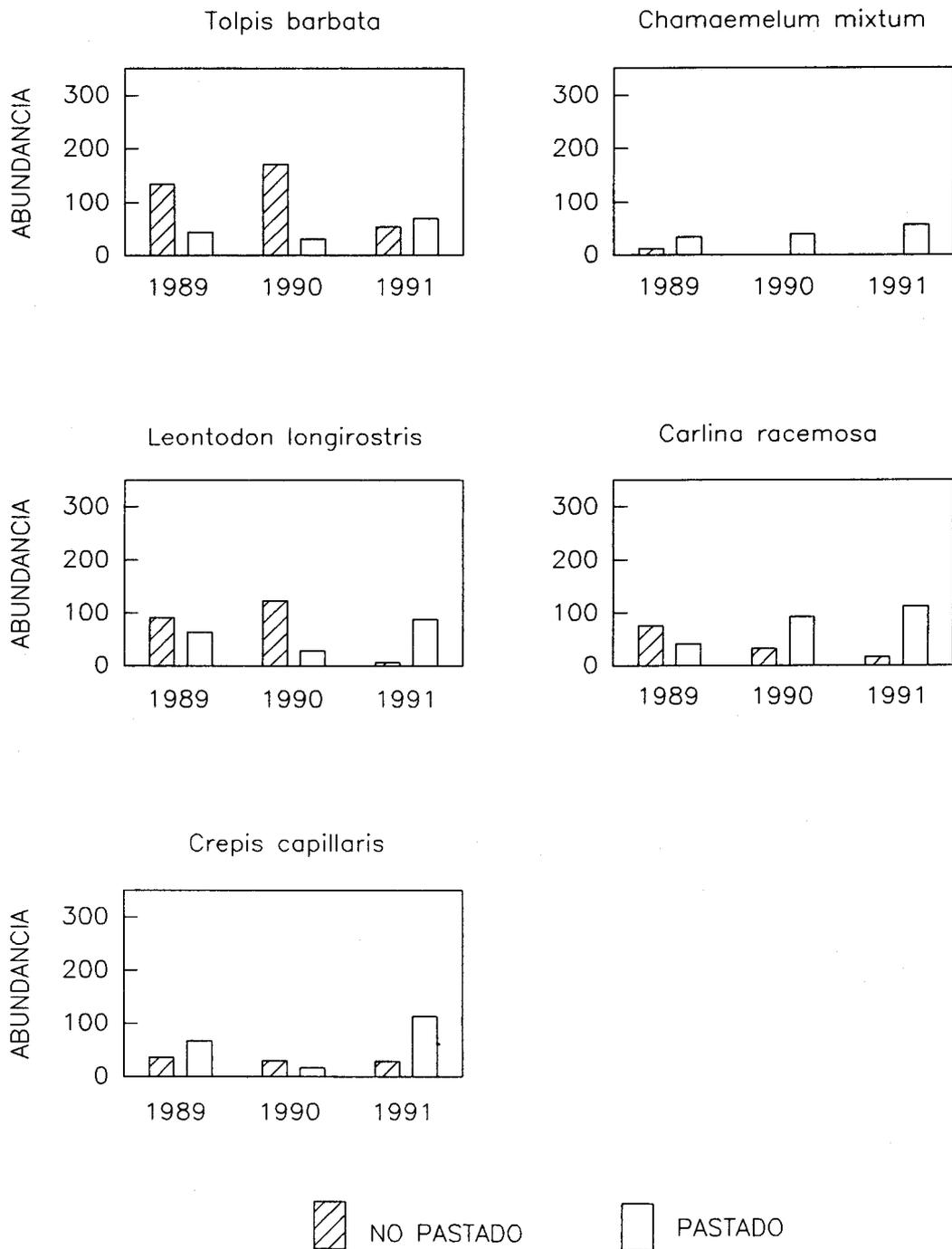


FIGURA 3.33. Evolución interanual de la abundancia de las especies de compuestas más abundantes registradas en los transectos PASTADO y NO PASTADO.

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

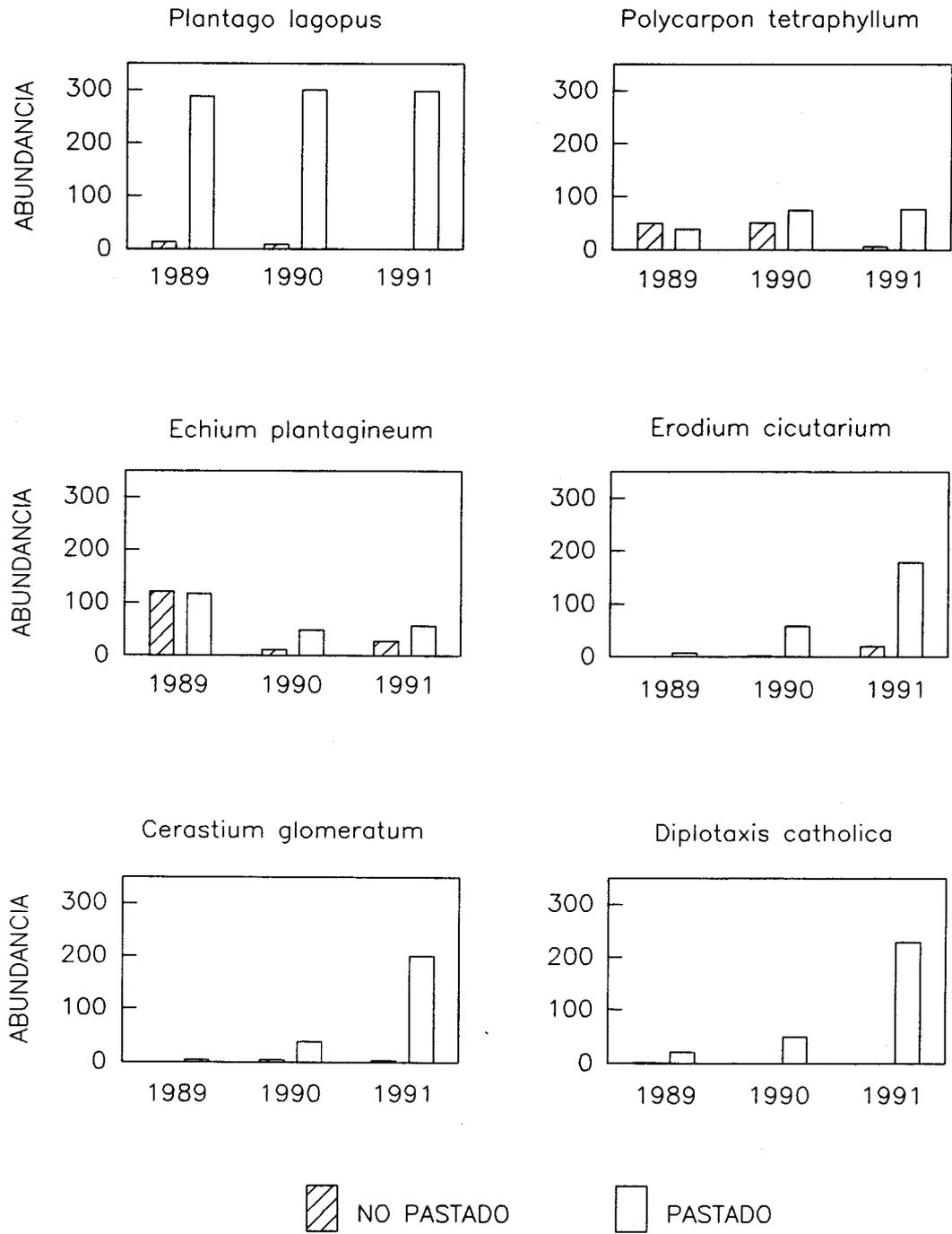


FIGURA 3.34. Evolución interanual de la abundancia de las especies anuales pertenecientes a otras familias más abundantes registradas en los transectos PASTADO y NO PASTADO.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

Si se comparan las curvas DOMINANCIA/DIVERSIDAD de ambos transectos en el último año de estudio (Figura 3.36), se aprecia una clara diferencia entre las dos curvas, con una dominancia mayor en el transecto no pastado, a pesar de que el número total de especies aparecidas en los dos transectos fue similar (52 en el transecto pastado y 50 en el no pastado).

La diversidad media y el número medio de especies por cuadro de 20 x 20 cm no fueron significativamente distintos entre los dos transectos los dos primeros años de estudio (Tabla 3.19). Sólo en el último año (1991) disminuyeron significativamente en el transecto no pastado.

	DIVERSIDAD MEDIA		NUMERO MEDIO ESPECIES	
	PASTADO	NO PASTADO	PASTADO	NO PASTADO
<b>1989</b>	3.162 a (10.305)	3.128 a (13.157)	9.564 a (23.430)	9.782 a (28.046)
<b>1990</b>	2.793 b (16.671)	2.722 b (24.169)	7.766 b (25.532)	7.577 b (39.382)
<b>1991</b>	3.533 c (7.494)	2.550 d (23.738)	12.346 c (18.848)	6.647 d (35.714)

TABLA 3.19. Diversidad media y número medio de especies por cuadro de 20x20 cm correspondientes a los dos transectos para los tres años de estudio. Los coeficientes de variación se indican entre paréntesis. Las letras muestran los resultados de los test t-student que comparan los valores para el transecto Pastado y No Pastado en cada año de estudio. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

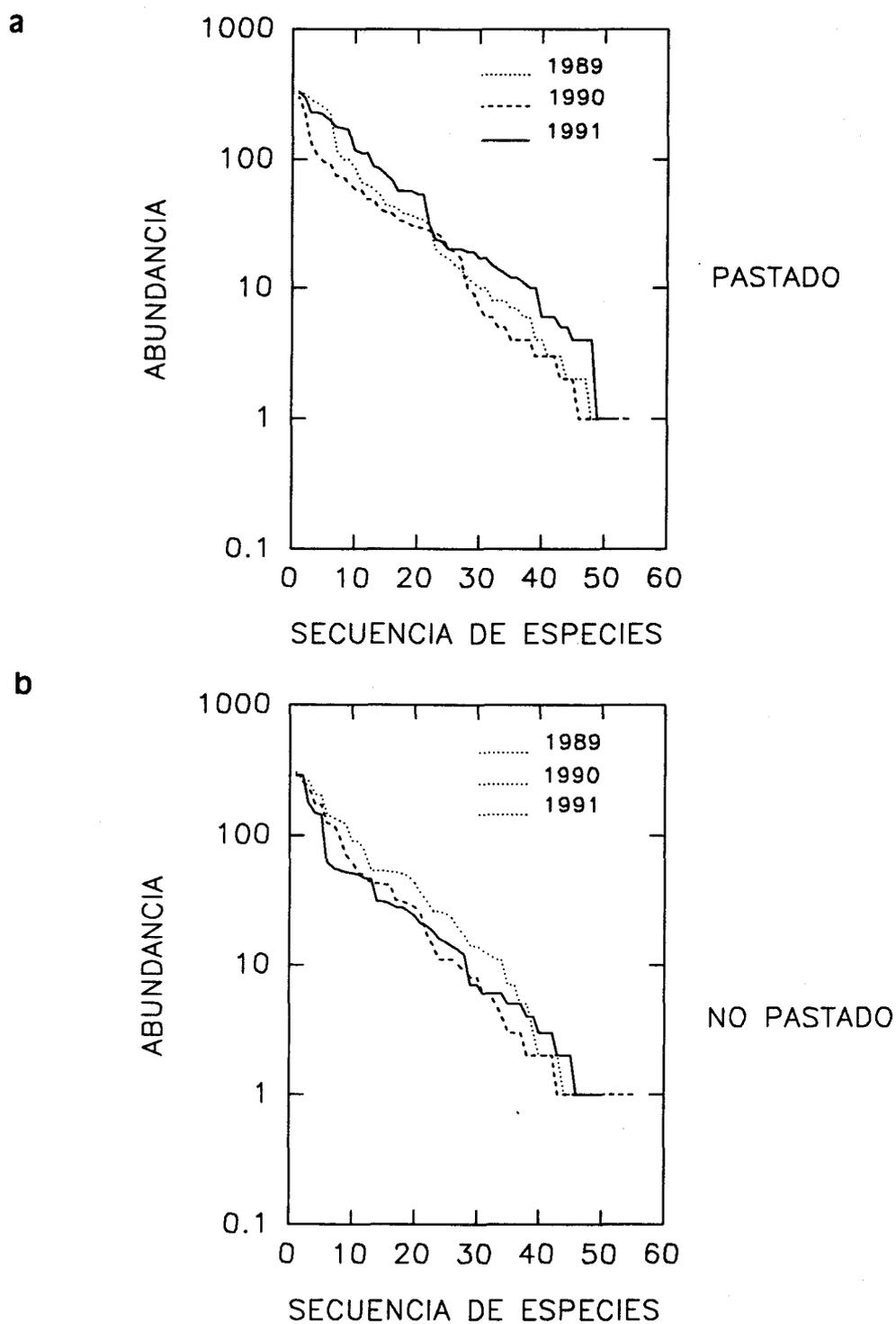


FIGURA 3.35. Curvas Dominancia-Diversidad para los tres años de estudio para los transectos a) PASTADO y b) NO PASTADO.

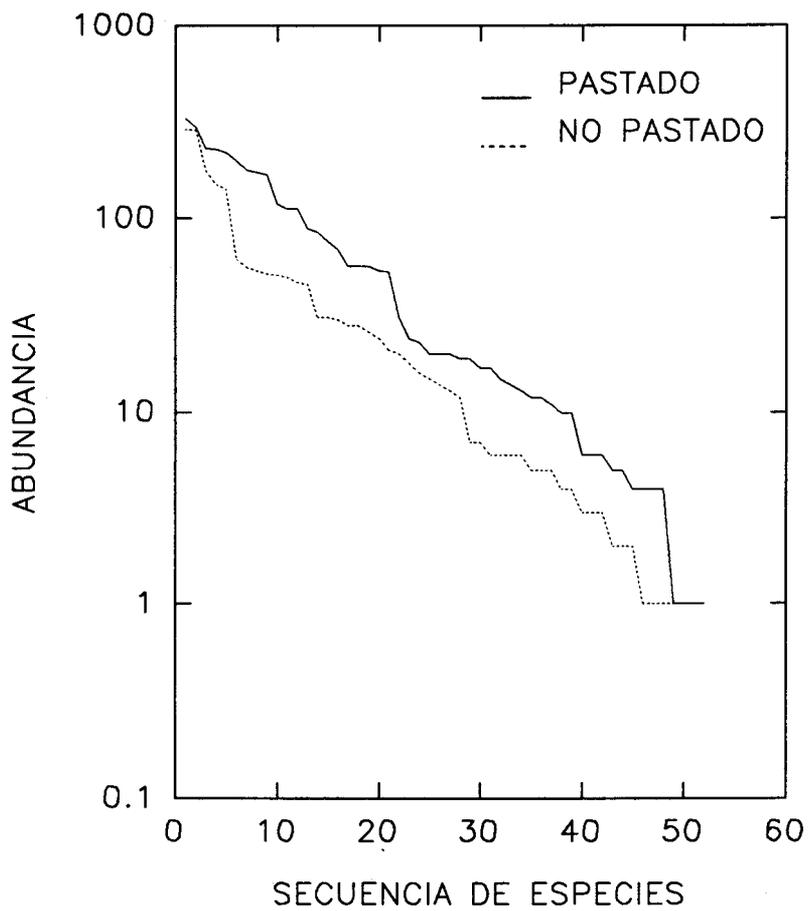


FIGURA 3.36. Curvas Dominancia-Diversidad en el año 1991 para los transectos PASTADO y NO PASTADO.

**IV 4.2. Organización espacial del pasto.**

**IV 4.2.1. DETECCIÓN Y DINÁMICA DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.**

En las Figuras 3.37 y 3.39 se presentan los perfiles de disimilaridad global SMW para los dos transectos y para los tres años de estudio (en el APÉNDICE X se han representado los perfiles de disimilaridad para los distintos tamaños de ventana analizados). En las Figuras 3.38 y 3.40 se resumen los resultados de los tests de significación MRPP, presentando únicamente las posiciones que resultaron significativas.

En la Tabla 3.20 se han comparado las características de las fronteras detectadas en los dos transectos. Todos los años el número total de discontinuidades detectadas en el transecto pastado fue mayor que en el no pastado. Sin embargo, la mayoría (10 como media) fueron significativas sólo a un nivel  $p < 0.05$ , mientras que en el transecto no pastado la mayoría de las discontinuidades detectadas (5 como media) resultaron significativas a un nivel  $p < 0.001$ .

	PASTADO				NO PASTADO			
	1989	1990	1991	MEDIA	1989	1990	1991	MEDIA
Número total de discontinuidades	12	11	12	12	7	8	11	8
Número de discontinuidades significativas $p < 0.001$	3	1	2	2	5	5	6	5
Número de discontinuidades significativas $p < 0.05$	9	10	10	10	2	3	5	3

TABLA 3.20. Características generales de las fronteras significativas localizadas en los dos transectos de estudio. Los cálculos se basan en los resultados presentados en las FIGURAS 3.38 y 3.40.

Estos resultados apuntan la existencia de una estructuración espacial más definida en el transecto no pastado que en el pastado, pues aunque en este último también aparecieron fronteras significativas, lo fueron a un nivel menor.

#### IV 4.2.2. *CARACTERIZACIÓN DE LAS MANCHAS DE VEGETACIÓN.*

##### IV 4.2.2.1. *Composición florística.*

Todos los tests de la G resultaron altamente significativos, tanto para el transecto pastado como para el no pastado y numerosas especies mostraron asociaciones positivas y negativas a las manchas de vegetación. En las Tablas 3.21, 3.22 y 3.23 se han resumido los resultados de los tests de Haberman para el transecto pastado y en las Tablas 3.24, 3.25 y 3.26, para el transecto no pastado.

A partir de estos resultados se ha elaborado la Tabla 3.27, en la que se resumen las características de las especies que han mostrado asociaciones positivas o negativas a las manchas. A pesar de que el número medio de especies aparecidas en los dos transectos fue similar (52), el número de especies asociadas significativamente a alguna mancha, resultó mayor en la zona no pastada (42), que en la pastada (38). En el transecto no pastado una alta proporción (94 %) de las especies abundantes mostraron una distribución en manchas no azarosa, mientras que en el pastado esta proporción fue menor (83 %), indicando que en esta zona la estructura detectada estaba definida en un grado menor por las especies abundantes.

Las especies que realmente contribuyen a diferenciar las manchas de vegetación son las asociadas positivamente a una/s mancha/s y negativamente a otra/s. Las especies muy frecuentes, representadas más o menos por igual en todas las manchas, pueden ser localmente muy abundantes o también disminuir localmente en abundancia, por lo que únicamente presentarían algún signo positivo o algún signo negativo, respectivamente. Por otro lado, las especies muy poco frecuentes (con

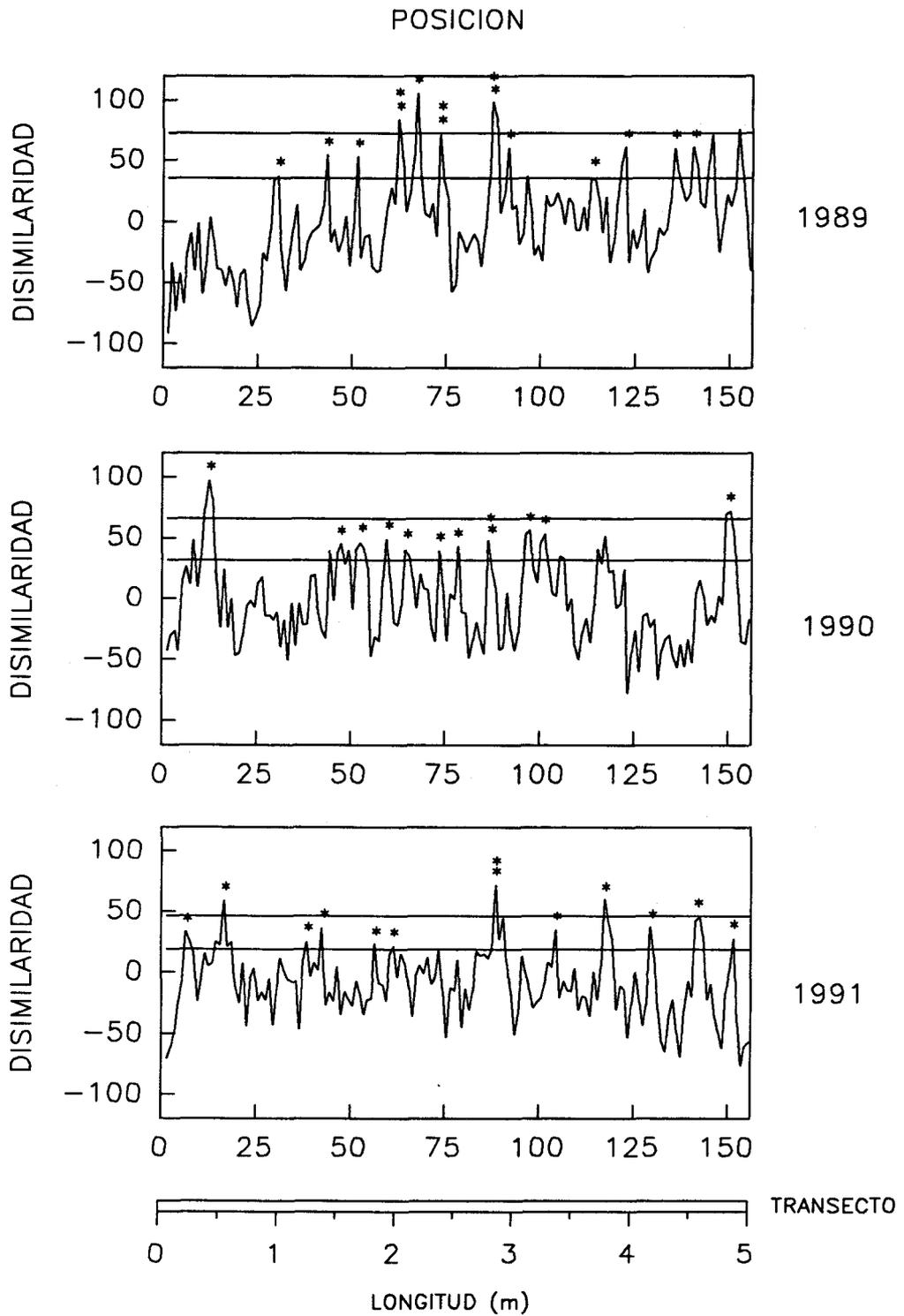


FIGURA 3.37.

Perfiles de disimilaridad global correspondientes al transecto PASTADO, para los tres años estudiados. Las líneas horizontales representan, en cada caso, la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad. Se han señalado las posiciones significativas (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ ).

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

METROS	1989	1990	1991
0	0	0	0
		12*	6*
			16*
5	30*		
	43*	44*	38*
			42*
10	51*	54*	
	62**	59*	56**
	67*	64*	61*
	73**	73*	
15		78*	
	87**	86**	88**
	91*		
		97*	
20		101*	104*
	113*		
	122*		117*
25			129*
	136*		
	141*		142*
		150*	151*
30	156	156	156

FIGURA 3.38.

Fronteras que han resultado significativas en los test MRPP del transecto PASTADO. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ .

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

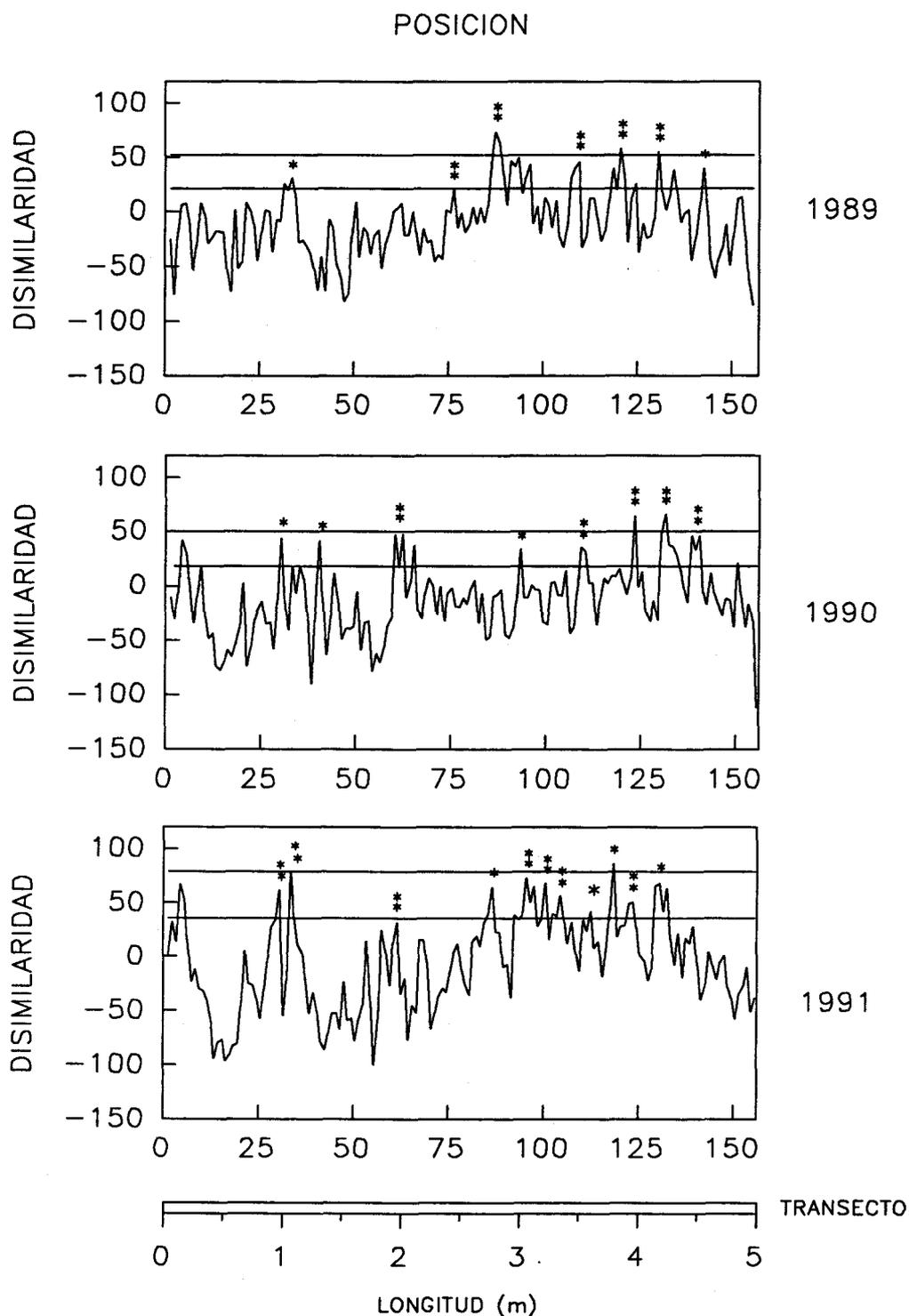


FIGURA 3.39.

Perfiles de disimilaridad global correspondientes al transecto NO PASTADO, para los tres años estudiados. Las líneas horizontales representan, en cada caso, la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad. Se han señalado las posiciones significativas (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ ).

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

METROS	1989	1990	1991
0	0	0	0
5	33*	30* 40*	30** 33**
10		60**	61**
15	76** 88**	93*	86* 95**
20	109** 120**	109** 123**	100* 104** 112*
25	130** 142*	131** 138**	118* 123** 130*
30	156	156	156

FIGURA 3.40. Fronteras que han resultado significativas en los tests MRPP en el transecto NO PASTADO. \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.001$ .

3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-30	31-43	44-51	52-62	63-67	68-73	74-87	88-91	92-113	114-122	123-136	137-141	142-156
<b>ABUNDANTES</b>													
<i>Agrostis pourretii</i>	+												
<i>Phalaris aquatica</i>	+											+	
<i>Tolpis barbata</i>		+								-			
<i>Trifolium campestre</i>		+	-										
<i>Chamaemelum mixtum</i>			+		+								
<i>Echium plantagineum</i>				+			+		-	-			
<i>Leontodon longirostris</i>					+								
<i>Hedypnois cretica</i>	-				+		+						
<i>Crepis capillaris</i>	-				+							+	
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>					+					+			
<i>Trifolium bocconei</i>						+							
<i>Trifolium striatum</i>							+	+					
<i>Cynodon dactylon</i>	-	-					-	+	+				+
<i>Trifolium subterraneum</i>									+				
<i>Silene gallica</i>										+			
<i>Trifolium tomentosum</i>											+		
<i>Carlina racemosa</i>												+	+
<i>Medicago polymorpha</i>					-								
<i>Vulpia geniculata</i>									-				
<i>Trifolium glomeratum</i>												-	
<i>Bromus hordeaceus</i>													-
<i>Plantago lagopus</i>													
<b>RARAS</b>													
<i>Vulpia ciliata</i>	+												
<i>Erodium cicutarium</i>		+											
<i>Rumex bucephalophorus</i>		+											
<i>Diplotaxis catholica</i>		+	+										
<i>Taeniatherum caput-med</i>			+										
<i>Hordeum leporinum</i>				+	+								
<i>Bromus rubens</i>				+	+								
<i>Galium parisiense</i>					+								
<i>Lotus subbiflorus</i>							+						
<i>Trifolium arvense</i>								+					
<i>Trifolium cherlerii</i>								+	+				
<i>Ornithopus compressus</i>								+			+		
<i>Cerastium glomeratum</i>									+				
<i>Lotus conninbricensis</i>										+			
<i>Hypochaeris glabra</i>										+			
<i>Euphorbia exigua</i>										+			
<i>Spergularia rubra</i>													
<i>Briza minor</i>											+		
<i>Biserrula pelectinus</i>											+	+	
<i>Lolium spp.</i>												+	
<i>Plantago coronopus</i>												+	
<i>Trifolium scabrum</i>													+
<i>Rumex pulcher</i>													+
<i>Raphanus raphanistrum</i>													+
<i>Gaudinia fragilis</i>													
<i>Avena barbata</i>													
<i>Geranium dissectum</i>													
<i>Sherardia arvensis</i>													

TABLA 3.21. Resultados del test de la G y Haberman para el transecto Pastado en 1989.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-12	13-44	45-54	55-59	60-64	65-73	74-78	79-86	87-97	98-101	102-150	151-156
<b>ABUNDANTES</b>												
<i>Diptotaxis catholica</i>	+											
<i>Molineriella minuta</i>	+	+										
<i>Poa annua</i>	+	+										
<i>Agrostis pourretii</i>	+	+				+						
<i>Vulpia geniculata</i>		+	+									
<i>Echium plantagineum</i>		-		+			+	+	-			
<i>Juncus bufonius</i>					+							
<i>Medicago polymorpha</i>		-					+			+		
<i>Cynodon dactylon</i>		-							+	+		
<i>Cerastium glomeratum</i>										+		
<i>Trifolium subterraneum</i>	-									+		
<i>Bromus hordeaceus</i>	-										-	
<i>Chamaemelum fuscatum</i>												
<i>Lolium spp.</i>												
<i>Tolpis barbata</i>												
<i>Carlina racemosa</i>												
<i>Plantago lagopus</i>												
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>												
<i>Crepis capillaris</i>												
<b>RARAS</b>												
<i>Hypochaeris radicata</i>		+										
<i>Spergula arvensis</i>		+										
<i>Avena barbata</i>			+	+								
<i>Lotus subbiflorus</i>			+							+		
<i>Ranunculus bulbosus</i>				+	+							
<i>Bromus rubens</i>					+							
<i>Geranium dissectum</i>					+							
<i>Hordeum leporinum</i>					+							+
<i>Phalaris aquatica</i>						+						
<i>Crepis capillaris</i>							+					
<i>Lythrum spp.</i>							+					
<i>Erodium cicutarium</i>								+				
<i>Stachys arvensis</i>									+			
<i>Galium parisiense</i>										+		
<i>Gaudinia fragilis</i>										+		
<i>Trifolium glomeratum</i>										+		
<i>Trifolium tomentosum</i>										+		
<i>Hypochaeris glabra</i>										+		
<i>Leontodon longirostris</i>											+	
<i>Euphorbia exigua</i>											+	
<i>Vulpia myuros</i>											+	
<i>Taeniatherum caput-med</i>												
<i>Trifolium campestre</i>												
<i>Trifolium cherlerii</i>												
<i>Trifolium striatum</i>												
<i>Ornithopus compressus</i>												
<i>Hedypnois cretica</i>												
<i>Silene gallica</i>												
<i>Geranium molle</i>												
<i>Plantago coronopus</i>												
<i>Eryngium campestre</i>												
<i>Rumex bucephalophorus</i>												
<i>Spergularia rubra</i>												
<i>Chamaemelum mixtum</i>												
<i>Sonchus spp.</i>												

TABLA 3.22. Resultados del test de la G y Haberman para el transecto pastado en 1990.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-6	7-16	17-38	39-42	43-56	57-61	62-88	89-104	105-117	118-129	130-142	143-151	152-156
<b>ABUNDANTES</b>													
<i>Poa annua</i>	+										+		
<i>Tolpis barbata</i>		+											
<i>Agrostis pourretii</i>		+	+							-		-	
<i>Spergula arvensis</i>		+						-					
<i>Leontodon longirostris</i>			+										
<i>Chamaemelum mixtum</i>			+	+									
<i>Echium plantagineum</i>			+	+									
<i>Vulpia geniculata</i>					+	+							
<i>Crepis capillaris</i>							+	+					
<i>Bromus hordeaceus</i>		-					+					+	
<i>Cerastium glomeratum</i>					-			+					
<i>Cynodon dactylon</i>			-				-	+				+	
<i>Carlina racemosa</i>									+				
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>							-			+			
<i>Leontodon tuberosus</i>							-			+			
<i>Trifolium subterraneum</i>										-	+		+
<i>Diplotaxis catholica</i>								-					
<i>Molineriella minuta</i>								-					
<i>Trifolium glomeratum</i>											-		
<i>Medicago polymorpha</i>													
<i>Plantago lagopus</i>													
<i>Erodium cicutarium</i>													
<b>RARAS</b>													
<i>Ornithopus compressus</i>	+												
<i>Plantago coronopus</i>		+			+								
<i>Vulpia myuros</i>				+									
<i>Silene gallica</i>				+		+							
<i>Juncus bufonius</i>					+								
<i>Hordeum leporinum</i>						+							
<i>Hypochaeris glabra</i>						+							
<i>Ranunculus bulbosus</i>						+	+						
<i>Hedypois cretica</i>								+					
<i>Galium parisiense</i>								+					
<i>Trifolium cherlerii</i>								+	+				
<i>Trifolium scabrum</i>								+				+	
<i>Aegylops neglecta</i>									+				
<i>Geranium dissectum</i>										+			
<i>Stachys arvensis</i>										+		+	
<i>Spergularia rubra</i>											+		
<i>Geranium molle</i>												+	
<i>Eryngium campestre</i>												+	
<i>Avena barbata</i>													+
<i>Gaudinia fragilis</i>													
<i>Trifolium campestre</i>													
<i>Trifolium tomentosum</i>													
<i>Trifolium striatum</i>													
<i>Lotus subbiflorus</i>													
<i>Lotus connubricensis</i>													
<i>Lolium spp.</i>													
<i>Phalaris aquatica</i>													
<i>Chamaemelum mixtum</i>													
<i>Trifolium bocconeii</i>													
<i>Trifolium angustifolium</i>													

TABLA 3.23. Resultados del análisis de Haberman para el transecto pastado en 1991.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-33	34-76	77-88	89-109	110-120	121-130	131-142	143-156
<b>ABUNDANTES</b>								
<i>Bromus hordeaceus</i>	+		-		-	-	-	
<i>Taeniatherum caput-med.</i>	+							
<i>Trifolium subterraneum</i>	+	+		-				
<i>Cynodon dactylon</i>	+	+					-	-
<i>Agrostis pourretii</i>		+			-	-		
<i>Trifolium campestre</i>		+		-	-		-	
<i>Tolpis barbata</i>	-	-	+	+			+	
<i>Crepis capillaris</i>			+					
<i>Leontodon longirostris</i>	-	-	+					
<i>Ornithopus compressus</i>	-	-		+	+	+		
<i>Echium plantagineum</i>	-	-	-	+		+	+	+
<i>Trifolium glomeratum</i>	-				+		+	+
<i>Trifolium arvense</i>	-	-			+	+		
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	-	-			+		+	
<i>Trifolium bocconei</i>								
<i>Lotus subbiflorus</i>						+		
<i>Vulpia geniculata</i>	-						+	+
<i>Medicago polymorpha</i>								+
<i>Carlina racemosa</i>	-						+	
<i>Euphorbia exigua</i>	-						+	
<i>Gaudinia fragilis</i>			-					
<i>Avena barbata</i>								+
<b>RARAS</b>								
<i>Lolium spp.</i>	+						-	
<i>Phalaris aquatica</i>	+							
<i>Dactylis glomerata</i>		+						
<i>Logfia gallica</i>		+						
<i>Galium parisiense</i>			+					
<i>Tuberaria guttata</i>			+					
<i>Lotus connibricensis</i>			+		+		+	
<i>Rumex bucephalophorus</i>				+				
<i>Plantago lagopus</i>				+				
<i>Trifolium striatum</i>				+				
<i>Aegilops neglecta</i>					+			
<i>Trifolium angustifolium</i>					+			
<i>Trifolium tomentosum</i>					+			
<i>Bromus rubens</i>						+		
<i>Galactites tomentosa</i>						+		
<i>Hedypnois cretica</i>						+		
<i>Geranium molle</i>								+
<i>Diploaxis catholica</i>								+
<i>Spergularia rubra</i>								
<i>Vulpia myuros</i>								
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>								
<i>Chamaemelum fuscatum</i>								
<i>Silene gallica</i>								
<i>Hypochaeris radicata</i>								
<i>Chamaemelum mixtum</i>								
<i>Anagallis arvensis</i>								
<i>Lathyrus spp.</i>								
<i>Trifolium scabrum</i>								

TABLA 3.24. Resultados del test de la G y Haberman para el transecto no pastado en 1989.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-30	31-40	41-60	61-93	94-109	110-123	124-131	132-138	139-156
<b>ABUNDANTES</b>									
<i>Bromus hordeaceus</i>	+		+			-		-	
<i>Taeniatherum caput-med.</i>	+								+
<i>Cynodon dactylon</i>	+	+	+			-		-	
<i>Lolium spp.</i>	+			-					+
<i>Geranium dissectum</i>		+							+
<i>Vulpia myuros</i>				+		-			-
<i>Trifolium campestre</i>	-			+	+				
<i>Toipis barbata</i>	-	-	-	+					
<i>Crepis capillaris</i>				+					
<i>Galium parisiense</i>				+	-				
<i>Trifolium arvense</i>	-			-	+	+		+	
<i>Potycarpon tetraphyllum</i>	-			-	+	+		+	
<i>Leontodon longirostris</i>	-		-		+		+		
<i>Agrostis pourretii</i>						+			
<i>Carlina racemosa</i>						+			
<i>Rumex bucephalophorus</i>	-					+			
<i>Gaudinia fragilis</i>							+		
<i>Vulpia myuros</i>									+
<i>Avena barbata</i>						-			
<b>RARAS</b>									
<i>Phalaris aquatica</i>	+								
<i>Ranunculus bulbosus</i>	+								
<i>Leontodon tuberosus</i>	+								
<i>Poa bulbosa</i>	+								
<i>Cynara humilis</i>		+							
<i>Dactylis glomerata</i>			+						
<i>Bromus rubens</i>			+						
<i>Trifolium angustifolium</i>				+					
<i>Chamaemelum fuscatum</i>				+					
<i>Plantago lagopus</i>					+				
<i>Anagallis arvensis</i>					+				
<i>Erodium ciconium</i>					+				
<i>Aegilops neglecta</i>						+			
<i>Molineriella minuta</i>						+			
<i>Ornithopus compressus</i>						+			
<i>Silene gallica</i>						+			
<i>Euphorbia exigua</i>						+		+	
<i>Galactites tomentosa</i>							+		
<i>Sonchus tenerrimus</i>							+		
<i>Echium plantagineum</i>								+	
<i>Poa annua</i>								+	
<i>Tuberaria guttata</i>								+	
<i>Hypochaeris glabra</i>								+	
<i>Medicago polymorpha</i>									+
<i>Erodium cicutarium</i>									+
<i>Trifolium glomeratum</i>									
<i>Trifolium boconei</i>									
<i>Trifolium subterraneum</i>									
<i>Lotus subflorus</i>									
<i>Geranium molle</i>									
<i>Cerastium glomeratum</i>									
<i>Trifolium tomentosum</i>									
<i>Logfia gallica</i>									
<i>Senecio jacobaea</i>									
<i>Trifolium cernuum</i>									
<i>Spergula arvensis</i>									

TABLA 3.25. Resultados del test de la G y Haberman del transecto no pastado en 1990.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

	1-30	31-33	34-61	62-86	87-95	96-100	101-104	105-112	113-118	119-123	124-130	131-156
<b>ABUNDANTES</b>												
<i>Ranunculus bulbosus</i>	+									+		
<i>Bromus hordeaceus</i>	+		+	-		-						
<i>Cynodon dactylon</i>	+		+							-		-
<i>Avena barbata</i>	+				+							
<i>Taeniatherum caput-med.</i>	+		-									
<i>Geranium dissectum</i>	-		+									
<i>Galium parisiense</i>				+								
<i>Crepis capillaris</i>	-				+							
<i>Ornithopus compressus</i>	-		-		+	+		+			+	
<i>Lotus subbiflorus</i>						+				+		
<i>Tolpis barbata</i>	-		-				+		+			
<i>Trifolium glomeratum</i>							+	+				
<i>Molinierella minuta</i>	-							+		+		
<i>Vulpia geniculata</i>						-						+
<i>Agrostis pourretii</i>					-		-					
<i>Gaudinia fragilis</i>												
<i>Medicago polymorpha</i>												
<b>RARAS</b>												
<i>Trifolium subterraneum</i>	+											
<i>Poa bulbosa</i>	+											
<i>Crepis vesicaria</i>	+											
<i>Cynara humilis</i>		+										
<i>Phalaris aquatica</i>			+									
<i>Poa annua</i>			+									
<i>Carex spp.</i>				+								
<i>Lotus cornibricensis</i>					+					+		
<i>Leontodon tuberosus</i>					+							
<i>Trifolium arvense</i>						+						
<i>Carlina racemosa</i>						+			+	+		
<i>Euphorbia exigua</i>						+						
<i>Trifolium bocconeii</i>							+					
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>							+					
<i>Leontodon longirostris</i>							+					
<i>Trifolium campestre</i>							+		+			
<i>Tuberaria guttata</i>							+					+
<i>Rumex bucephalophorus</i>								+				
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>								+				
<i>Chamaemelum fuscatum</i>								+		+		
<i>Juncus bufonius</i>									+			
<i>Lathyrus spp.</i>									+			
<i>Aegilops neglecta</i>											+	
<i>Senecio jacobaea</i>											+	
<i>Galactites tomentosa</i>											+	+
<i>Echium plantagineum</i>	-										+	
<i>Bromus rubens</i>												+
<i>Erodium cicutarium</i>												+
<i>Vulpia myuros</i>												+
<i>Trifolium angustifolium</i>												
<i>Cerastium glomeratum</i>												
<i>Lolium spp.</i>												
<i>Trifolium striatum</i>												

TABLA 3.26. Resultados del test de la G y Haberman del transecto no pastado en 1991.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

abundancia total 1, por ejemplo) pueden dar asociaciones positivas a la mancha en donde aparecen de manera exclusiva. En la zona protegida del pastoreo el número medio de especies que se asociaron positivamente a una/s manchas/s y negativamente a otra/s fue el doble que en la zona pastada (12 frente a 6), indicando una mayor segregación espacial de las especies en la zona no pastada. Es de destacar, sin embargo, que en el transecto no pastado la organización espacial se va haciendo cada vez más "difusa", ya que disminuye el número de especies asociadas positivamente a una/s mancha/s y negativamente a otra/s.

	PASTADO				NO PASTADO			
	1989	1990	1991	MEDIA	1989	1990	1991	MEDIA
Número total de especies	50	54	52	52	51	55	50	52
Número de spp. asociadas significativamente a alguna mancha	43	34	38	38	38	44	43	42
% spp. abundantes que muestran asociación a alguna mancha	95	68	86	83	95	100	88	94
% spp. raras que muestran asociación a alguna mancha	78	60	63	67	61	69	85	72
Número de especies que presentan asociación/es positiva/s a una/s mancha/s y negativa/s a otra/s	6	6	8	6	16	11	10	12

TABLA 3.27. Características generales de las manchas de vegetación identificadas en los dos transectos de estudio. Los cálculos se han hecho a partir de los resultados expuestos en las TABLAS 3.21, 3.22, 3.23, 3.24, 3.25 y 3.26.

Si atendemos a la representación de las distintas *Formas* en las manchas de vegetación detectadas, en el transecto pastado (Figura 3.41), la frecuencia relativa de los distintos grupos en las manchas fue semejante, sobre todo en 1989 y 1991. En

1990 se produjo una mayor heterogeneidad, pues aparecieron dos manchas (entre las posiciones 60 y 64 y entre las posiciones 79 y 86) en las que aumentó la proporción de otras familias. Se trata de manchas de pequeño tamaño y en las que debió producirse el aumento local de alguna(s) especie(s) (*Juncus bufonius* en 60-64 y *Echium plantagineum* en 79-86, respectivamente -Tabla 3.22 -), pero las diferencias mantuvieron para el siguiente año.

La única diferenciación que se mantuvo en los tres años es que las gramíneas perennes mostraron una tendencia aumentar en las zonas finales del transecto, siendo las gramíneas anuales más abundantes en la primera parte.

En el transecto no pastado, se detectó una fuerte heterogeneidad espacial en la frecuencia relativa de los grupos (Figura 3.42). Es evidente el dominio de las gramíneas (anuales y perennes) y las perennes no gramíneas en la primera parte del transecto. En 1990 y 1991 la zona de influencia de las gramíneas se extendió en el transecto, a la vez que se redujo la zona en que seguían estando presentes el resto de las *Formas*. Este aumento de dominancia no se debió tanto al aumento de la abundancia absoluta de las gramíneas como a la disminución de la abundancia del resto de las especies. El grupo de especies pertenecientes a otras familias siempre fue más abundante en la segunda mitad del transecto. La acusada dominancia de perennes no gramíneas entre las posiciones 31 y 33, en 1991 (Figura 3.42), se debió a la presencia casi exclusiva de algunas matas de *Cynara humilis*.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

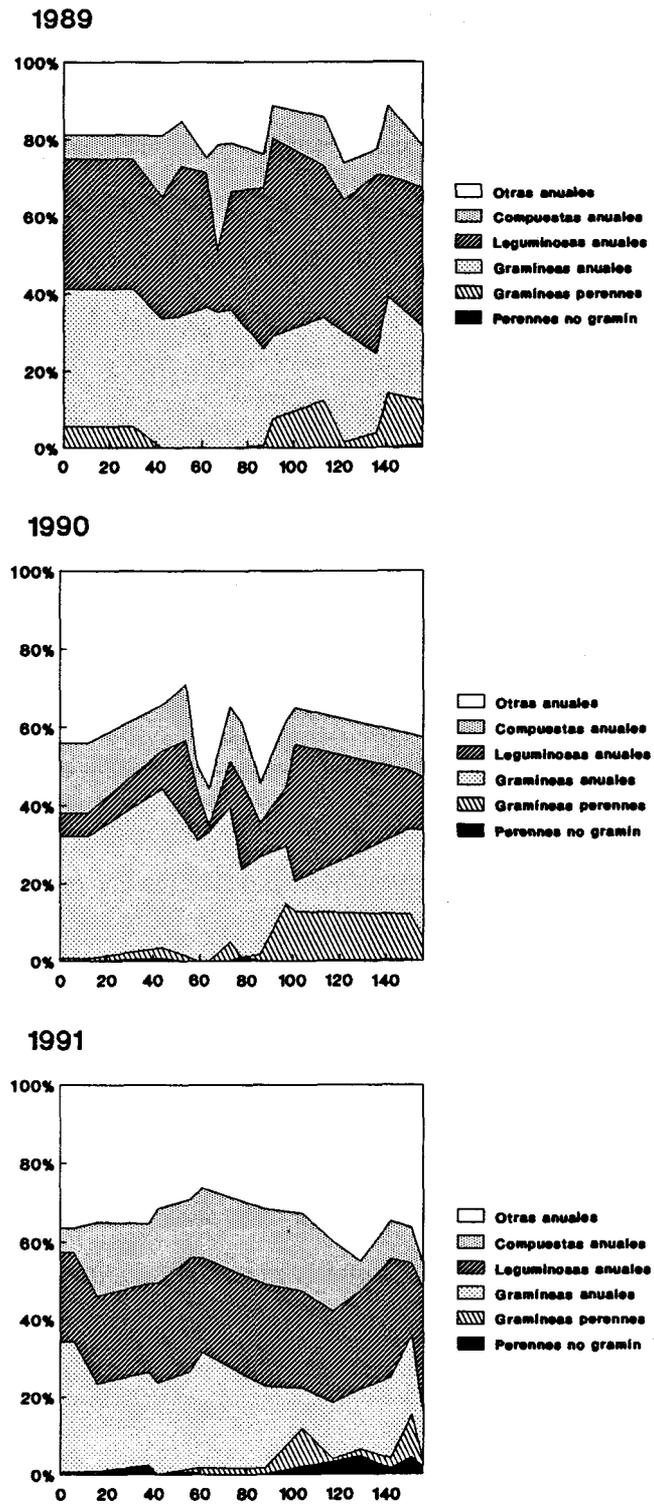


FIGURA 3.41.

Representación de las distintas *Formas* en las manchas de vegetación detectadas en los tres años de estudio para el transecto PASTADO.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

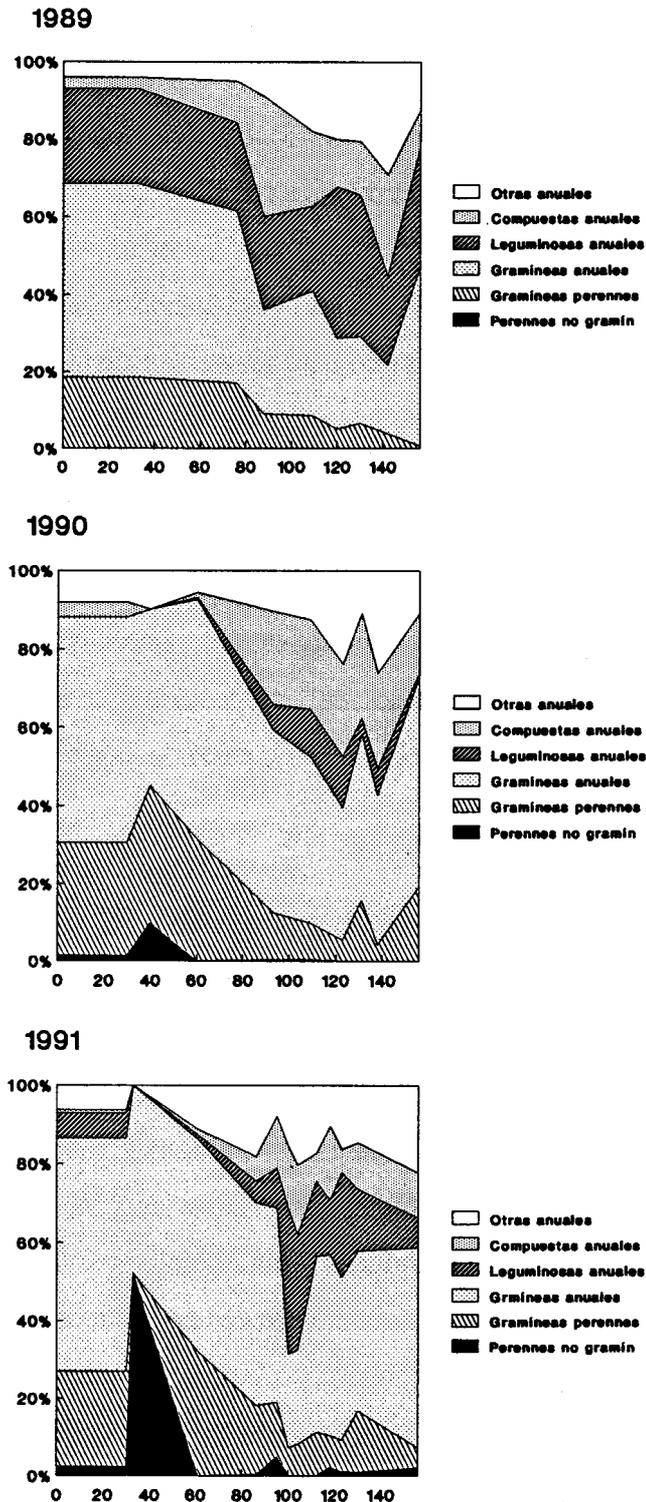


FIGURA 3.42. Representación de las distintas *Formas* en las manchas de vegetación detectadas en los tres años de estudio para el transecto NO PASTADO.

#### IV 4.2.2.2. *Diversidad.*

En el transecto pastado (Figura 3.43) la diversidad mostró oscilaciones interanuales, pero para un mismo año no existieron diferencias apreciables en cuanto a diversidad entre manchas, excepto en algunas de las manchas de vegetación en 1990. Las manchas detectadas en 1990 en las que aumentó la representación de otras familias, coincidieron con las manchas de baja diversidad de la Figura 3.41, y no se mantuvieron al año siguiente.

En la zona no pastada se mantuvo una clara diferenciación entre la primera parte del transecto y el resto, que en 1989 fue poco acusada, pero que se acentuó en 1990 y 1991. En esta primera parte la diversidad disminuyó claramente con el tiempo, mientras que en la zona final del transecto se mantuvieron valores de diversidad elevados. También se aprecia cómo la zona de baja diversidad se extendió en años sucesivos.

Si se comparan estas Figuras con la Figura 3.42 se aprecia una gran similitud, ya que a medida que las gramíneas "ganaban terreno" iban haciendo disminuir la diversidad, al provocar la desaparición de las especies de otros grupos. A pesar de que en 1991 todavía era posible localizar una zona de elevada diversidad en la que las gramíneas no eran abundantes, de continuar la tendencia de variación detectada en los tres años de estudio, esta zona debería desaparecer, como consecuencia de la invasión por gramíneas. Estos resultados ya se podían intuir al observar la Tabla 3.19, en la que los coeficientes de variación de la diversidad media y el número medio de especies por cuadro de 20x20 cm eran mayores en la zona protegida del pastoreo, indicando una mayor diferenciación del transecto en inventarios con baja diversidad y/o número de especies e inventarios de alta diversidad y/o número de especies. Estos inventarios no se encontraban distribuidos al azar en el espacio, sino que estaban segregados, dando lugar a manchas de baja diversidad y manchas de alta diversidad.

### 3. Organización del pasto en un medio homogéneo.

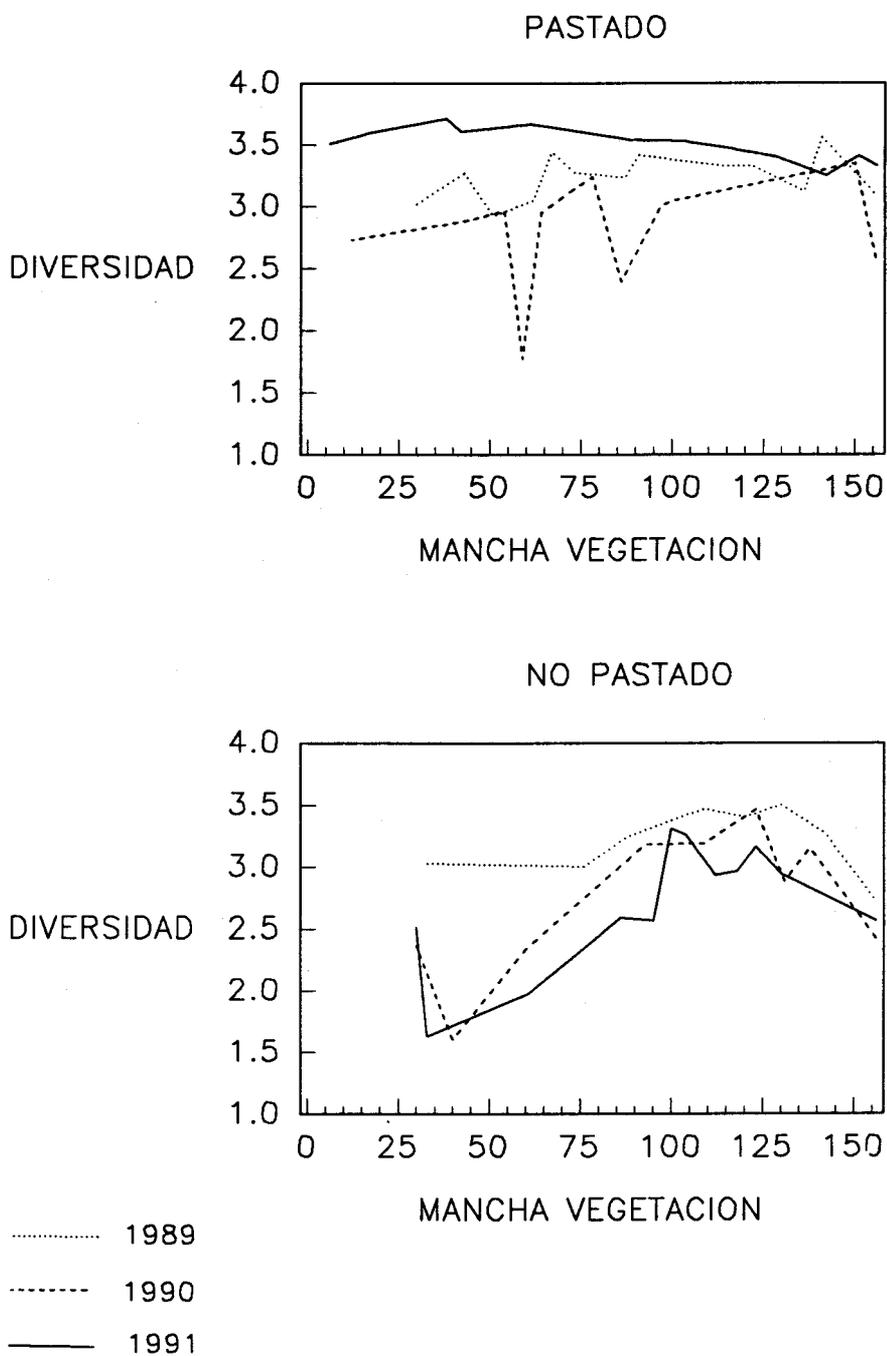


FIGURA 3.43. Diversidad media por cuadro de 20x20 cm en las manchas de vegetación detectadas en el transecto PASTADO y en el NO PASTADO. Para la representación de los valores de diversidad se ha tomado como referencia la posición en que termina cada mancha de vegetación.

## V. DISCUSIÓN.

Los resultados muestran amplias variaciones entre años de la frecuencia de las especies y de la diversidad total en todos los transectos estudiados. Algunas de estas variaciones siguen las mismas tendencias en todos los transectos, como el fuerte descenso de la abundancia de muchas especies de leguminosas y la disminución de la diversidad en 1990, con una posterior recuperación en 1991. Estas variaciones pueden relacionarse con oscilaciones climáticas, que son iguales para todos los transectos, y que numerosos autores consideran como responsables de las variaciones en composición de los pastos mediterráneos entre años (Talbot et al. 1939; Heady 1958; Pitt & Heady 1979; Naveh 1982; Ortega 1987). Ortega & Fernández Alés (1988) señalan que en los pastos mediterráneos de Sierra Morena las leguminosas se ven favorecidas por las lluvias primaverales, y así, en este estudio, las especies de esta Familia han sido más frecuentes en los años con primaveras lluviosas (1989 y 1991, Tabla 3.1). No obstante, la disminución de la abundancia de esta familia, el descenso de la abundancia total de las especies y de la diversidad detectadas en 1990 puede deberse también a una mortandad de plántulas anormalmente alta durante el invierno por las fuertes lluvias invernales ocurridas este año (Tabla 3.1). Esta disminución es más brusca en los transectos pastados (árbol, hozadero, quemado, pastado), debido posiblemente al pisoteo del ganado. En 1990 la presión de pastoreo fue muy alta (Figura 3.4), y las pisadas de los grandes ungulados producen efectos devastadores sobre la estructura del suelo cuando éste está encharcado (Turner 1989), por lo que la mortandad de plántulas debió ser mayor en la zona pastada.

Otros cambios temporales son diferentes en los transectos pastados y en el no pastado, por lo que pueden relacionarse con el pastoreo. Así, en todos los transectos pastados las especies de gramíneas disminuyen en el tiempo, mientras que en el protegido del pastoreo, oscilan en abundancia. Naveh & Whittaker (1979) y Noy-Meir et al. (1989) han señalado que en los pastos de Israel el pastoreo intenso afecta negativamente a las gramíneas, que se hacen dominantes cuando éste se evita.

En todos los transectos estudiados se ha detectado estructuración espacial en el pasto. Los cambios en composición florística asociados a cambios en el medio físico son muy persistentes en el tiempo, a pesar de las fuertes oscilaciones en la abundancia de las especies. Así, la frontera que coincide con el borde de la copa de la encina se mantiene en la misma posición en los 3 años de estudio, y delimita dos manchas de características diferentes. Bajo la copa son dominantes la gramíneas y la diversidad es siempre menor que a cielo abierto, en donde las compuestas y las leguminosas son mucho más frecuentes. Todos los autores que han estudiado el efecto del arbolado sobre el pasto, han encontrado resultados similares (González Bernáldez et al. 1969; Marañón 1985b; Barrantes 1986; Olsvig-Whittaker et al. 1992) y han relacionado las diferencias en el pasto situado bajo la copa y a cielo abierto con las múltiples diferencias ambientales que existen entre ambas situaciones. Las modificaciones del ambiente por la presencia de árboles, pueden ser muy acusadas, y en las sabanas del Serengeti, la influencia del arbolado sobre el pasto subyacente equivale al cambio de una precipitación de 500 mm a una de 1100 mm (Belsky 1987). Barrantes (1986) ha mostrado experimentalmente que la hojarasca también cumple un papel muy importante, ya que inhibe el establecimiento de las especies dicotiledóneas (leguminosas, compuestas y otras), y no afecta al establecimiento de gramíneas, ya que con su crecimiento erecto son capaces de atravesar la capa de hojas muertas. A pesar de que algunos autores (González Bernáldez et al. 1969; Montoya & Mesón 1982) postulan que la influencia del árbol puede extenderse más allá de la proyección vertical de la copa, en este estudio, al igual que en Vacher et al. (1984), el efecto de la encina que se ha detectado se limita a la proyección del borde de la copa.

Las perturbaciones puntuales de alta (hozadero) o baja (quemado) intensidad también generan estructuras, pero éstas no son persistentes en el tiempo, pues tienden a borrarse con rapidez. La heterogeneidad generada por la carbonera fue muy poco persistente y al cabo de un año había desaparecido. El fuego apenas modificó las características de la vegetación, pues no provocó un descenso de la

diversidad y tan sólo favoreció a las leguminosas, en las que quizá estimuló la germinación, por tener semillas con cubiertas duras (Probert 1992). Por tanto, aunque el fuego primaveral puede eliminar algunas especies, también favorece la germinación de otras (Collins 1987). Olsvig-Whittaker et al. (1992) estudiando pastos de anuales mediterráneos en Israel, también encontraron que el efecto del fuego sólo se dejó sentir en la disminución de una especie de gramínea durante la primera estación de crecimiento.

Incluso perturbaciones mucho más intensas, como la destrucción total de la cubierta vegetal y del banco de semillas causada por el hozado de los cerdos, desaparecen rápidamente. Su efecto es notable al principio, siendo la cobertura de las especies y la diversidad muy bajas en la zona perturbada, pero en poco tiempo esta zona se recoloniza y el efecto se va borrando, siendo cada vez menores las diferencias con el área circundante. Estos resultados son consistentes con los encontrados por Casado et al. (1988), ya que tras el arado detectaron una rápida colonización de la zona y después de tres años las diferencias con el área adyacente no arada eran muy pequeñas. No existe relación entre la perturbación y las *Formas* dominantes en la vegetación, pues ningún grupo se ve especialmente favorecido o desfavorecido en la zona alterada. La capacidad de resistir la perturbación debe relacionarse más con otras características funcionales de las especies, como la posesión de bancos de semillas permanentes y la capacidad de dispersión de las semillas, que controlan la capacidad de colonizar los huecos abiertos en la vegetación (Lavorel, 1991).

Un concepto íntimamente relacionado con la perturbación es el de *elasticidad* (*resilience*), que se puede definir como el grado, forma y vía de cambio o recuperación de las propiedades del ecosistema tras una perturbación, ya sea natural o antrópica (Westman & O'Leary 1986). La elasticidad se distingue así de la *inercia*, que es la resistencia de un ecosistema a cambiar cuando se le somete a una perturbación. Se ha postulado que los sistemas mediterráneos poseen una elasticidad

elevada (Fox & Fox 1986), es decir, que se recuperan fácilmente tras una perturbación. Entre los sistemas mediterráneos, los pastos de anuales deben ser las comunidades más elásticas, ya que cada año se produce un número elevado de semillas susceptible de colonizar las áreas perturbadas, máxime cuando éstas son de pequeño tamaño, como las estudiadas. Pero incluso en los pastos dominados por perennes de las sabanas del Serengeti las perturbaciones causadas por los herbívoros, si no provocan alteraciones en el medio físico, "cicatrizan" pronto y es la influencia del medio físico (diferentes niveles de salinidad del suelo) la que contribuye en mayor medida a explicar la heterogeneidad espacial de la comunidad (Belsky 1988).

También se ha detectado heterogeneidad espacial en los pastos que están en áreas homogéneas (pastado y no pastado). Las fronteras entre manchas de vegetación no son estables en el tiempo en ninguno de los dos casos, lo que indica que la causa de las estructuras detectadas no debe estar en heterogeneidades del medio físico, que a la vista de los resultados anteriores, son las únicas que provocan estructuras duraderas en la vegetación.

En el área pastada, la comunidad se estructura en muchas manchas pequeñas (1-2 m) poco diferentes entre sí (las fronteras son poco significativas y las manchas presentan diversidad y distribución de *Formas* semejantes), que pueden ser generadas por dos procesos independientes. Un proceso que puede generar heterogeneidad en la vegetación son las perturbaciones del ganado a pequeña escala, causadas por el pisoteo o la deposición de heces, que se van colonizando y borrando, pero que se generan de manera continua, por la permanencia del ganado en la zona. Así, en 1990, cuando el pastoreo fue más intenso se detectaron algunas manchas de diversidad muy baja, pero ésta se recuperó al año siguiente, al igual que ocurre en el hozadero. El otro proceso que puede contribuir a generar heterogeneidad espacial en el pasto es una dispersión ineficiente de las semillas a distancias largas (Greig-Smith 1979; Czárán & Bartha 1992). El número de semillas que se producen y su capacidad de movimiento son limitadas (Harper 1977), por lo que el aporte de

semillas al pasto es espacialmente heterogénea. Por otro lado, Maraión (1987) ha señalado que la sinaptospermia o dispersión conjunta de varias semillas, es común entre las especies de pastos mediterráneos (*Aegilops neglecta*, *Hordeum* spp., *Medicago* spp., *Scorpiurus* spp., *Ornithopus* spp., *Trifolium cherlerii*, *Silene gallica*, etc.) y esto da lugar a distribuciones agregadas de las poblaciones (Maraión 1991).

En el área protegida del pastoreo, la estructura espacial del pasto es muy marcada; existe una clara heterogeneidad florística entre manchas y además diferencias acusadas en diversidad y *Forma* de las especies. Esta estructura no es persistente, pues las fronteras varían de posición entre años, aunque se tiende a mantener una cierta continuidad en el patrón de organización a gran escala, con un predominio de las gramíneas en la primera parte del transecto, donde la diversidad es baja, y una segunda parte mucho más heterogénea, con muchas manchas pequeñas en las que compuestas, leguminosas y otras familias son dominantes y donde la diversidad se mantiene más alta. En ausencia de perturbaciones, la estructura espacial del pasto puede estar mantenida por una baja dispersión de las semillas. En esta zona, al haber sido eliminado un agente dispersor importante, el ganado (muchas de las especies de pasto son zoócoras, Maraión????), la dispersión de las semillas debe verse aun más limitada que en el área pastada. Una menor dispersión en el área protegida que en la pastada puede explicar también la mayor heterogeneidad espacial en composición florística detectada en esta zona.

La mayor heterogeneidad espacial en el área protegida que en la pastada puede deberse también a que en la primera, al eliminarse el pastoreo, actúa el principio de exclusión competitiva. En la primera parte del transecto la diversidad disminuye drásticamente al desaparecer muchas especies de morfología rastrera (leguminosas, compuestas y otras) y hacerse dominantes las gramíneas, de morfología erecta. La predominancia de gramíneas al cesar el pastoreo ha sido descrita por numerosos autores para pastos de distintas regiones y suele ir acompañada por una disminución de la diversidad (Naveh & Whittaker 1979;

Verkaar et al. 1983; Willems 1983; Bobbink & Willems 1987; Facelli 1988; Noy-Meir et al. 1989; Belsky 1992; Olsvig-Whittaker et al. 1992). La disminución de la diversidad se ha relacionado con la cantidad de restos muertos que dejan las gramíneas al final de la estación, ya que puede dificultar o incluso impedir la implantación de especies que por su forma de crecimiento sean incapaces de atravesar una cubierta densa de broza (During & Willems 1984). Si la exclusión competitiva sólo ocurre localmente, en donde las gramíneas se hacen dominantes, y si las especies se dispersan sólo a distancias cortas (la frontera de gramíneas avanza con el tiempo), estos dos mecanismos pueden contribuir a mantener la heterogeneidad espacial del pasto en la zona protegida del pastoreo. En el área pastada, sin embargo, no actúa el principio de exclusión competitiva debido a que el ganado impide la dominancia de las gramíneas, ya que al tener crecimiento erecto sufren presiones de pastoreo mayores que las plantas de crecimiento rastrero. Noy-Meir et al. (1989) señalan que aunque a presiones de pastoreo bajas se establece un gradiente de predación horizontal, con rodales de vegetación más predados que otros, cuando el pastoreo es intenso, se establece un gradiente de consumo vertical y se ven favorecidas las plantas de crecimiento rastrero. Así también se puede explicar la alta diversidad a pequeña escala que se encuentra en todo el transecto.

En resumen, la heterogeneidad en el medio físico da lugar a una marcada heterogeneidad espacial en el pasto que se mantiene a pesar de las fuertes fluctuaciones en la frecuencia de las especies. Las perturbaciones puntuales como el carboneo o el hozado generan estructuras en el pasto que se desvanecen rápidamente, aunque la perturbación sea muy fuerte (caso del hozado) y destruya totalmente la cubierta vegetal. Cuando el medio es homogéneo también se produce una estructuración espacial de la comunidad, pero no es permanente. Una perturbación generalizada y difusa como el pastoreo produce la uniformización del pasto, que se estructura en pequeñas manchas muy dinámicas y de diversidad semejante. En ausencia de perturbaciones el pasto muestra una marcada heterogeneidad espacial con fuerte segregación entre especies y diferencias espaciales en estructura y diversidad.

**CAPÍTULO 4. HIPÓTESIS QUE EXPLICAN LA ESTRUCTURA  
ESPACIAL DEL PASTO.**

## I. INTRODUCCIÓN.

El análisis de la organización espacial es un paso necesario para reducir hasta un nivel tratable la complejidad de la estructura espacial de las comunidades pero también es una herramienta que permite generar o descartar hipótesis acerca de las relaciones en la comunidad (Olsvig-Whittaker 1988). Los resultados del capítulo anterior muestran que el pasto se estructura espacialmente incluso cuando el medio es homogéneo y se ha propuesto que esta estructura puede estar mantenida por mecanismos biológicos. El objetivo de este capítulo es estudiar si los dos mecanismos propuestos, la baja dispersión de las semillas y la competencia, pueden ser los causantes de la estructura espacial detectada en ausencia de discontinuidades del medio físico y de perturbaciones locales, y si son responsables también de las diferencias de organización encontradas entre la zona pastada y la no pastada.

Según Greig-Smith (1979) y Czárán & Bartha (1992), la baja capacidad de dispersión de las semillas puede mantener la estructura espacial originada por ésta o por cualquier otra causa. Por tanto, se ha estudiado la capacidad de dispersión de las semillas, comparando la distribución en el espacio de las especies en la vegetación de cada transecto en una estación de crecimiento, y la distribución de estas especies como semillas en el suelo al inicio de la siguiente estación. Una buena concordancia entre ambas indicaría una baja dispersión, mientras que una baja correspondencia podría relacionarse con una dispersión eficiente.

Se ha señalado que la competencia directa a través de la depleción de recursos (luz, agua, nutrientes...) es baja entre las especies anuales (Grime 1979). Sin embargo, Pitt & Heady (1979) y Noy-Meir et al. (1989) señalan que la competencia puede ocurrir de forma indirecta, a través de los restos que se acumulan sobre el suelo al final de la estación de crecimiento, ya que esta acumulación altera la calidad de la radiación luminosa que alcanza el suelo y puede actuar como un abonado, aumentando la fertilidad (Willems 1983). Estos factores pueden afectar a la

capacidad de germinación, establecimiento y crecimiento de las distintas especies, modificando la composición florística del pasto. Las gramíneas, no sólo dejan abundantes restos muertos al final de la estación de crecimiento, sino que además son capaces de regenerarse en estas condiciones (Young et al. 1981). De esta forma, el proceso de dominancia de las gramíneas podría realimentarse positivamente, ya que la broza acumulada podría dificultar o incluso impedir la implantación de las especies incapaces de atravesar una capa gruesa de material muerto. Por lo tanto, se ha estimado la cantidad de restos vegetales muertos en pie al inicio de la estación de crecimiento en el transecto pastado y en el no pastado y se ha comparado con la estructura espacial del pasto en ambas áreas. Si la acumulación de broza fuera un factor importante en la generación de estructuras espaciales en el pasto, en las zonas dominadas por las gramíneas debería existir una gran acumulación de broza al principio del otoño, cuando tiene lugar la germinación. En las zonas de elevada diversidad florística, en donde las gramíneas no son dominantes, la acumulación de broza debería ser menos importante.

## II. LA DISPERSIÓN.

### II 1. MÉTODO.

#### II 1.1. Selección del método.

La mayor parte de los estudios sobre dispersión de semillas se han hecho a partir de plantas aisladas o desde el borde que marca el límite de distribución de la especie en cuestión. Esto es así, porque estudiar la dispersión a partir de individuos situados dentro de una cubierta continua más o menos densa resulta difícil, ya que hay que distinguir las semillas de los individuos de la misma especie que se dispersen en la misma zona (Harper 1977). Un procedimiento a seguir podría ser el marcaje de las inflorescencias con pinturas, colorantes o isótopos radiactivos antes de la dispersión (Harper 1977). Sin embargo, este método es tan laborioso, y habría que considerar un número tan elevado de especies en el caso que estamos estudiando, que el determinar la capacidad de dispersión de un número representativo de las especies que han aparecido en este estudio habría supuesto una investigación totalmente independiente.

Otra aproximación consiste en establecer entre la vegetación "trampas" para recoger la lluvia de semillas que llega a una zona, estimando la dispersión por la distancia a la que se encuentran los individuos adultos más próximos. Dentro del cercado protegido del pastoreo se probaron dos tipos de trampas: placas de petri llenas de un pegamento en el que deberían quedar atrapadas las semillas, y recipientes enterrados con la boca a ras del suelo, y con un embudo para evitar la salida de las semillas. Las trampas se colocaron el 5 julio de 1989 y se retiraron el 20 de septiembre, permaneciendo en el campo durante toda la estación seca, cuando las semillas maduran y caen al suelo.

Los resultados fueron poco satisfactorios en ambos casos, ya que las trampas

quedaron atrapadas muy pocas semillas y muchos animales (hormigas, arañas, mariposas, saltamontes, ratones, etc).

Por lo tanto, se determinó que un buen método podría ser estudiar las semillas presentes en el suelo al final del verano, cuando ya se han liberado las semillas correspondientes a la estación, pero antes de la germinación otoñal. Se ha estudiado pues, el banco de semillas en regiones de composición florística contrastada, comparándose con la vegetación que ha producido estas semillas.

## II 1.2. Muestreo del banco de semillas.

El estudio se realizó en 1990, en los dos transectos de 30 m de longitud localizados en la zona pastada y en la protegida del pastoreo. Los bancos de semillas se recolectaron recogiendo la vegetación y la capa superficial del suelo (hasta 1 cm de profundidad) dentro de un cilindro de 8 cm de diámetro. El muestreo se repitió dos veces: en febrero y en septiembre. En el muestreo de febrero se estimaron las semillas que forman el *BANCO PERMANENTE* y en el de septiembre se estimaron éstas más las aportadas por la vegetación de 1990 (*BANCO RECARGADO*). La diferencia entre ambos permitió estimar la *RECARGA* de semillas de la estación. Las muestras se tomaron sobre una línea adyacente y paralela al transecto en que se muestreó la vegetación.

En cada transecto se recogieron muestras en dos manchas de composición florística contrastada y en una zona de posición intermedia. En la Tabla 4.1 se indica, para cada transecto, la localización de las tres regiones estudiadas y el número de muestras recogidas en cada una de ellas. La elección de las regiones a estudiar se hizo en base a los resultados obtenidos en el muestreo de la vegetación de 1989 (expuestos en el Capítulo 3). En el transecto pastado, tal y como se ha discutido en el capítulo anterior, existe una baja estructuración de la comunidad, por lo que se eligió una región al principio del transecto (entre las posiciones 19 y 32),

y una región hacia el final del transecto, en donde disminuye la proporción de gramíneas anuales y aumentan las gramíneas perennes (entre las posiciones 97 y 147). Como región de posición intermedia se eligió la comprendida entre las posiciones 61 y 84. En el transecto no pasado se eligieron como zonas de composición florística contrastada las comprendidas entre las posiciones 12 a 59 y 109 a 117. La primera región (NP1) corresponde a una zona dominada por gramíneas, tanto anuales como perennes, mientras que NP3 corresponde a una región en que las gramíneas son mucho menos abundantes y aparecen como grupo dominante las leguminosas, siendo también abundantes las compuestas y las especies pertenecientes a otras familias. La zona intermedia se localiza entre las posiciones 60 y 91 y corresponde a una zona de transición florística, en la que las gramíneas disminuyen en representación y aumentan el resto de los grupos.

	PASTADO			NO PASTADO		
	P1	P2	P3	NP1	NP2	NP3
Localización (posiciones)	19-32	61-84	97-147	12-59	60-91	109-117
Número de muestras banco permanente (febrero '90)	5	10	14	6	10	5
Número de muestras banco recargado (septiembre '90)	5	10	10	10	10	5

TABLA 4.1. Número de muestras recogidas en cada región de vegetación para el estudio de los bancos de semillas. En la primera fila de la Tabla se indican las posiciones entre las que se recogieron las muestras y con cuya vegetación se han comparado.

Las muestras se trasladaron en bolsas de plástico al laboratorio, en donde se dejaron secar al aire durante 15 días. Posteriormente se trituraron suavemente con un rodillo de madera y se guardaron en bolsas de papel cerradas.

El banco de semillas se determinó por germinación, para lo cual se extendieron las muestras en bandejas de aluminio doméstico de 29x23 cm (667 cm<sup>2</sup> de superficie). Para evitar la desecación, en el fondo de cada bandeja se dispuso una capa de vermiculita de unos 3 cm de espesor, cubierta por una capa fina de arena de río lavada y libre de semillas. Sobre este lecho se extendieron los bancos de semillas dispersándolos con un tamiz. Se mantuvieron a temperatura ambiente y se regaron a diario.

Las plántulas se eliminaron en cuanto fueron identificadas, para mantener las densidades bajas. Cuando fue posible, las determinaciones se hicieron hasta el nivel de especie. Para ello se utilizaron como referencia las plántulas de semillas recogidas en años anteriores y las floras disponibles (Chancellor 1964; Hanf 1976). Algunas especies que no pudieron ser distinguidas se agruparon. En el APÉNDICE XI se recogen las categorías establecidas.

### **II 1.3. Tratamiento de datos.**

La dispersión de las semillas de cada especie en cada transecto se ha estimado comparando el aporte de semillas que recibe cada región analizada, con la abundancia de las plantas que las produjeron. El aporte de semillas a cada región se ha estimado restando a su reserva en el banco recargado (recogido en septiembre), la reserva estimada en el banco permanente (recogido en febrero).

La abundancia de cada especie en el banco de semillas de cada región y en cada fecha de muestreo se ha hallado sumando su abundancia en todas las muestras recogidas en esa región.

La abundancia de cada especie en la vegetación de cada región se ha estimado promediando sus valores de abundancia (en una escala entre 1 y 4) en los cuadros de 20x20 cm utilizados para el muestreo de la vegetación (Capítulo 3) y adyacentes

al lugar en donde se han recogido los bancos. Así, por ejemplo, la abundancia de las especies en la vegetación de P1 (ver Tabla 4.1) se ha hallado promediando sus valores de abundancia en las 14 unidades de muestreo localizadas entre las posiciones 19 y 32 del transecto no pastado. Por lo tanto, se ha estimado la abundancia de las especies en la vegetación referidos a una superficie de 20 x 20 cm (400 cm<sup>2</sup>). Para que la abundancia de las especies en los bancos y en la vegetación fueran comparables, los valores de abundancia específica en los bancos de semillas también se han referido a 400 cm<sup>2</sup>.

## II 2. RESULTADOS.

En las Figuras 4.1 a 4.22 se muestran los resultados obtenidos para las especies más abundantes en la vegetación y en el banco de semillas. Para cada una de ellas se ha representado su abundancia en la vegetación y en los bancos (permanente y recargado) en cada región y para cada transecto. También se ha representado la recarga de semillas de cada región en la estación analizada (banco recargado-banco permanente).

En el área no pastada hay muchas especies abundantes en las que se ha detectado una buena correspondencia entre su frecuencia en la vegetación y el aporte de semillas de la estación, lo que podría ser indicativo de una baja capacidad de dispersión en ausencia del ganado. Esto ocurre, por ejemplo, con las cuatro especies que son mucho más abundantes en esta zona que en la pastada (*Leontodon longirostris*, *Ornithopus compressus*, *Trifolium campestre* y *Rumex bucephalophorus*) (Figuras 4.1 a 4.4). Otras especies (*Vulpia spp.*, *Agrostis+Molineriella* y *Tolpis barbata*) además de en la zona protegida del pastoreo, también muestran una buena correspondencia en el área pastada (Figuras 4.5 a 4.7), pero hay otras (*Bromus hordeaceus*, *Carlina racemosa* y *Polycarpon tetraphyllum*) en las que esta correspondencia sólo se detecta en el área protegida, pues en la pastoreada es mucho más difusa, a pesar de que son abundantes en las dos zonas (Figuras 4.8 a 4.10).

En el área pastada es mucho más común no encontrar relación entre la frecuencia de las especies en la vegetación y el aporte de semillas de la estación, así en la mayoría de las especies que son notablemente más abundantes en este área que en la zona protegida (*Medicago polymorpha*, *Trifolium subterraneum*, *Cerastium glomeratum*, *Plantago lagopus*, *Diplotaxis catholica*, *Juncus bufonius*, *Poa annua*, *Medicago polymorpha*, *Chamaemelum* spp., *Spergularia rubra* y *Silene gallica*), esta correspondencia no existe. Las especies de este grupo, experimentan recarga de semillas en algunas de las regiones analizadas, a pesar de haber estado ausentes de la vegetación o bien no sufren recarga de semillas, habiendo sido muy abundantes en la vegetación. Esto puede deberse a la existencia de dispersión o a una producción de semillas diferencial en las distintas regiones estudiadas.

Sólo se ha registrado una especie (*Galium parisiense*) que es abundante tanto en la zona pastada como en la no pastada y para la que no existe una buena correspondencia entre su abundancia en la vegetación y en el banco, lo que podría indicar una dispersión más o menos eficiente en las dos zonas, y una especie (*Crepis capillaris*) que siendo abundante en las dos zonas muestra una buena relación entre la vegetación y el aporte de semillas en la zona pastada, pero aparentemente no sufre recarga de semillas en la zona protegida.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

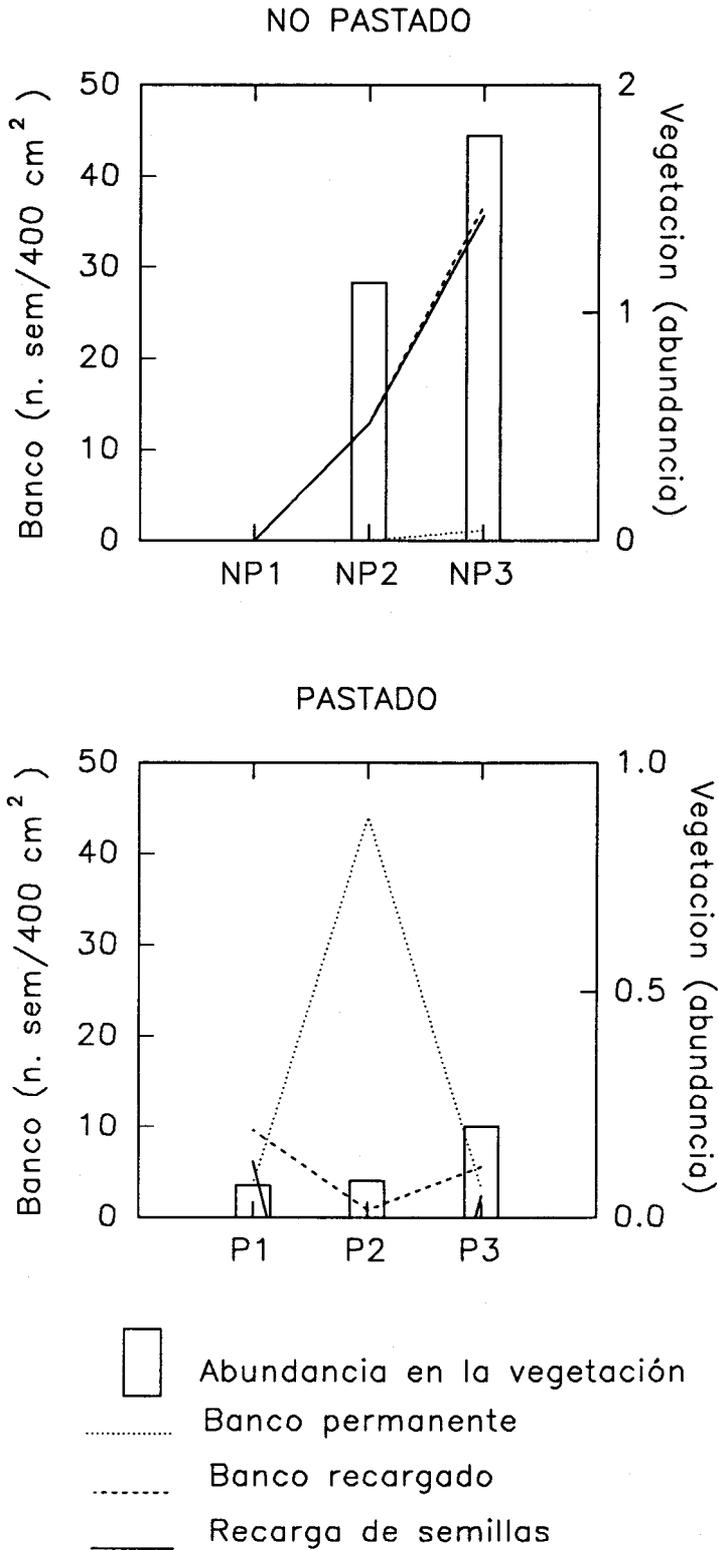


FIGURA 4.1. Abundancia de *Leontodon longirostris* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas a las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

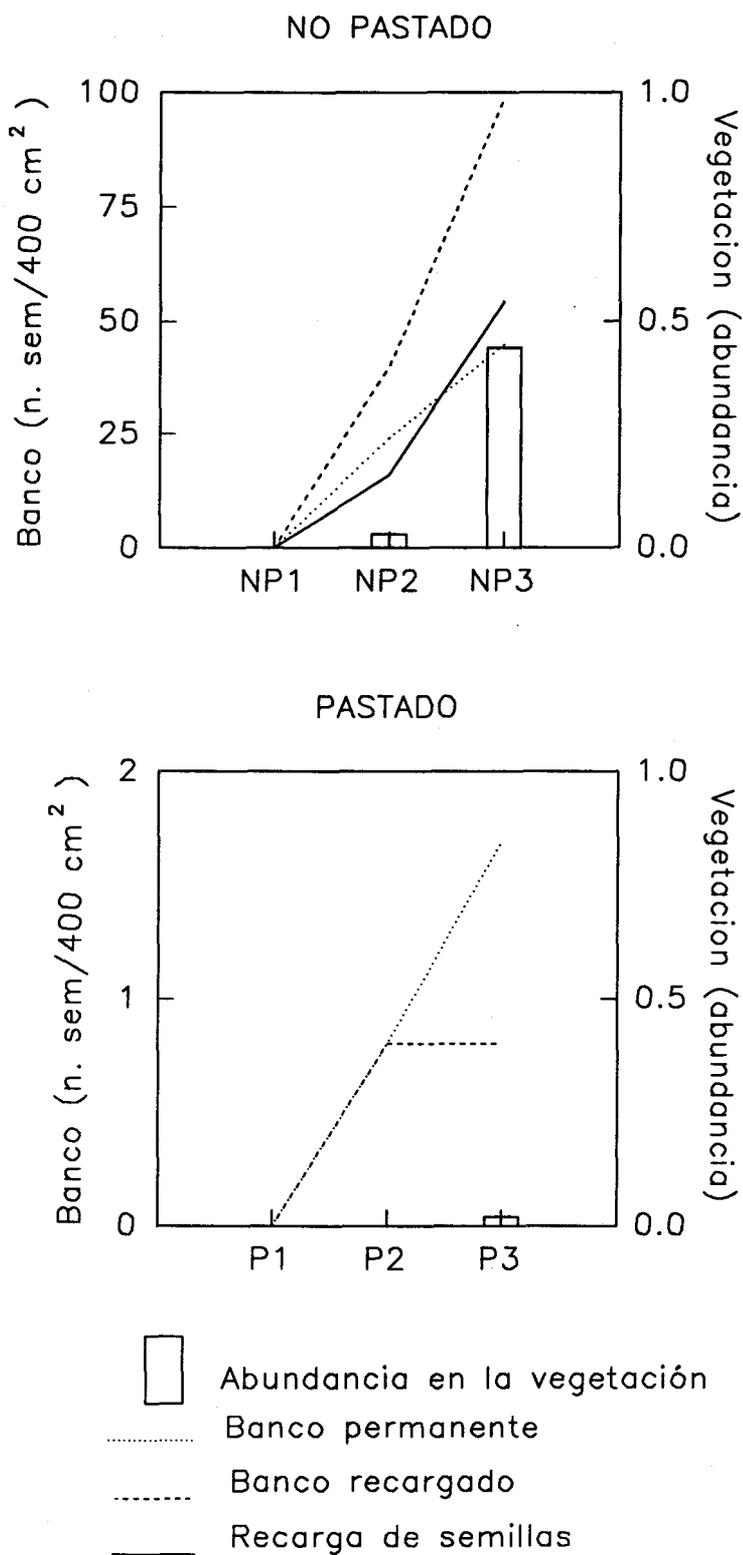


FIGURA 4.2. Abundancia de *Ornithopus compressus* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

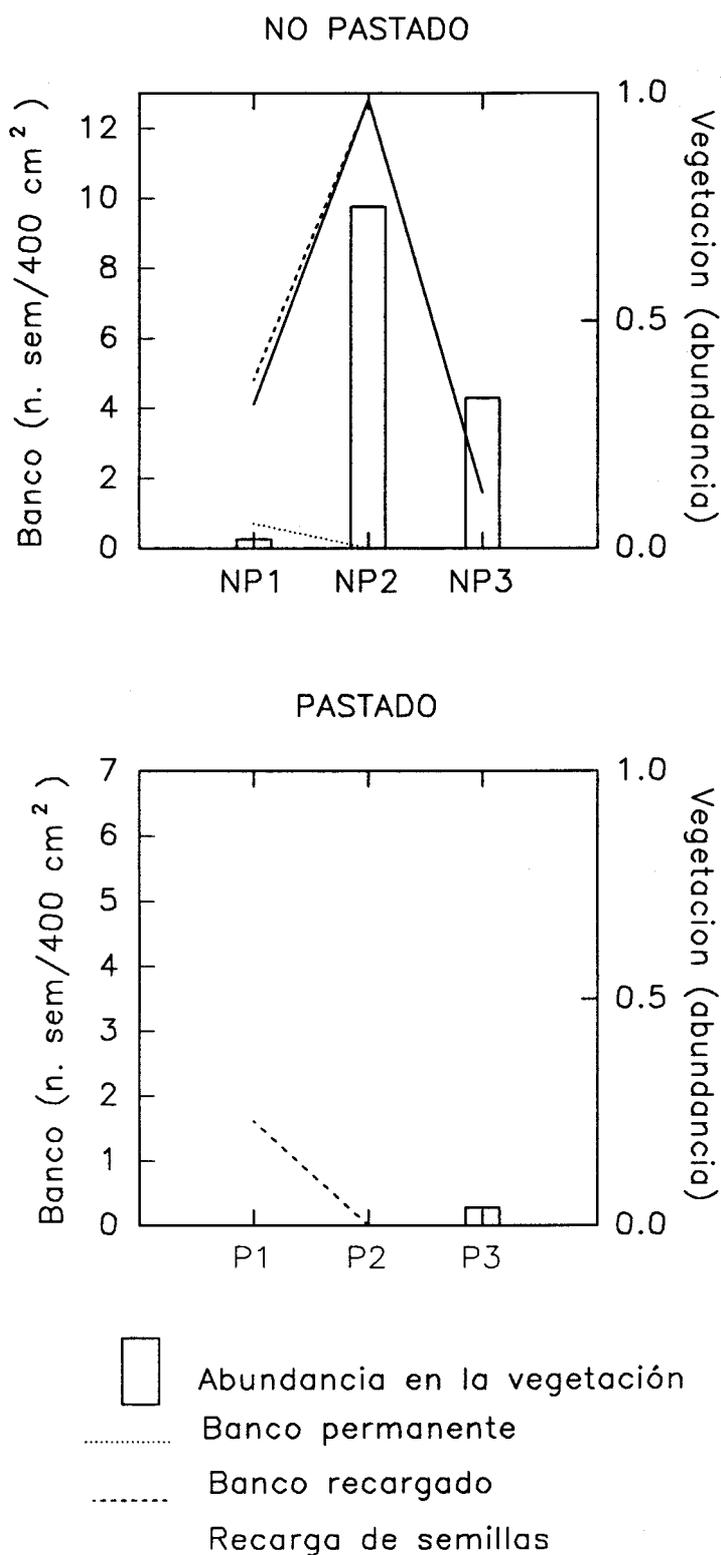


FIGURA 4.3. Abundancia de *Trifolium campestre* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas a las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

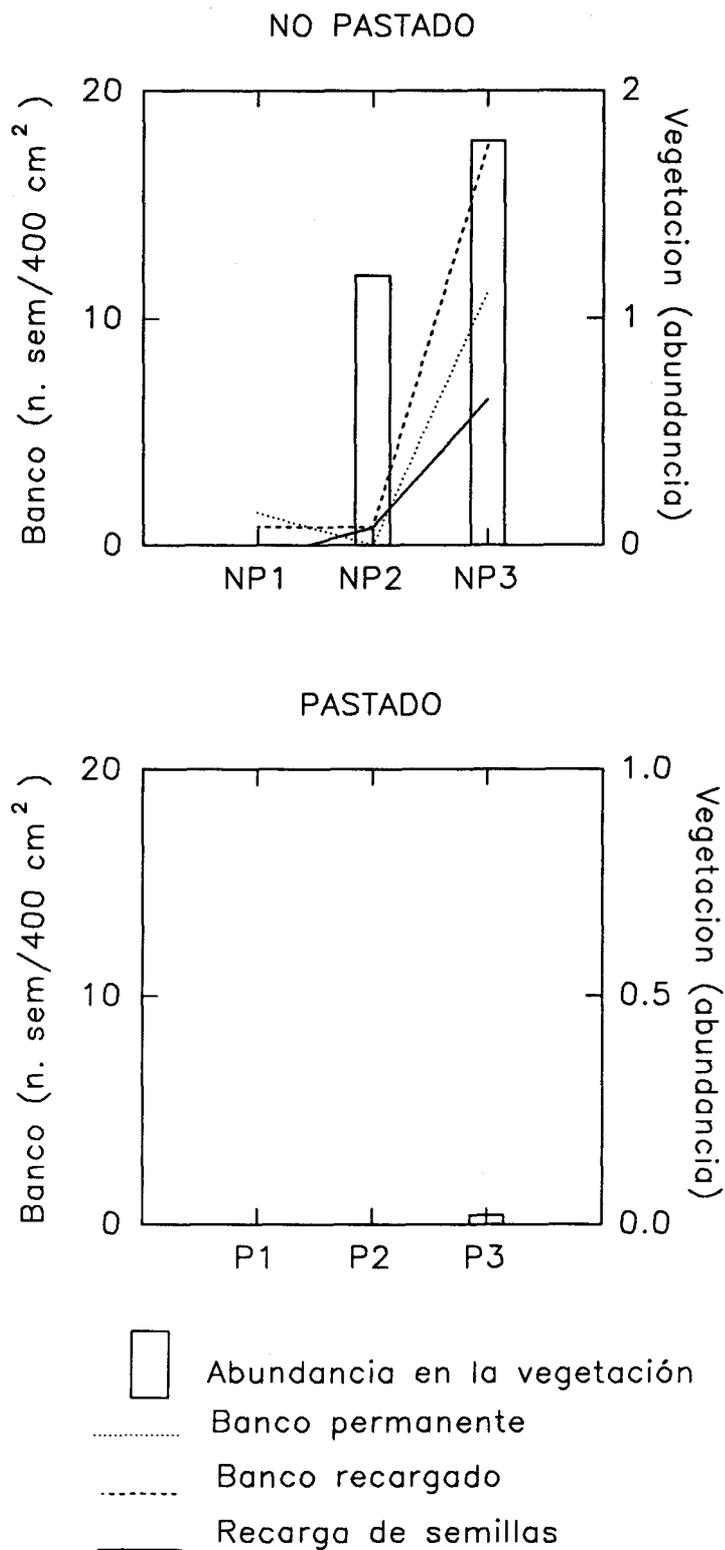


FIGURA 4.4. Abundancia de *Rumex bucephalophorus* en los bancos de semillas (permanente y recargado), en la vegetación de 1990 y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

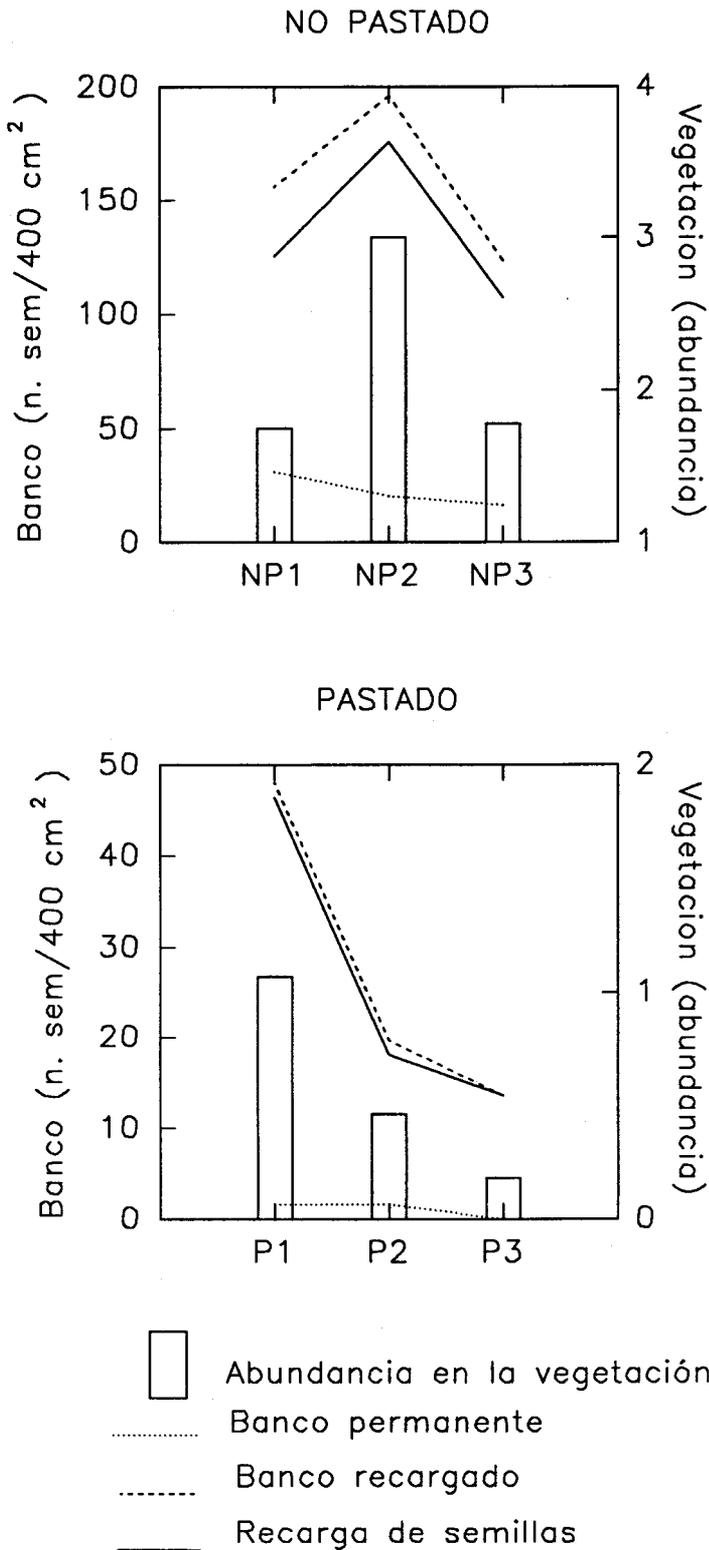


FIGURA 4.5. Abundancia de *Vulpia spp.* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

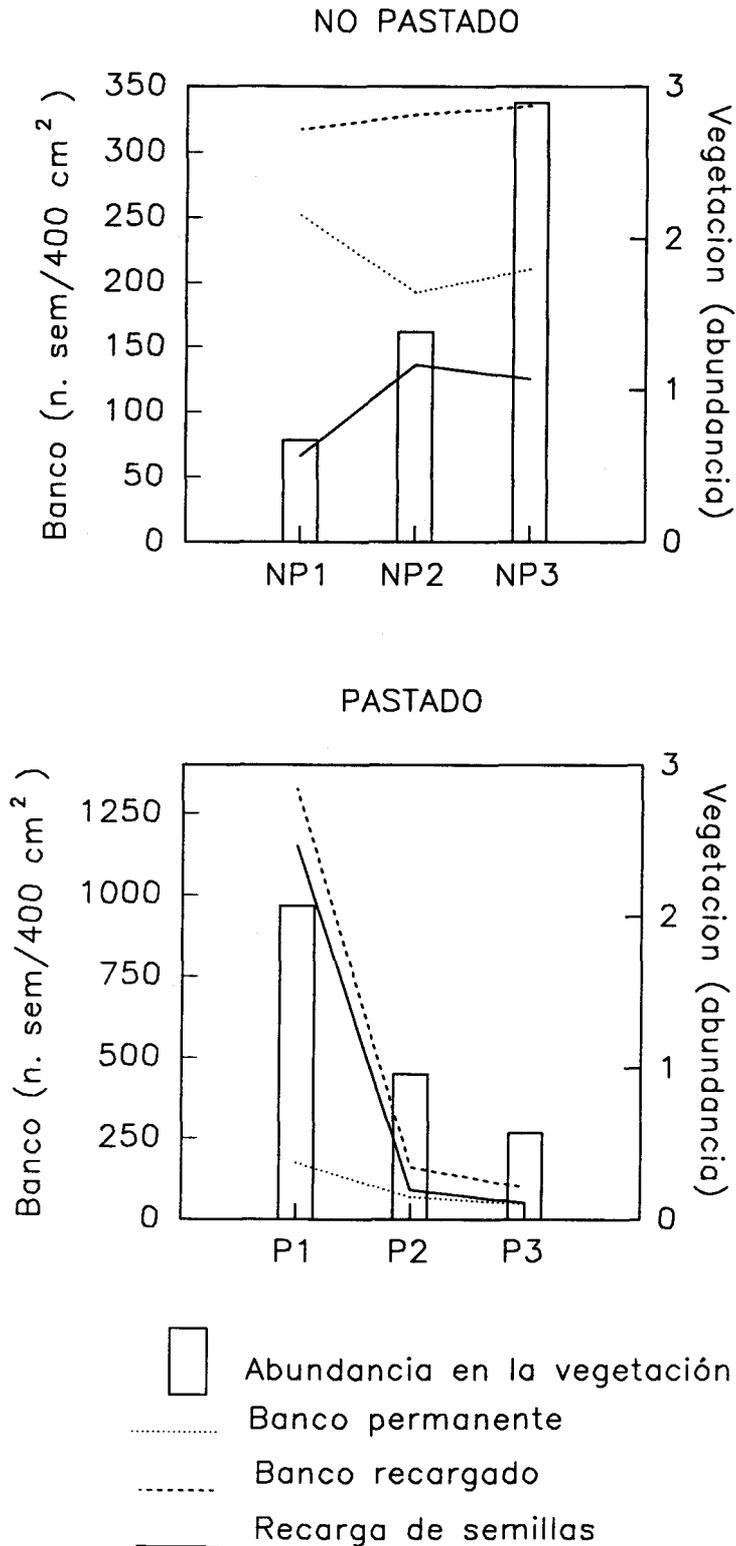


FIGURA 4.6. Abundancia de *Agrostis pourretii* + *Molineriella minuta* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

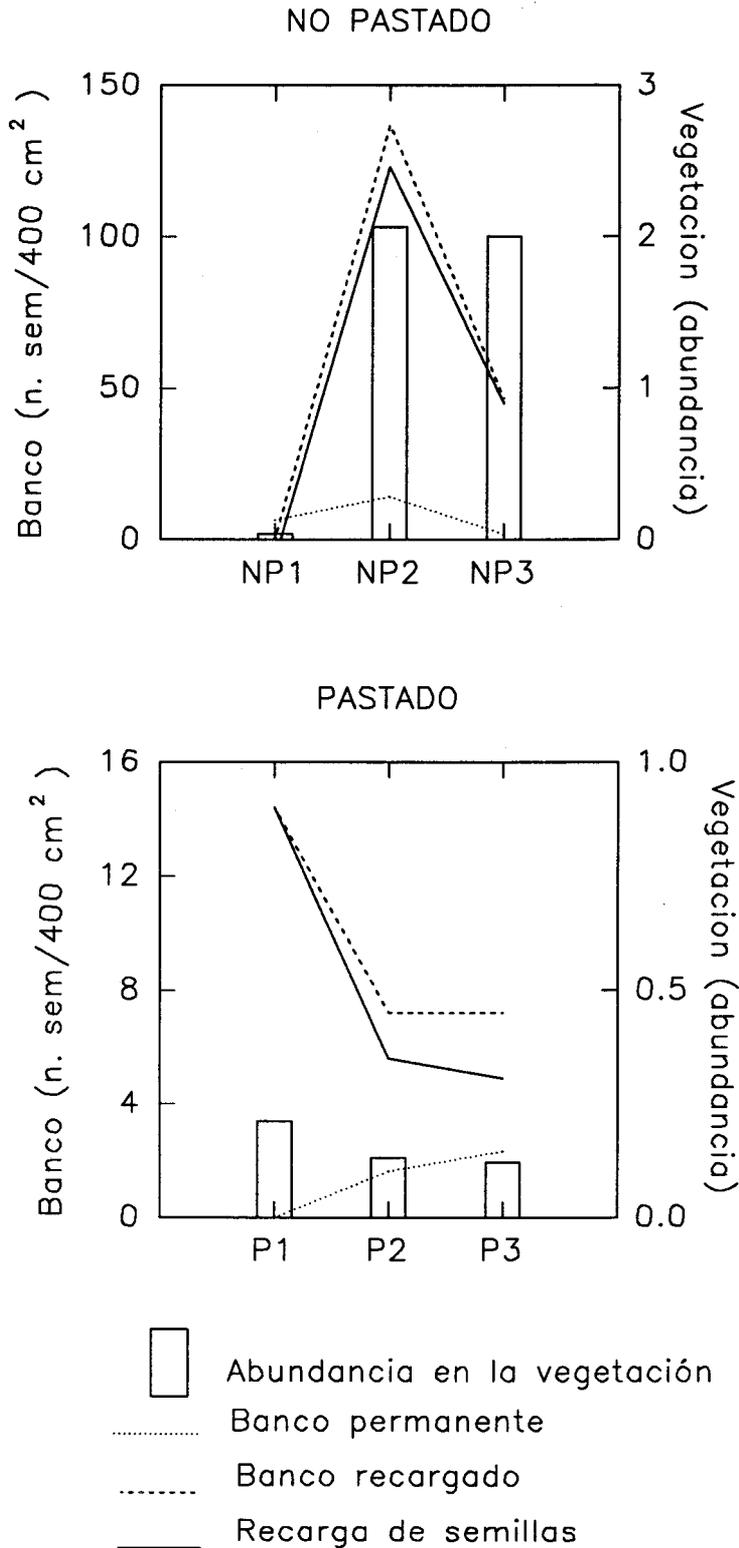


FIGURA 4.7. Abundancia de *Tolpis barbata* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

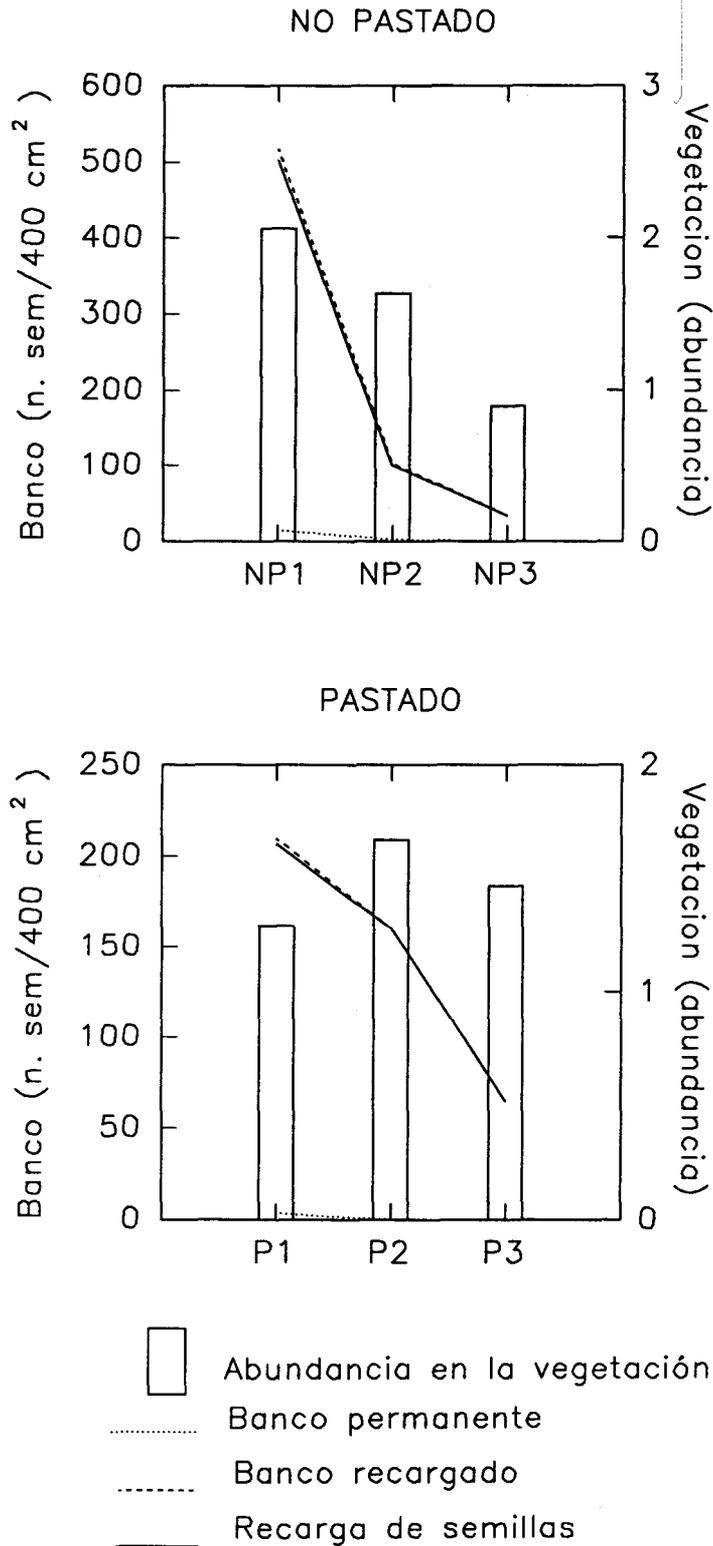


FIGURA 4.8. Abundancia de *Bromus hordeaceus* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

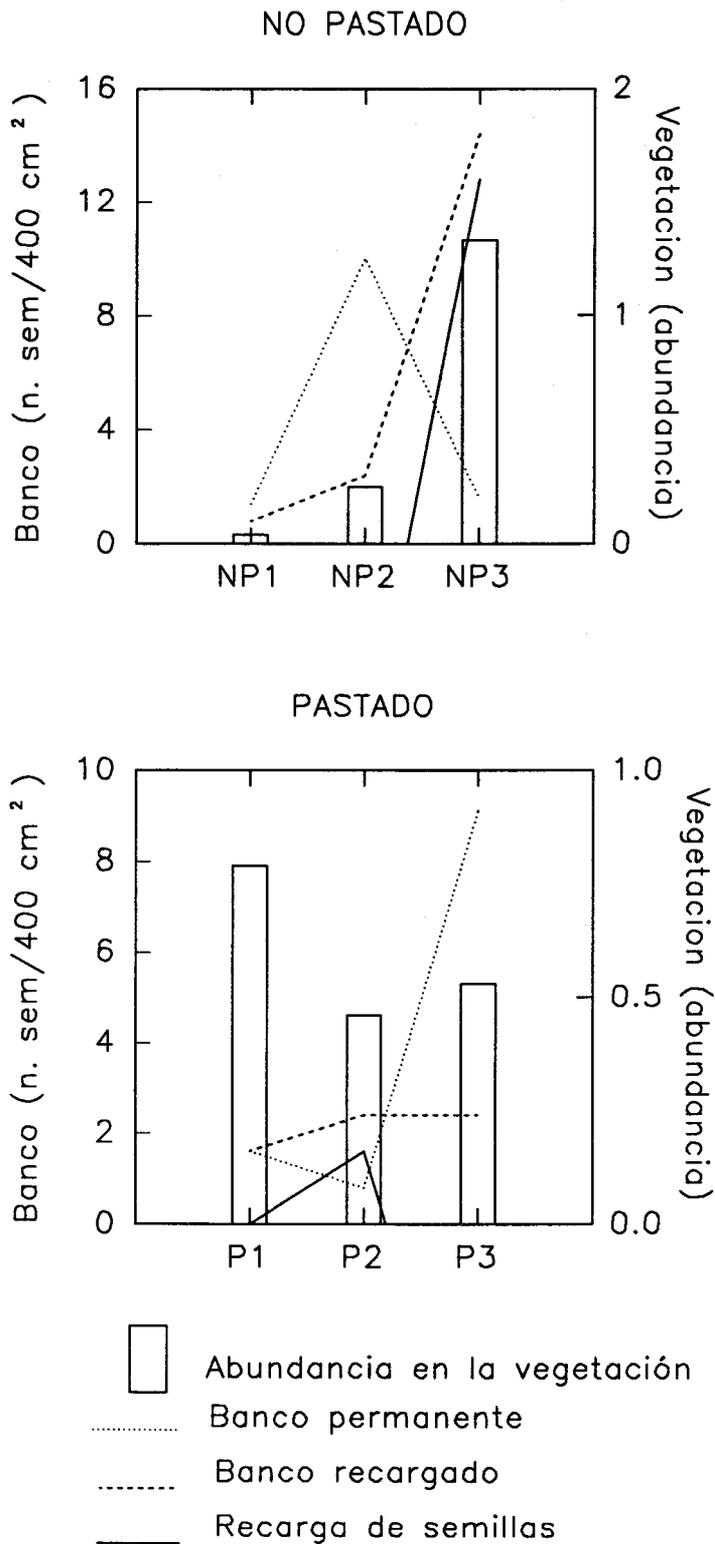


FIGURA 4.9. Abundancia de *Carlina racemosa* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

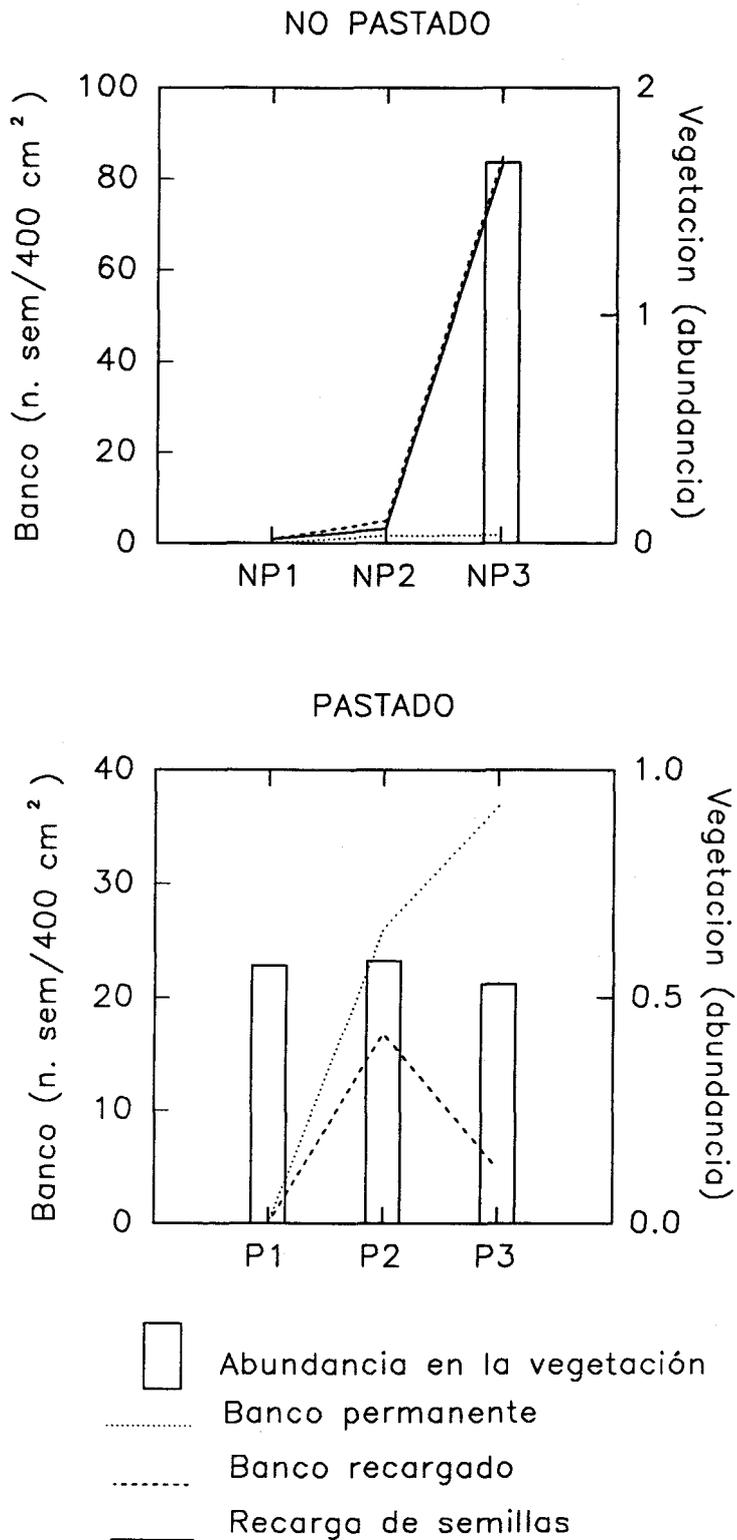


FIGURA 4.10.

Abundancia de *Polycarpon tetraphyllum* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

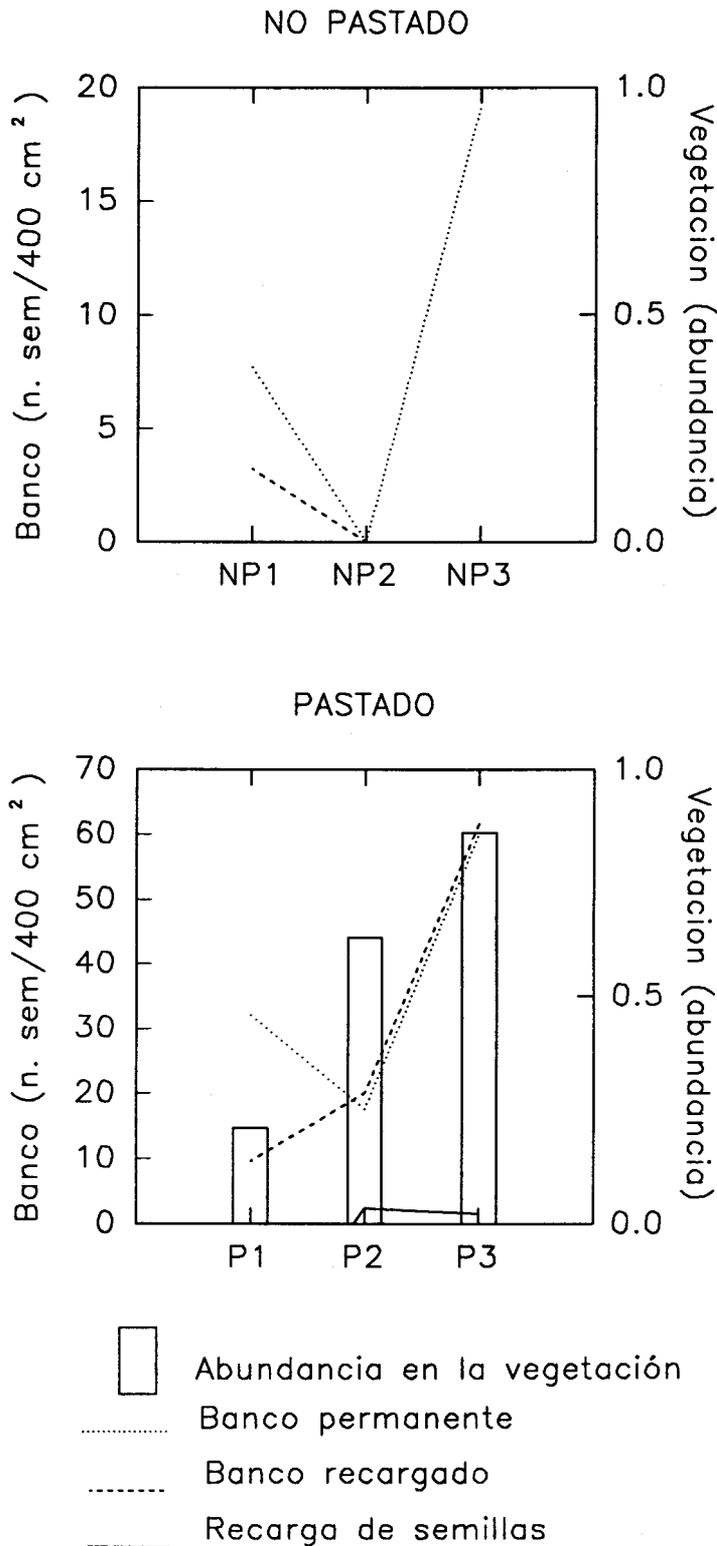


FIGURA 4.11.

Abundancia de *Medicago polymorpha* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

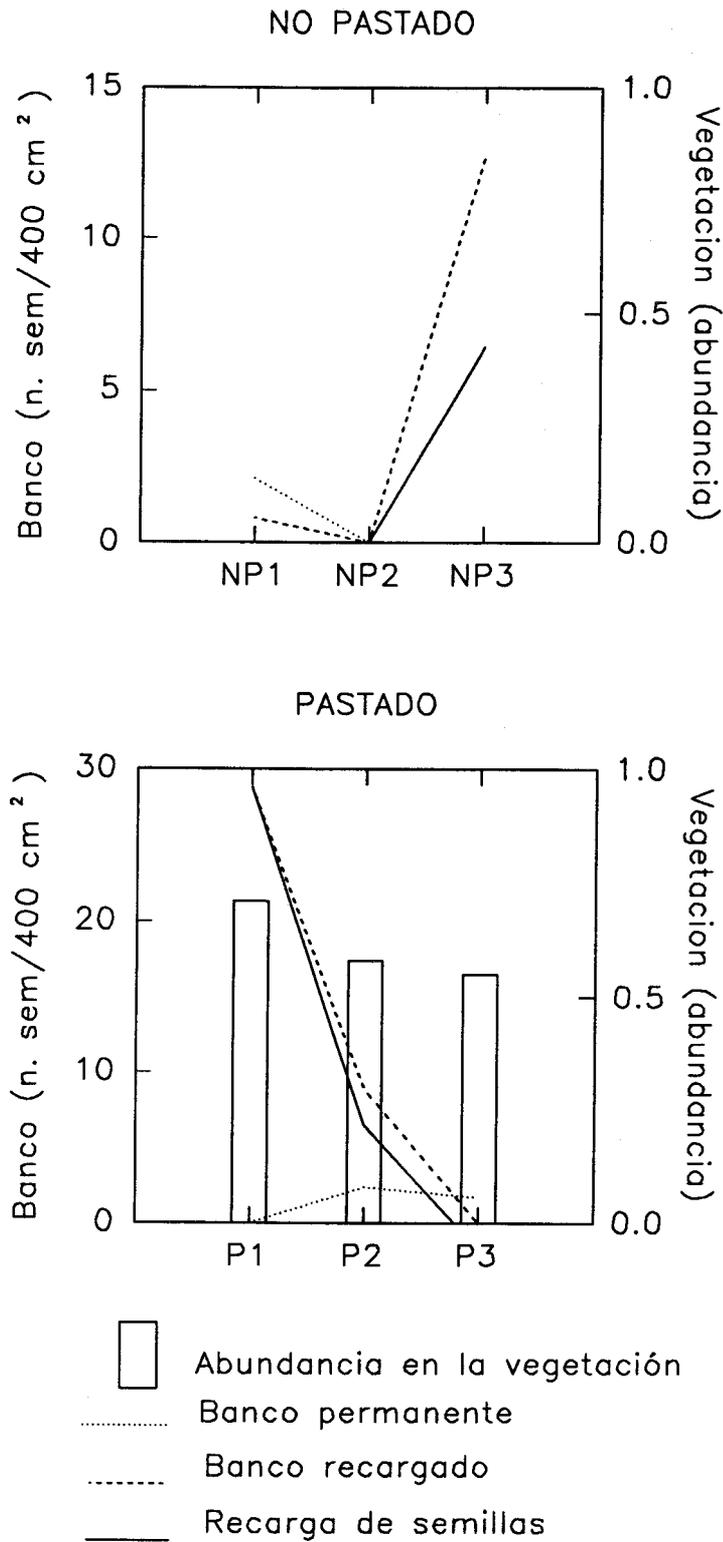


FIGURA 4.12.

Abundancia de *Trifolium subterraneum* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

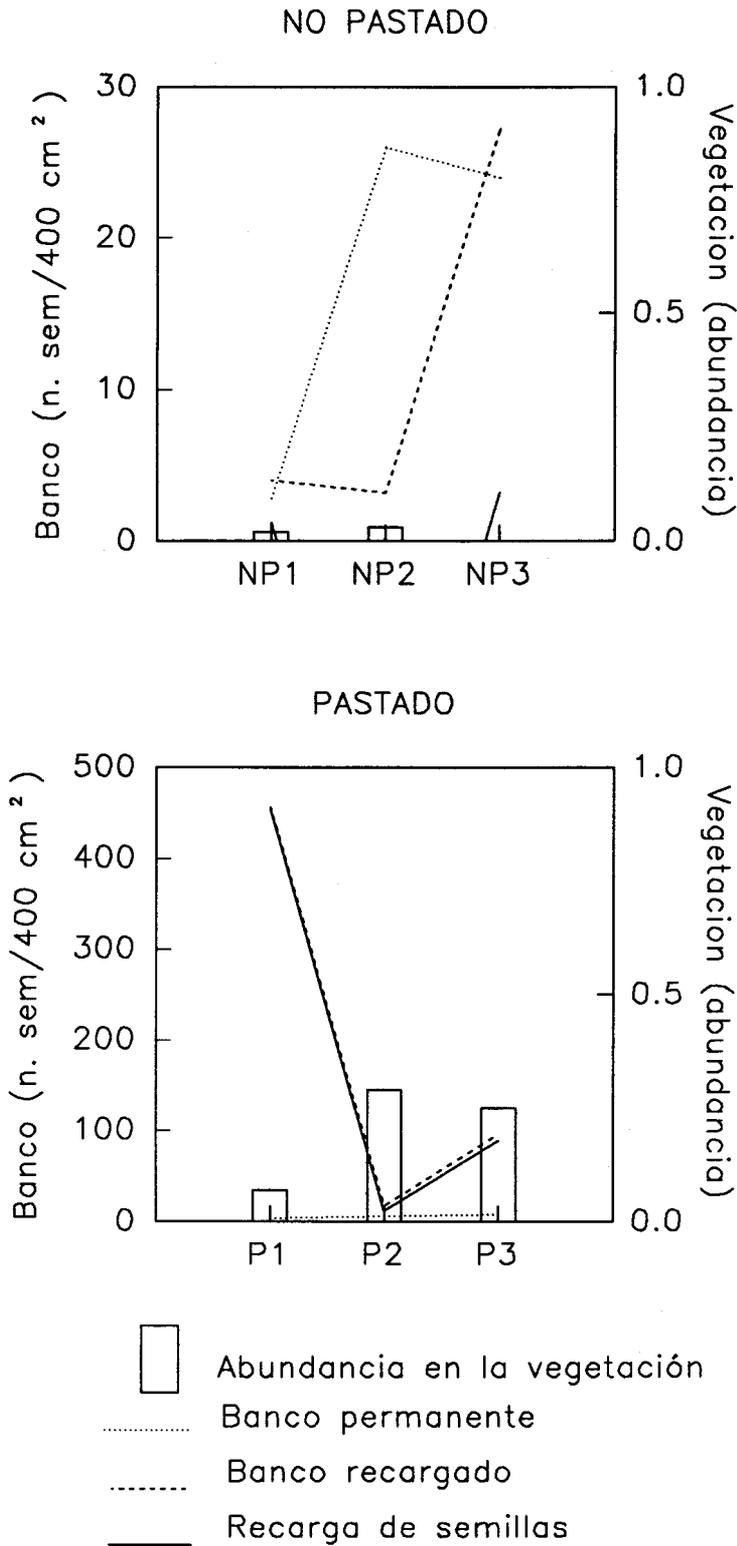


FIGURA 4.13.

Abundancia de *Cerastium glomeratum* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

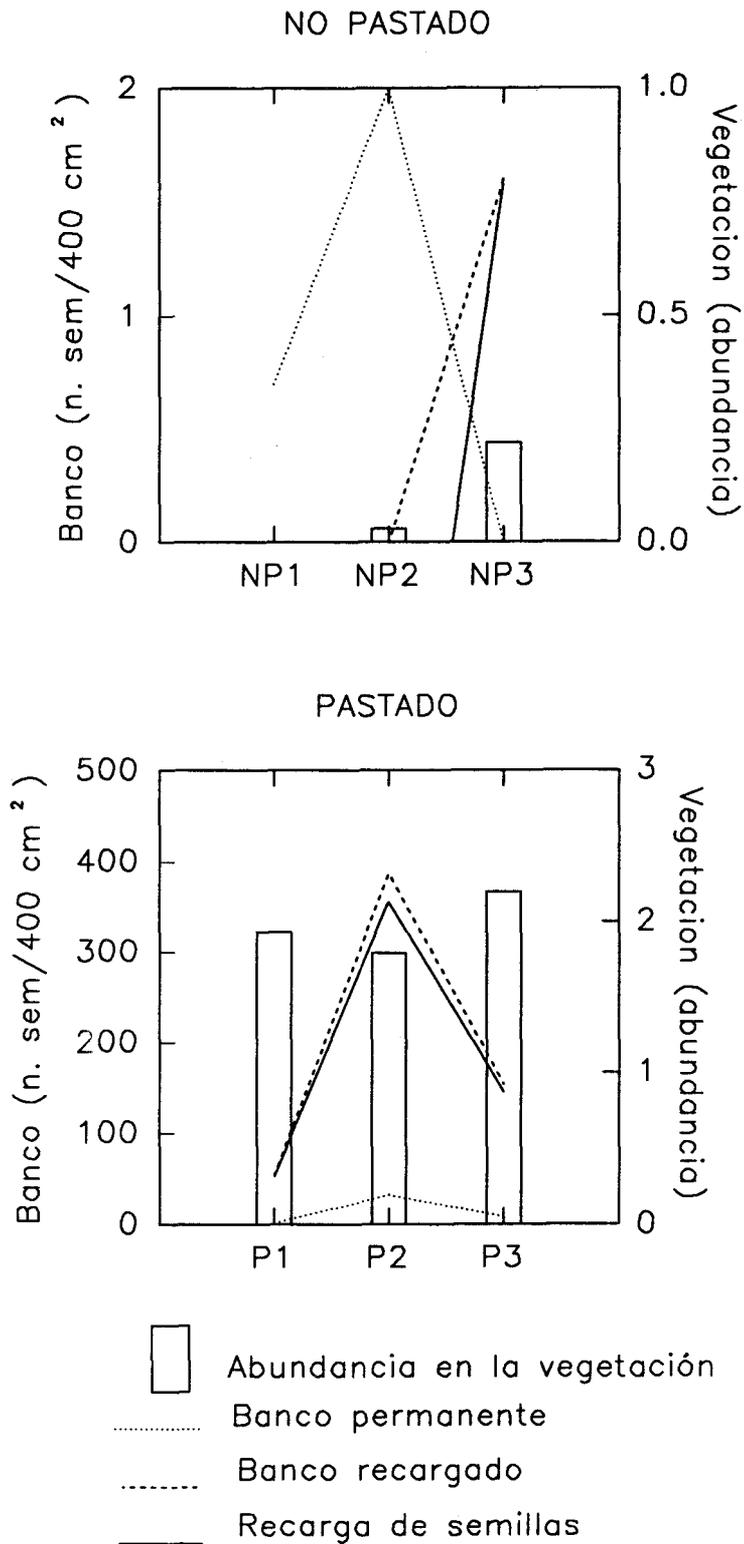


FIGURA 4.14.

Abundancia de *Plantago lagopus* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

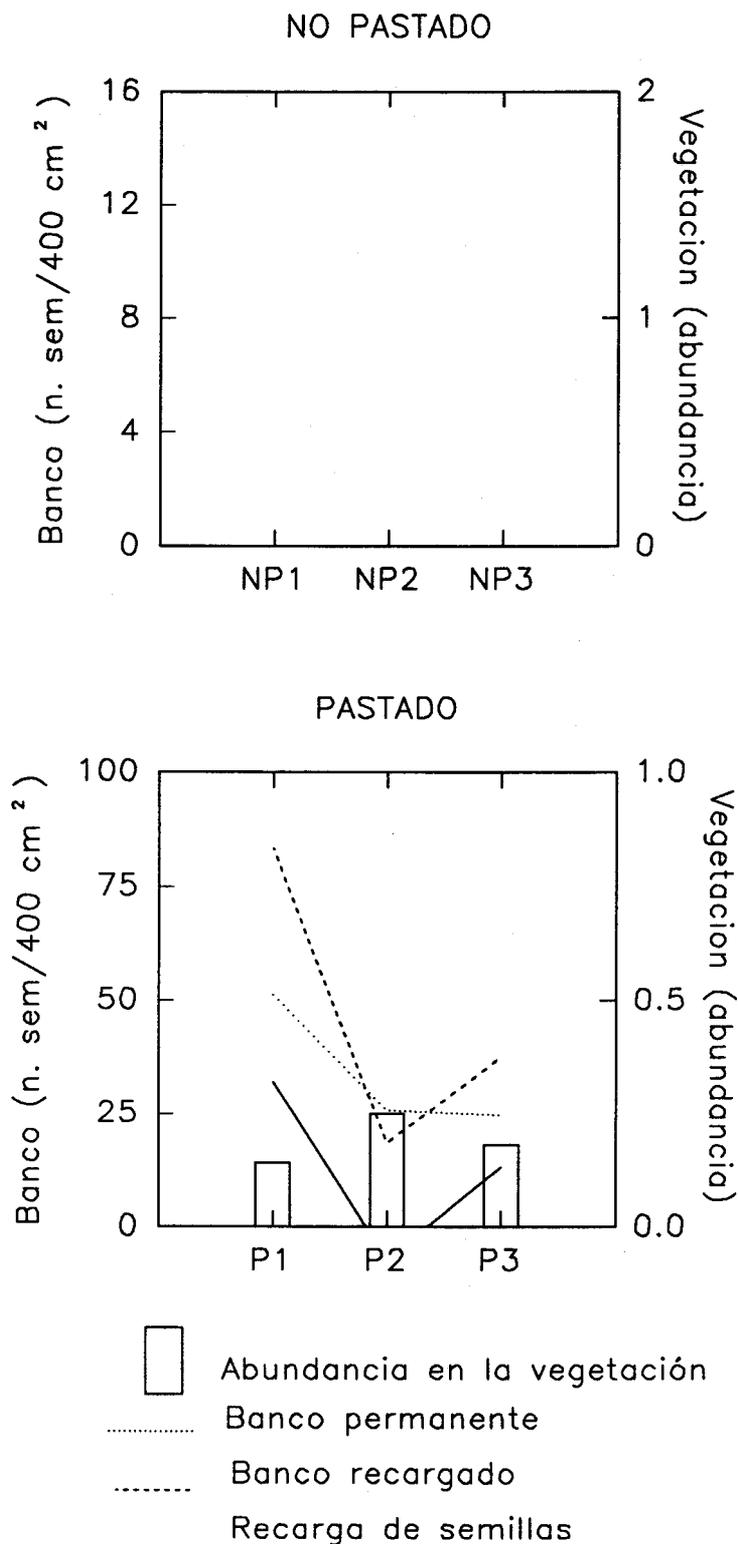


FIGURA 4.15.

Abundancia de *Diplotaxis catholica* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

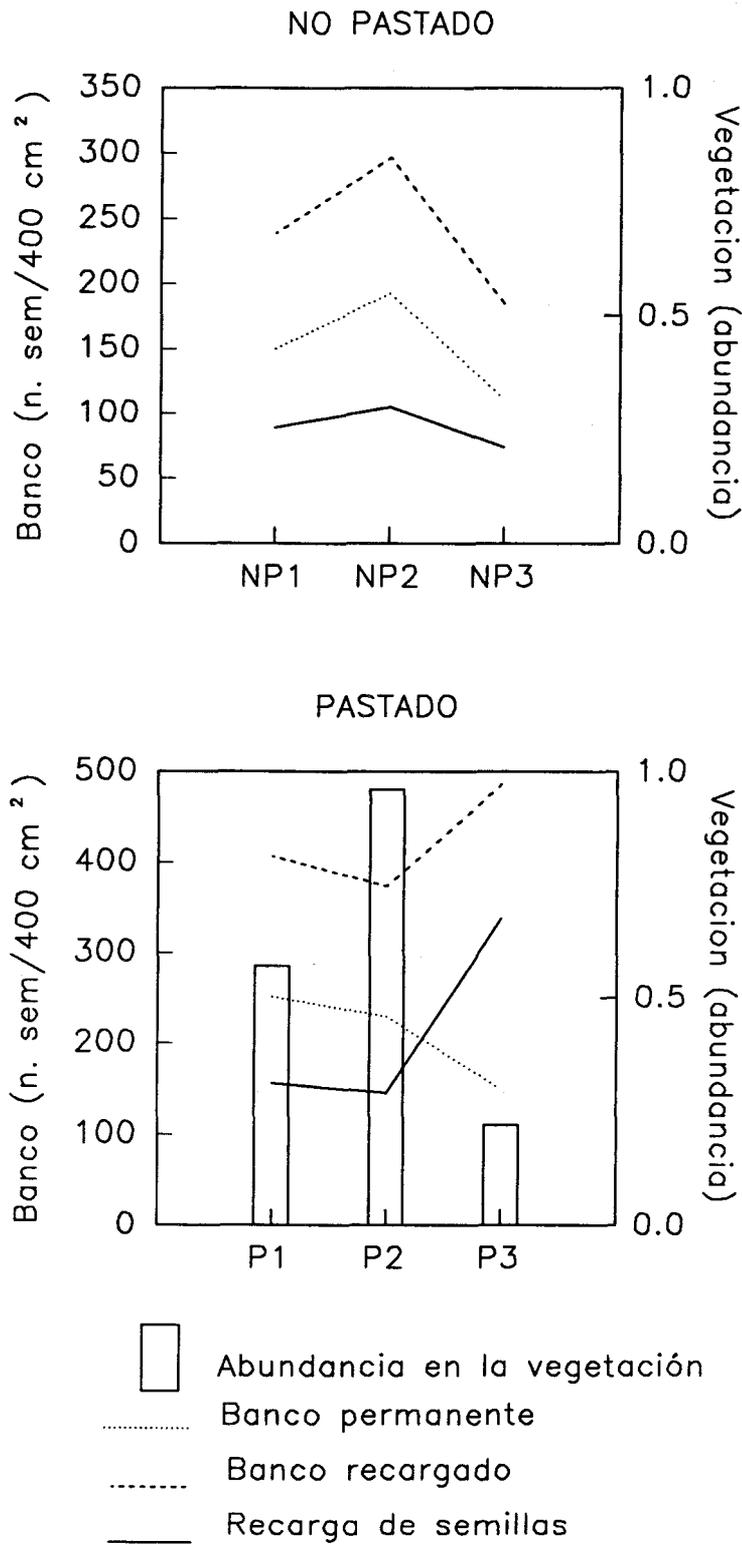


FIGURA 4.16.

Abundancia de *Juncus bufonius* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

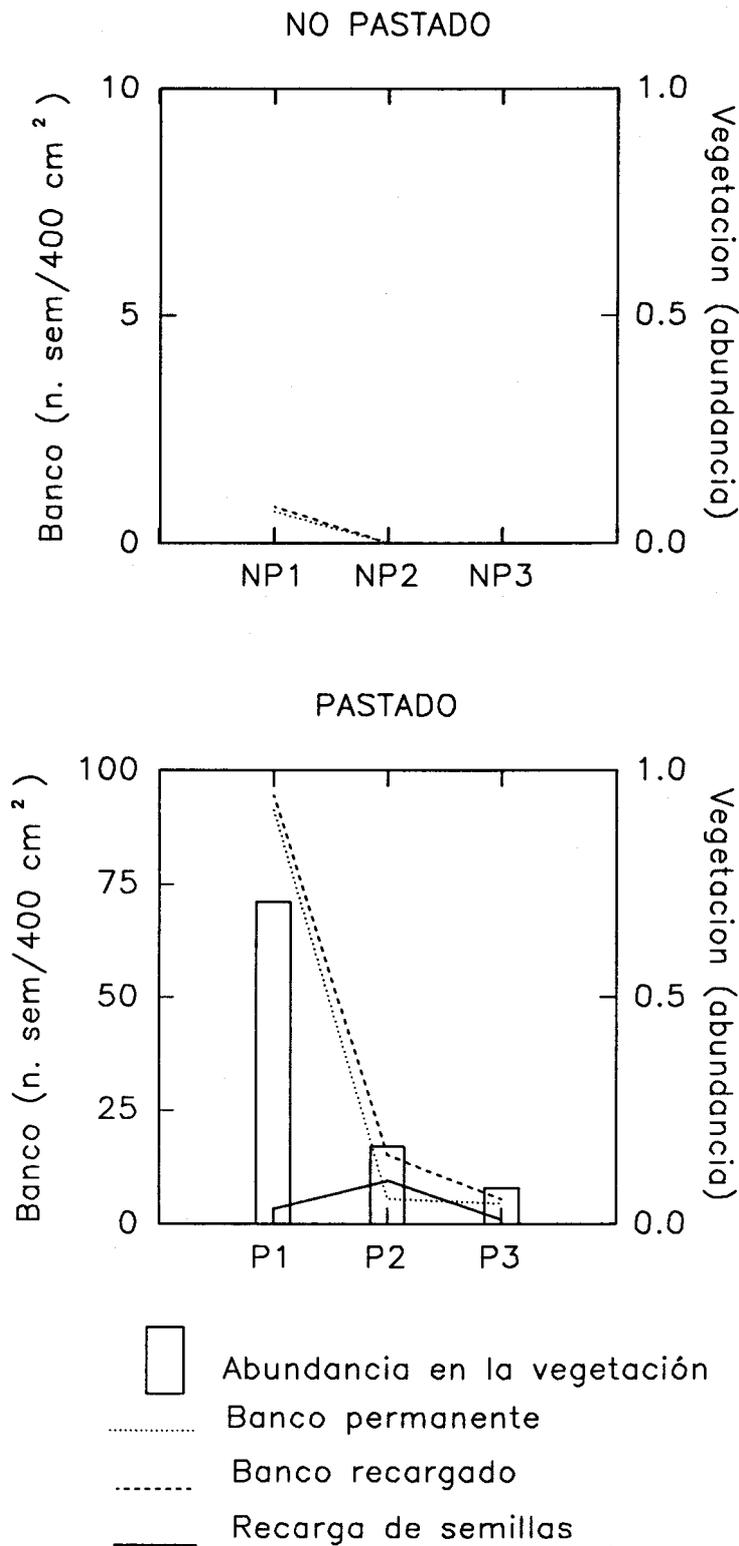


FIGURA 4.17.

Abundancia de *Poa annua* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

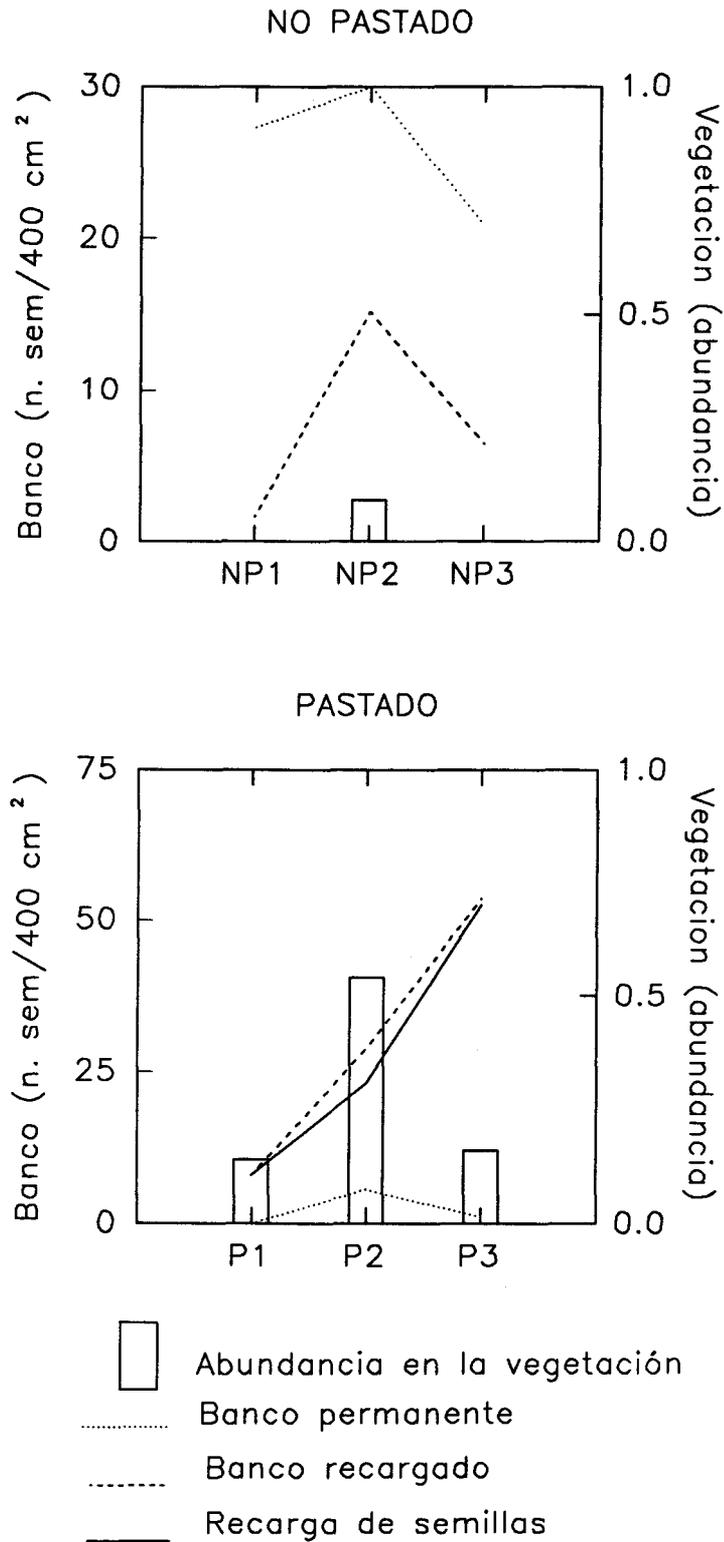


FIGURA 4.18.

Abundancia de *Chamaemelum spp.* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

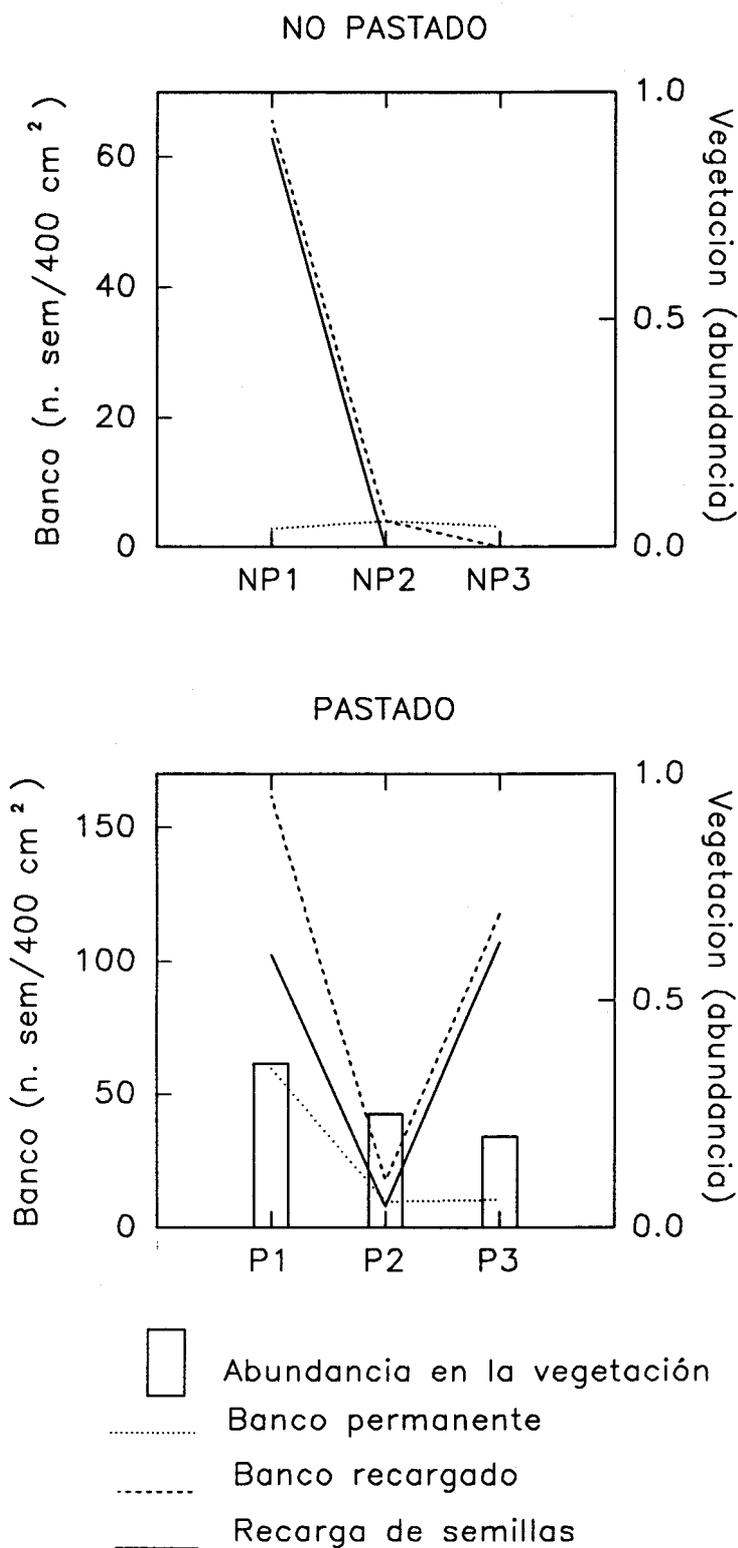


FIGURA 4.19.

Abundancia de *Spergularia rubra* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

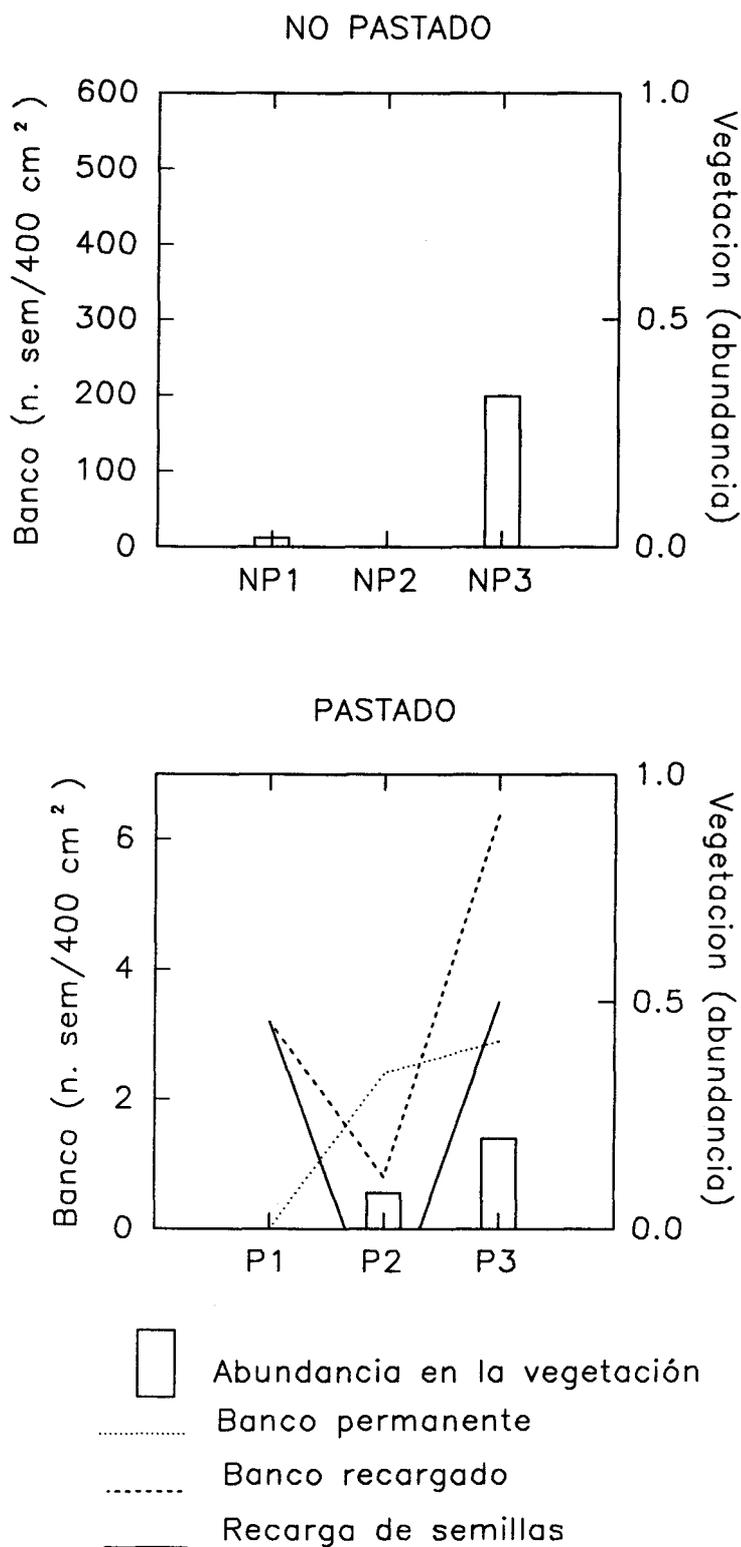


FIGURA 4.20.

Abundancia de *Silene gallica* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

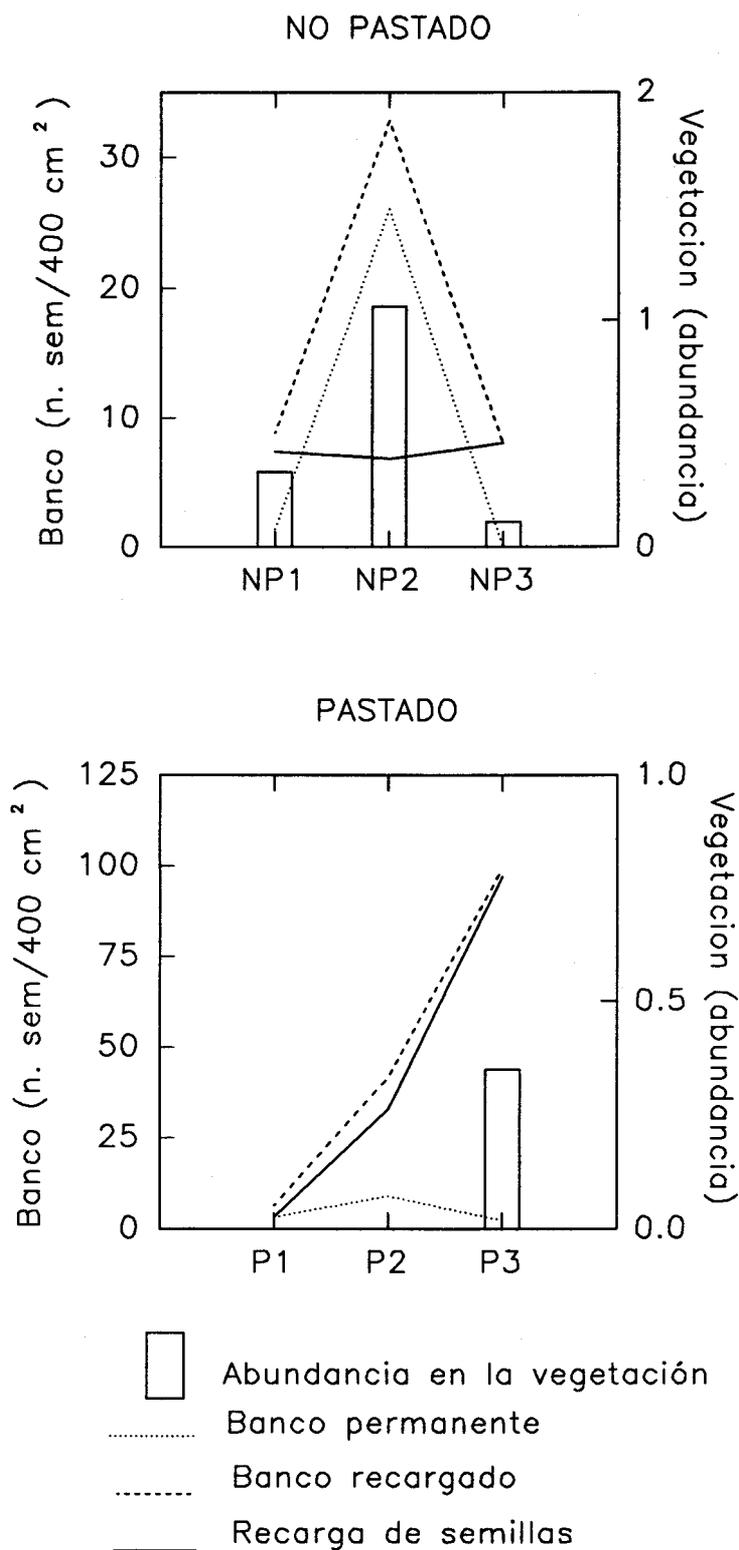


FIGURA 4.21.

Abundancia de *Galium parisiense* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Dispersión.

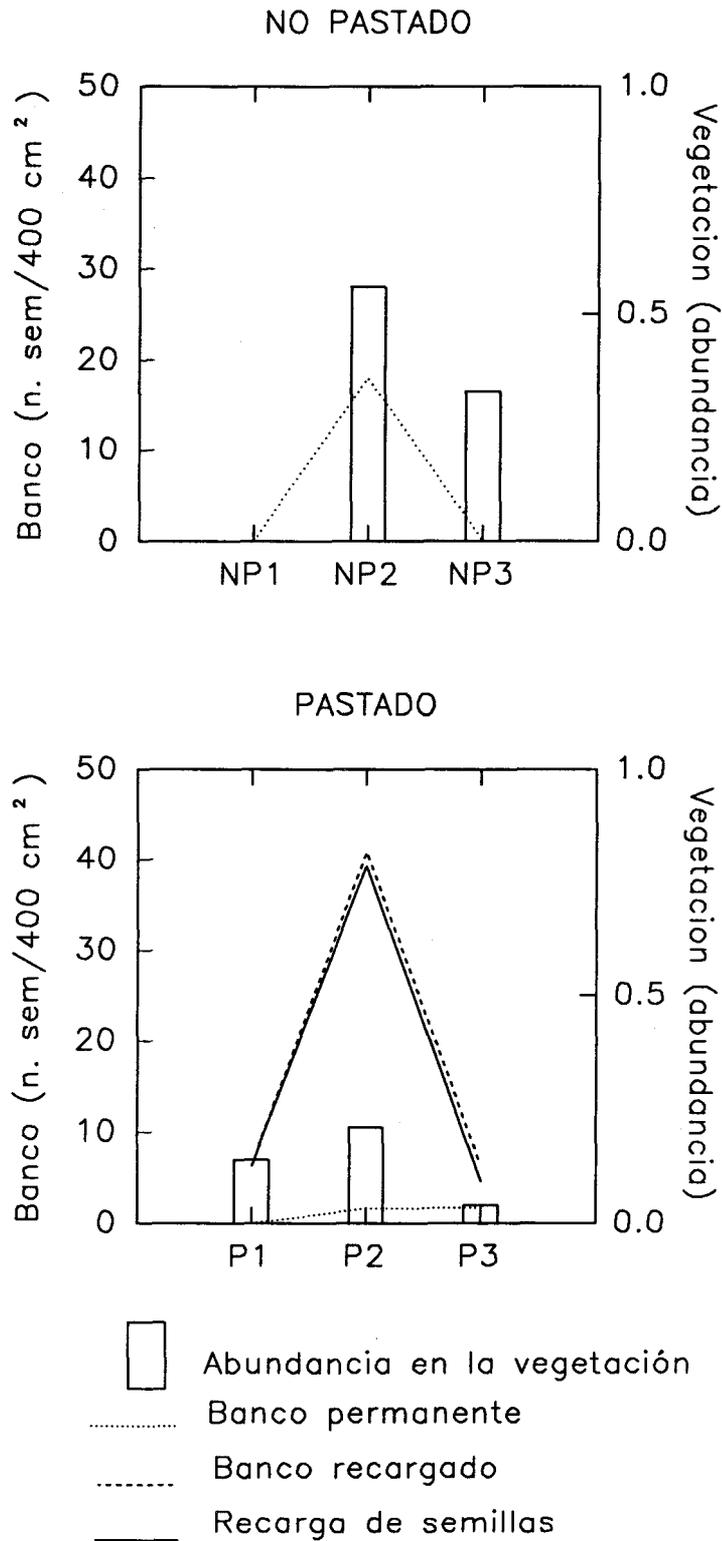


FIGURA 4.22.

Abundancia de *Crepis capillaris* en la vegetación de 1990, en los bancos de semillas (permanente y recargado) y en el aporte de semillas de las tres regiones analizadas en cada uno de los transectos de estudio.

### II 3. DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos apuntan a que la dispersión de las especies es menor en el área protegida que en la pastada, pero no pueden considerarse definitivos, debido fundamentalmente a la metodología seguida para estimar la capacidad de dispersión de las especies.

En el método empleado se parte de la hipótesis de que una mala correspondencia entre la vegetación y el aporte de semillas indica que existe dispersión. Esto es cierto en el caso de que aparezcan semillas allí donde la especie esté ausente de la vegetación, si asumimos que las semillas aportadas proceden únicamente del transecto en el que se ha muestreado la vegetación y no de las zonas adyacentes. Pero cuando la especie está presente en las tres regiones estudiadas, una producción diferencial de semillas en las distintas zonas podría arrojar los mismos resultados. Éste es el caso de *Bromus hordeaceus*, *Plantago lagopus* o *Chamaemelum spp.* en la zona pastada, ya que están presentes en la vegetación de las tres regiones estudiadas, pero su abundancia no guarda relación con el aporte de semillas estimado.

Por otra parte, la forma en que se ha estimado la recarga de semillas (por diferencia entre el banco recargado y el permanente) es cuantitativamente poco precisa, debido fundamentalmente al escaso número de muestras tomadas en cada región. Bigwood & Inouye (1988) y Benoit et al. (1989) señalan que para realizar una estima precisa de las semillas presentes en el banco es necesario tomar un número elevado de muestras y mayor al empleado en este estudio. Ésta puede ser la causa de que en muchas especies y zonas el número de semillas en el banco permanente sea mayor que en el banco recargado, aunque no se puede descartar que las semillas hayan perdido la capacidad de germinar entre febrero y septiembre y que después no hayan experimentado una recarga suficiente para contrarrestar las pérdidas. Por otra parte, cuando se diseñó el muestreo de los bancos no se esperaba

encontrar un banco de semillas permanente importante, ya que en estudios previos se ha encontrado que éste es poco numeroso en los pastos de anuales (Young et al. 1981; Marañón 1985b; Marañón y Bartolome 1989). La consecuencia es que la cuantificación de las semillas aportadas a las distintas regiones es poco fiable, especialmente en aquellas especies que poseen bancos permanentes. Todas estas consideraciones conducen a aceptar los resultados obtenidos con muchas reservas. Sería necesario un estudio más detallado de la capacidad de dispersión de las especies en situaciones de pastoreo intenso y de ausencia de pastoreo para obtener resultados definitivos. Aun así, los resultados obtenidos no contradicen la hipótesis de partida, por lo que no se puede descartar que una menor dispersión de las especies en ausencia de pastoreo sea la causa de la estructura espacial más marcada en el área no pastada.

### **III. LA COMPETENCIA.**

#### **III 1. MÉTODO.**

Se ha estudiado en la zona pastada y en la protegida del pastoreo la cantidad de broza que se acumula al final de la estación de crecimiento y que aún permamece sobre el suelo en el momento en que comienza la germinación de las plantas en otoño. Para ello, en agosto de 1991, en cada zona de estudio se situaron 15 cuadros de 50x50 cm a intervalos de 2 m, sobre una línea adyacente y paralela a cada transecto, en los que se recolectaron todos los restos vegetales secos. Las muestras se secaron durante 48 horas a 80°C en estufa de aire forzado para eliminar los restos de agua que aun pudieran contener y se pesaron.

#### **III 2. RESULTADOS.**

En la Figura 4.23 se ha representado la cantidad de broza estimada (en g m<sup>-2</sup>) a lo largo de los dos transectos de estudio. Para ilustrar las diferencias se presentan las dos gráficas a la misma escala. Se han representado también los valores de diversidad media por cuadro de 20x20 cm (extraído de la Figura 3.43) y el porcentaje de gramíneas (extraído de las Figuras 3.41 y 3.42) en las manchas de vegetación correspondientes a cada transecto en 1991.

Como media en el transecto no pastado se acumulan, al final de la estación de crecimiento 221.87 g m<sup>-2</sup>, mientras que en el transecto pastado únicamente permanecen 81.6 g m<sup>-2</sup>. En el transecto pastado no existen muchas diferencias entre manchas en cuanto a acumulación de broza. Sin embargo, en la zona no pastada, la primera parte del transecto (dominada por gramíneas y de diversidad muy baja), presenta unos valores que rondan los 300 g m<sup>-2</sup>. La zona intermedia de este transecto, en donde la dominancia de las gramíneas no es tan acusada y en donde se estimaron valores de diversidad comparables a los del transecto pastado, la

acumulación de broza es más cercana a la estimada para la zona pastada.

Entre la broza recogida en la zona protegida del pastoreo, no sólo se encontraban los restos vegetales de la última estación de crecimiento, sino también los de estaciones anteriores. La mayoría de los restos procedían de gramíneas, sobre todo *Cynodon dactylon*, una planta C<sub>4</sub>, de descomposición lenta. En la zona pastada, la mayoría de los restos recogidos procedían de la estación de crecimiento anterior y la única especie que dejó restos en pie sin descomponer fue *Carlina racemosa*.

4. Hipótesis acerca de la estructura: La Competencia.

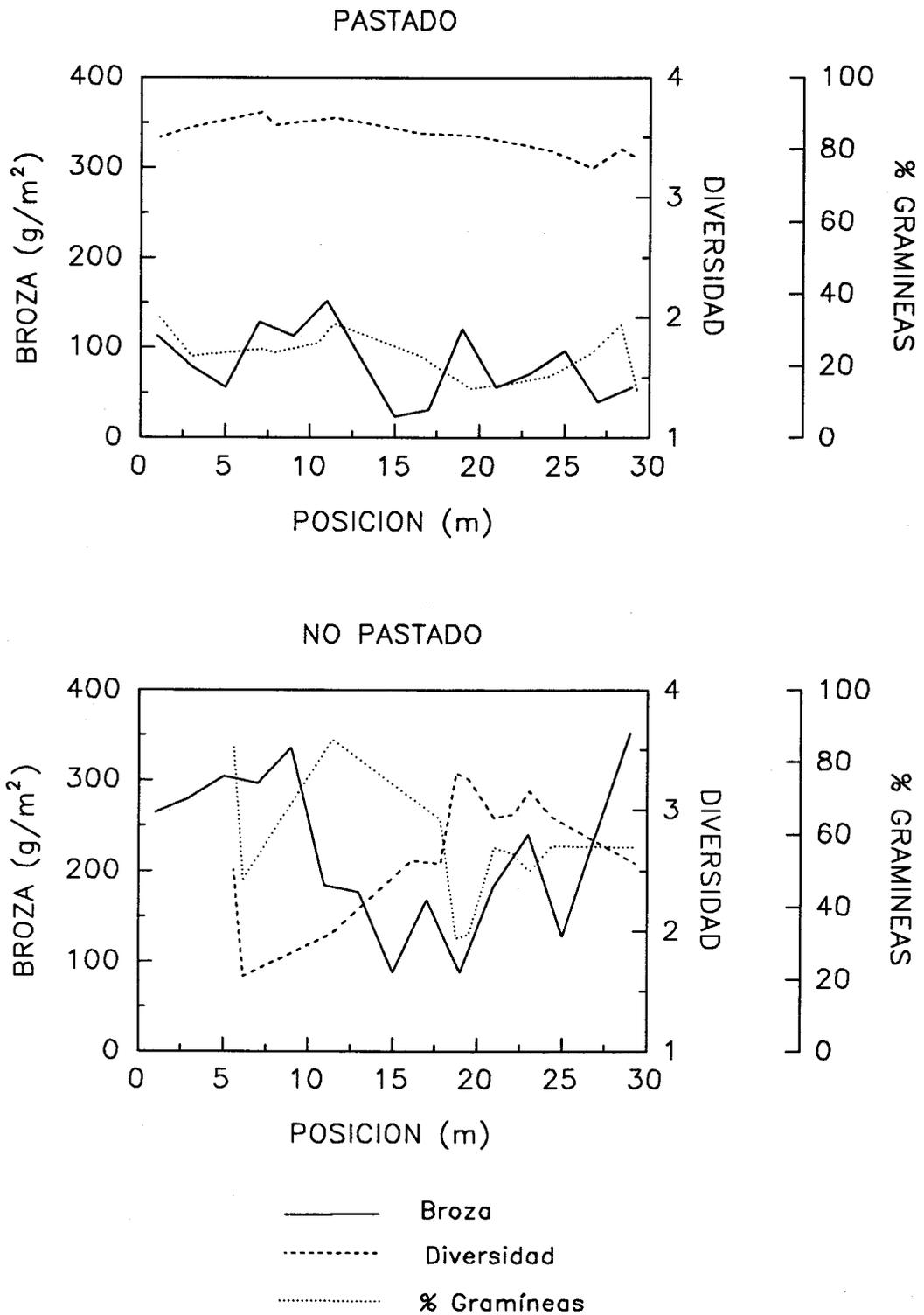


FIGURA 4.23.

Cantidad de broza registrada en agosto de 1991, diversidad media por cuadro de 20x20 cm y porcentaje de gramíneas en las manchas de vegetación detectadas en 1991 a lo largo de los dos transectos de estudio.

### III 3. DISCUSIÓN.

Los resultados muestran una clara relación entre la cantidad de restos muertos, la dominancia de gramíneas y la diversidad, de manera que cuando se acumulan muchos restos, la diversidad es menor y las gramíneas son dominantes. Esto confirmaría la hipótesis de que es la acumulación de restos de gramíneas la causante de la disminución de la diversidad, aunque debería ser confirmada de forma experimental. Sin embargo, Bergelson (1990, en Louda & Renaud 1991) ya ha demostrado en un experimento utilizando especies anuales que la acumulación de biomasa diferencial en distintas áreas provoca un cambio en el balance competitivo a medida que la biomasa muerta se acumula.

Por tanto, en el pasto la competencia se hace importante al eliminar el pastoreo, ya que aparecen zonas dominadas por competidores fuertes, que provocan una disminución de la diversidad y un aumento de la dominancia (Keddy 1991). En las zonas donde no domina ningún grupo, no se produce exclusión competitiva y se mantiene una elevada diversidad (en las manchas no dominadas por gramíneas del transecto no pastado).

Siguiendo a Myster & Mc Carthy (1989), podemos concluir que el pastoreo no tiene un efecto directo sobre la competencia, más bien determina si ésta ocurrirá o no. En una comunidad pastada la herbivoría provoca que las relaciones competitivas pierdan importancia, mientras que en una zona en donde se ha eliminado la predación, la competencia es un factor muy importante que contribuye a la aparición y al mantenimiento de la organización espacial (Carter & O'Connor 1991).

## **CAPÍTULO 5. SÍNTESIS.**

## **El papel del espacio en el mantenimiento de la diversidad en los pastos mediterráneos.**

El objetivo de este capítulo es discutir cuáles de los mecanismos que se propusieron en la introducción contribuyen al mantenimiento de la diversidad en los pastos mediterráneos y cuál es la importancia relativa de las distintas escalas de observación, ya que todas las conclusiones sobre el papel del espacio en el mantenimiento de la diversidad deben tener en cuenta que las nociones de diversidad y coexistencia dependen de la escala de observación y que el grado de heterogeneidad espacial, los efectos de las perturbaciones y la identidad de las interacciones dominantes varían según la escala (Wiens et al. 1986, en Lavorel 1991).

Tal y como quedó establecido en la introducción, la diversidad de las comunidades vegetales está controlada, al menos en parte, por factores externos a éstas, como el medio físico y las perturbaciones. Así, la diversidad es baja cuando el medio físico es adverso o cuando la perturbación es muy intensa, ya que suelen ser pocas las especies capaces de sobrevivir en condiciones tan extremas (Grime 1979). Pero la diversidad depende también de factores internos, como las interacciones bióticas entre especies. Tradicionalmente se ha entendido que la competencia gobierna la coexistencia de las especies y que, por tanto, todos los mecanismos que eviten la exclusión competitiva promueven la diversidad. Mc Arthur (1972) resaltó la importancia de las interacciones coevolutivas en la reducción de la competencia mediante lo que se ha dado en llamar la diferenciación de nicho, pero en otros estudios se ha establecido que el análisis de la variación de la riqueza florística dentro de un tiempo ecológico (no evolutivo), debe tener en cuenta también todos los mecanismos que hacen disminuir los efectos de la competencia entre especies que no muestren diferenciación de nicho (Petraits et al. 1989) y que pueden ser de importancia decisiva para la facilitación de la coexistencia entre especies (Grime 1973, Huston 1979; Shmida & Ellner 1984).

Los mecanismos de control de la diversidad propuestos anteriormente suponen que el medio es homogéneo y que todas las especies tienen la misma probabilidad de interactuar. Esto es válido sólo cuando se considera un espacio reducido, puesto que al ampliar la escala, las dos premisas anteriores dejan de tener validez, ya que el medio puede hacerse heterogéneo y la capacidad de dispersión de las especies limitada. Por lo tanto, los mecanismos citados hasta ahora pueden facilitar la diversidad a pequeña escala y pueden servir de base para discutir cómo se mantiene la diversidad en los pastos de anuales a escala de 20x20 cm, pero para una discusión de los mecanismos que mantienen la diversidad a nivel de la comunidad completa deben tenerse en cuenta otras escalas de observación. Es a escalas mayores en las que el espacio puede cumplir un papel importante en la coexistencia de las especies y, por añadidura, en el mantenimiento de la diversidad.

La segregación espacial de las especies favorece la coexistencia, ya que si no están en contacto no compiten (Geritz & Metz 1988) y en este caso no existe posibilidad de que se produzca la exclusión competitiva de alguna de ellas. Esta segregación espacial puede estar mantenida por una heterogeneidad subyacente en el medio que favorezca la distribución heterogénea de las especies, por perturbaciones localizadas en el espacio, o bien por las propias especies, si una dispersión ineficiente impide que colonicen el espacio de forma homogénea (Shmida & Ellner 1984). Así, factores que provocan una disminución local de la diversidad, como unas condiciones ambientales localmente adversas o una perturbación puntual, pueden favorecerla a una escala mayor si las pocas especies que aparecen en estos enclaves no pueden persistir en otras situaciones.

En este trabajo se ha encontrado una estrecha relación entre la diversidad a pequeña escala y los factores externos. Así, la diversidad disminuye cuando el medio es más adverso, como debajo de la copa de las encinas, donde la luz limita fuertemente la producción (Fernández Alés & Leiva 1993) y la hojarasca dificulta el establecimiento de muchas especies de crecimiento rastroso (Barrantes 1986).

También se reduce la diversidad como consecuencia de fuertes perturbaciones como el hozado, que destruye por completo la cubierta vegetal. Sin embargo, a una escala algo mayor, la presencia de encinas y las perturbaciones puntuales pueden promover la diversidad, ya que las encinas favorecen bajo su copa a determinado grupo de especies (las gramíneas), que son poco frecuentes a cielo abierto en condiciones de pastoreo intenso y los huecos abiertos en la vegetación por las hozadas de los cerdos, permiten el establecimiento de especies poco frecuentes en el pastizal inalterado (*Juncus bufonius*, *Plantago coronopus*, *Lythrum sp.*). De este modo, la aparición episódica de huecos hozados favorece que estas especies formen un banco de semillas que les permite persistir a largo plazo en la comunidad. Hobbs & Mooney (1985) también han resaltado la importancia de las perturbaciones localizadas producidas por los topillos en mantener la diversidad en los pastos mediterráneos de California.

El pastoreo aparece como un factor muy importante en el mantenimiento de la diversidad a pequeña escala, y se ha detectado una fuerte disminución de ésta, cuando se excluye al ganado de una zona. En ausencia de pastoreo se desencadena un aumento acusado de las gramíneas a la vez que disminuyen las especies de crecimiento rastrero, por lo que se ha propuesto que la disminución de la diversidad en las zonas no pastadas se debe a interacciones bióticas y en concreto, a la competencia por la luz entre distintas formas de crecimiento. Al igual que encontró Bergelson (1990, en Louda & Renaud 1991), la competencia no parece realizarse de forma directa a través de la depleción de recursos (sombreado) durante la época de crecimiento, sino de forma indirecta, a través de los restos muertos que se acumulan y que todavía permanecen en el suelo al iniciarse la germinación otoñal. Esta acumulación de broza dificulta el establecimiento de las especies de crecimiento rastrero (Pitt & Heady 1979; Noy-Meir et al. 1989) pero no el de las de crecimiento erecto, capaces de atravesar una capa densa de material muerto (Young et al. 1981). Se ha detectado una fuerte acumulación de restos de gramíneas en las zonas del transecto no pastado en donde la diversidad es baja, que no ocurre en la zona pastada, ya que el ganado no deja que se acumule pasto muerto.

Marañón (1987) ha propuesto que la pobreza en nutrientes del suelo y las fluctuaciones climáticas, que dan lugar a fluctuaciones en la abundancia de las especies (Naveh 1982; Ortega 1987), pueden ser factores que faciliten la coexistencia de las especies en los pastos mediterráneos, promoviendo la diversidad. A pesar de que en el área de estudio la producción es baja y existen fuertes fluctuaciones en la abundancia de las especies, la diversidad disminuye en la zona no pastada, lo que indica que estos factores, por sí solos, no son capaces de mantener la diversidad. No obstante, pueden contribuir a retrasar la exclusión competitiva. Así, la escasez de nutrientes puede dificultar el aumento de dominancia de las gramíneas, ya que al existir una baja producción, el proceso de acumulación de broza se ve retardado. Por otra parte, la dominancia de las gramíneas también se puede retrasar si existe una secuencia de años desfavorables para su implantación, como aquéllos con lluvias tardías o con lluvias tempranas seguidas de sequía (Ortega & Fernández Alés 1988). Esto puede explicar por qué en 1989, tras 6 años de exclusión del ganado, en el área no pastada la diversidad a pequeña escala seguía siendo aun elevada.

En ausencia de pastoreo, el espacio aparece como un factor muy importante en el mantenimiento de la diversidad a nivel de la comunidad. La vegetación muestra una marcada heterogeneidad espacial, de manera que la disminución de la diversidad sólo se produce localmente, en las manchas donde las gramíneas se hacen dominantes. Como consecuencia, la diversidad a una escala mayor se mantiene en niveles similares a los que se encuentran en la zona pastada. Se ha propuesto que la heterogeneidad espacial está mantenida por las propias plantas y que es consecuencia de su baja dispersión en ausencia de ganado. Los resultados del estudio de la dispersión (Capítulo 4) parecen confirmarlo, aunque no son lo suficientemente concluyentes como para rechazar otras hipótesis, como una heterogeneidad en el medio físico que dificulte la dominancia de las gramíneas en ciertas áreas, hipótesis que no ha sido explorada. Sin embargo, hay otras evidencias que apoyan la hipótesis de la baja dispersión, como es que las fronteras entre manchas de vegetación varíen en el tiempo, al contrario de lo que ocurre ante heterogeneidades permanentes en el

medio físico, como la presencia de árboles.

Estos resultados apoyan la afirmación de Olsvig-Whittaker et al. (1992), en el sentido de que son necesarios estudios a largo plazo y teniendo en cuenta la estructura espacial de la comunidad, para determinar los efectos de la eliminación del pastoreo sobre los pastos, ya que los cambios ocurren de manera discontinua (Willems 1985) y de forma espacialmente heterogénea (Herben et al. 1993).

Cuando la comunidad está sometida a pastoreo la diversidad a pequeña escala se mantiene elevada, ya que el ganado, al provocar una liberación competitiva (Marañón 1991), evita que se produzca la exclusión de las especies menos competitivas. Estos resultados concuerdan con los de Grime (1973) y Ryser (1990), quienes concluyeron que la importancia de la competencia en las comunidades vegetales disminuye al aumentar la perturbación (pastoreo). En ausencia de perturbación (zona protegida del pastoreo), el éxito de una planta está determinado fundamentalmente por los efectos de los vecinos, mientras que en zonas perturbadas, el impacto directo de la perturbación es el principal factor, y los efectos de los vecinos son casi inexistentes (Turkington et al. 1993). En este caso, el espacio tiene un papel menos relevante en el mantenimiento de la diversidad. La segregación de las especies es pequeña, pues se detecta una estructura espacial poco significativa, que puede ser debida a que, aunque la dispersión sea limitada, las especies pueden acabar por establecerse en cualquier lugar, puesto que no serán eliminadas por otras más competidoras. En estas condiciones el espacio aparece mucho más homogéneo a gran escala y por tanto, son los procesos a pequeña escala los que determinan la diversidad y permiten la coexistencia de las especies.

Resumiendo, en la zona pastada se puede hablar de una **coexistencia regional** de las especies (Shmida & Ellner 1984), ya que aunque a escala local ocurre exclusión competitiva, a nivel de la comunidad completa la diversidad se mantiene en valores elevados debido a la segregación espacial de las especies (Levin 1974;

Picket & White 1985). Así, aunque el medio sea homogéneo, los competidores coexisten regionalmente en un mosaico generado por el rango limitado de la dispersión y de las interacciones locales (Czárán & Bartha 1992). En la zona pastada, por el contrario, existe una **coexistencia local**, ya que el pastoreo evita la competencia y la diversidad se mantiene elevada a escala local, lo que provoca que también lo sea a nivel de la comunidad completa.

## **CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES.**

*Con respecto a los métodos de análisis espacial:*

**1 - Los métodos para la detección de fronteras en la vegetación, basados en asunciones más realistas acerca de la organización espacial de las comunidades, son más apropiados para el estudio de la estructura espacial de comunidades vegetales que los basados en el reconocimiento de tamaños medios de agregación.**

Estos métodos permiten detectar la localización de las fronteras entre manchas de vegetación aunque éstas posean tamaños distintos.

**2 - El método para la detección de fronteras en series de datos ordenados propuesto por Cornelius & Reynolds (1991) ha mostrado ser una herramienta muy útil para el estudio de la organización espacial de comunidades completas y su uso presenta numerosas ventajas.**

En primer lugar, tiene en cuenta varias escalas, lo cual supone una clara ventaja ya que la organización espacial depende en gran medida de la escala de muestreo y análisis elegida. En segundo lugar, permite trabajar con todas las especies presentes en la comunidad. En tercer lugar, se basa en procedimientos matemáticos sencillos, ya que el concepto de distancia entre muestras es altamente intuitivo. Y por último, permite testar la significación de las discontinuidades detectadas, con lo que se elimina, al menos en parte, la subjetividad en la interpretación de los resultados.

*Con respecto a la vegetación:*

**3 - La heterogeneidad del medio físico causada por la presencia de árboles genera una heterogeneidad permanente en la estructura espacial del pasto. Bajo la copa del árbol las especies no gramíneas son menos frecuentes y la diversidad más baja que a cielo abierto.**

**4 - Cuando el medio físico es homogéneo, las perturbaciones localizadas en el espacio generan una heterogeneidad espacial en el pasto, que se desvanece con el tiempo.**

Cuando la perturbación es muy destructiva, como el hozado de los cerdos, que elimina la vegetación y altera la capa superficial del suelo, se registra una fuerte disminución de la diversidad en el área perturbada y la estructura espacial que se genera es aun detectable tres años después de la perturbación. Cuando la perturbación es menos destructiva, como el fuego, que sólo elimina la vegetación primaveral, la diversidad apenas varía y tan sólo se registra un cambio en la composición florística del pasto, viéndose favorecidas las leguminosas. La estructura espacial que se genera se desvanece rápidamente, ya que no es detectable dos años después de la perturbación.

**5 - También aparecen heterogeneidades en la comunidad de pasto cuando el medio físico es homogéneo y en ausencia de perturbaciones locales, pero las estructuras detectadas varían interanualmente. Cuando la zona está sometida a una perturbación generalizada, como el pastoreo, la estructura espacial es menos marcada que en ausencia total de perturbación, como el área protegida del ganado.**

En el área pastada, las diferencias en composición florística entre manchas de vegetación son poco significativas, su diversidad es muy semejante y no se caracterizan por la dominancia de una determinada forma de crecimiento. Por el contrario, en el área protegida del ganado, las diferencias en composición florística entre manchas de vegetación son muy significativas, se detectan también claras diferencias en diversidad y en la frecuencia relativa de especies con distintas formas de crecimiento.

**6 - Las diferencias en estructura espacial detectadas entre el área pastada y la protegida parecen deberse a que los procesos dominantes en cada una de ellas son distintos.**

En ausencia de pastoreo la estructura de la comunidad es consecuencia de las interacciones competitivas entre especies y de la baja dispersión de éstas. La competencia no es directa, sino que ocurre a través de la acumulación de restos muertos de gramíneas a lo largo de varias estaciones de crecimiento, que favorecen a éstas en detrimento de especies de crecimiento rastrero (leguminosas, compuestas y otras). Cuando hay pastoreo, la predación hace disminuir la competencia, al evitar la acumulación de restos, y puede contribuir a aumentar la dispersión. Como consecuencia, la estructura espacial es menos marcada.

**7 - El pastoreo juega un papel crucial en el mantenimiento de la diversidad en los pastos mediterráneos. En ausencia de pastoreo, la diversidad puede estar mantenida por una segregación espacial de las especies.**

En la zona pastada se favorece una *coexistencia local*, ya que la diversidad es elevada tanto a pequeña escala como a nivel de la comunidad completa. Tras la exclusión del ganado se produce una *coexistencia regional*, ya que aunque localmente ocurre exclusión competitiva, la diversidad de la comunidad completa se mantiene elevada debido a la existencia de manchas de vegetación con diferente composición florística.

## **REFERENCIAS**

- Allue, J.L. (1966). *Subregiones fitoclimáticas de España*. I.F.I.E. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Austin, M.P. & Nicholls, A.O. (1988). Species associations within herbaceous vegetation in an Australian eucalypt forest. En: *Diversity and pattern in plant communities*. H.J. During, M.J.A. Werger & J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing, La Haya (Holanda). pp: 95-114.
- Bakker, J.P., de Leeuw, J. & van Wieren, S.E. (1983). Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio* 55: 153-161.
- Barrantes, O. (1986). *Influencia de la encina sobre el pasto en la Sierra Norte de Sevilla: una aproximación experimental*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sevilla.
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell. Oxford.
- Bell, C.B.; Conquest, L.L.; Pyke, R. & Smith, E.P. (1981). Some nonparametric statistics for monitoring water quality using benthic species counts. En: *Environmetrics 81: Selected Papers*. Society of Industrial and Applied Mathematicians. Philadelphia. pp: 100-121.
- Belsky, A.J. (1983). Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 55: 141-151.
- Belsky, A.J. (1987). Revegetation of natural and human-caused disturbances in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 70: 51-60.
- Belsky, A.J. (1988). Regional influences on small-scale vegetational heterogeneity within grasslands in the Serengeti National park, Tanzania. *Vegetatio* 74: 3-20.
- Belsky, A.J. (1992). Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *J. Veg. Sci.* 3: 187-200.

- Benoit, D.L.; Kenkel, N.C. & Cavers, P.B. (1989). Factors influencing the precision of soil seed banks. *Can. J. Bot.* 67(10): 2833-2840.
- Bigwood, D.S. & Inouye, D.W. (1988). Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* 69(2): 497-507.
- Biondini, M.E.; Mielke, P.W. & Redente, E.F. (1988). Permutation techniques based on euclidean analysis spaces: a new powerful statistical method for ecological research. *Coenoses* 3(3): 155-172.
- Bobbink, R. & Willems, J.H. (1987). Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biol. Conserv.* 40: 301-314.
- Bouxin, G. (1990). The measurement of horizontal patterns in vegetation: a review and proposals for models. *Coenoses* 5(2): 97-112.
- Bouyoucos, C.J. (1934). The hydrometer method for making mechanical analysis of soils. *Soil Sci.* 38: 335-343.
- Campos, P. (1991). Valores económicos y ambientales de las dehesas españolas. *Seminario de Economía y conservación de sistemas agrosilvopastorales de dehesas y montados*. Badajoz - Jerez de la Frontera. 3-5 octubre, 1991.
- Carter, A.J. & O'Connor, T.G. (1991). A two-phase mosaic in a savanna grassland. *J. Veg. Sci.* 2: 231-236.
- Casado, M.A.; Peco, B.; Levassor, C.; Castro, I. & Pineda, F.D. (1988). Structural changes following experimental disturbances in Mediterranean pasture communities. En: *Diversity and pattern in plant communities*. H.J. During, M.J.A. Werger & J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing, La Haya (Holanda). pp: 159-164.
- Casado, M.A.; Abbate, G.; Blasi, C. & Pineda, F.D. (1989). Pattern diversity analysis of a clearing in a *Quercus cerris* wood. *Vegetatio* 79: 143-149.

- Chancellor, R.J. (1964). *Identificación de plántulas de malas hierbas*. Ed. Acribia, Zaragoza.
- Clements, F.E. (1916). *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington.
- Collins, S.L. (1987). Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68: 1243-1250.
- Collins, S.L. (1990). Patterns of community structure during succession in tallgrass prairie. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117(4): 397-408.
- Collins, S.L. & Glenn, S.M. (1988). Disturbance and community structure in North American prairies. En: *Diversity and pattern in plant communities*. H.J. During, M.J.A. Werger and J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing, La Haya (Holanda). pp: 131-143.
- Cornelius, J.M. & Reynolds, J.F. (1991). On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. *Ecology* 72(6): 2057-2070.
- Czárán, T. & Bartha, S. (1992). Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Tree* 7(2): 38-41.
- de Pablo, C.L.; Peco, B.; Galiano, E.F.; Nicolas, J.P. & Pineda, F.D. (1982). Space-time variability in Mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio* 50: 113-125.
- During, H.J. & Willems, J.H. (1984). Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio* 57: 103-114.
- Facelli, J.M. (1988). Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78: 21-25.

- Fernández Alés, R.; Ortega, F. & Laffarga, J. (1989). Tipos morfológicos y funcionales en plantas de pastos anuales mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla. *Options Méditerranéennes (Série Séminaires)* 3: 19-23.
- Fernández Alés, R.; Leiva, M.J.; Laffarga, J.M. & Roldán, I. (1991). Mediterranean grassland annuals: a new desising to cope with a predictable, unfavourable season under heavy grazing pressure. *Actas del VI Congreso de ecosistemas mediterráneos (MEDECOS)*, Creta, 23-27 septiembre 1991. En prensa.
- Fernández Alés, R. & Leiva, M.J. (1992). Bases ecológicas para la gestión de un recurso renovable: los pastos mediterráneos. *Actas del IV Congreso Nacional de Economía: Desarrollo económico y medio ambiente*. Sevilla, 9-11 diciembre 1992. pp:213-219.
- Fernández Alés, R.; Laffarga, J.M. & Ortega, F. (1993). Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *J. Veg. Sci.* 4: 313-322.
- Fernández Alés, R. & Leiva, M.J. (1993). Factores que limitan la producción en los pastos mediterráneos. En: *Ecología Terrestre en España*. En prensa.
- Fox, B.J. & Fox, M.D. (1986). Resilience of animal and plant communities to human disturbance. En: *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*. B. Dell, A.J.M. Hopkins & B.B. Lamont (eds.). Junk, Dordrecht (Holanda). pp: 39-64.
- Galiano, E.F. (1983). Detection of multi-species patterns in plant populations. *Vegetatio* 53: 129-138.
- Gauch, H.G. Jr.; Whittaker, R.H. & Wentworth, T.R. (1977). A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J. of Ecology* 65: 157-174.
- Geritz, S.A.H. & Metz, J.A. (1988). Competition in safe-sites. *Theoretical Population Biology* 33(2): 161-180.

- Gibson, D.J. & Greig-Smith, P. (1986). Community pattern analysis: A method of quantifying community mosaic structure. *Vegetatio*, 66: 41-47.
- Glenn-Levin, D.C. & Ver Hoef, J.M. (1988). Scale, pattern analysis, and species diversity in grasslands. En: *Diversity and pattern in plant communities*. H.J. During, M.J.A. Werger and J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing, La Haya (Holanda).
- González Bernáldez, F.; Morey, M. & Velasco, F. (1969). Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 67: 265-284.
- González Bernáldez, F. & Pineda, F.D. (1980). Bases para la tipificación integrada de los pastizales de dehesa. *Pastos* 10: 20-43.
- Goodall, D.W. (1961). Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. *Aust. J. Bot.* 9: 162-196.
- Greig-Smith, P. (1952). The use of random and contiguous quadrats in the study of plant communities. *Ann. Bot.* 16: 293-316.
- Greig-Smith, P. (1979). Pattern in vegetation. *J. of Ecology* 67: 755-779.
- Greig-Smith, P. (1983). *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. University of California Press, Berkeley (EEUU).
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Willey & Sons, Chichester.

- Grossman, G.D.; Nickerson, D.M. & Freeman, M.C. (1991). Principal component analyses of assemblage structured data: utility of tests based on eigenvalues. *Ecology* 72(1): 341-347.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Guerra, A.; Paneque, G.; Mudarra, J.L. & Baños, C. (1962). *Estudio Agrobiológico de la provincia de Sevilla*. CEBAC. Sevilla.
- Haberman, S.J. (1973). The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrika* 29: 205-220.
- Hanf, M. (1976). *Les adventices et leurs plantules*. La Maison Rustique, París.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press. New York.
- Heady, H.F. (1958). Vegetational changes in the California annual type. *Ecology* 39: 402-416.
- Herben, T.; Krahulec, F.; Hadincová, V. & Skálová, H. (1993). Small-scale variability as a mechanism for large-scale stability in mountain grasslands. *J. Veg. Sci.* 4: 163-170.
- Hill, M.O. (1973a). The intensity of spatial pattern in plant communities. *J. of Ecology* 61: 225-235.
- Hill, M.O. (1973b). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. of Ecology* 61: 237-249.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. (1985). Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia* 67: 342-351.

- Hull, J.C. & Muller, C.H. (1976). Responses of California annual grassland species to variations in moisture and fertilization. *J. of Range Management* 29(1): 49-52.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137-145.
- Joffre, R.; Barrantes, O.; Fernández Alés, R. & Otal, J. (1987). Le role des arbres dans le fonctionnement ecologique des dehesas. Resultats de études enterprises dans la Sierra Norte de Sevilla (Andalousie Occidentale). *Actas del Seminario sobre dehesas y sistemas agrosilvopastorales similares*. Madrid, 30 marzo - 4 abril 1987.
- Keddy, P. (1991). Plant competition and resources in old fields. *Tree* 6(8): 235-237.
- Kempton, R.A. (1979). The structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics*, 53: 307-321.
- Kent, M. & Ballard, J. (1988). Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio* 78: 109-124.
- Kershaw, K.A. (1959). An investigation of the structure of a grassland community. II. The pattern of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. III. Discussion and conclusions. *J. of Ecology* 47: 31-53.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- Lavorel, S. (1991). *Spatial structure, disturbances and dynamics of coexistence of plant species: from experimentation to modelling*. Tesis doctoral. Universidad de Montpellier II.

- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Leiva, M.J. (1992). *Factores que limitan a las comunidades de gramíneas perennes en los pastos mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- Leps, J. (1990). Comparison of transect methods for the analysis of spatial pattern. En: *Spatial processes in plant communities*. F. Krahulec, A.D.Q. Agnew, S. Agnew and J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing bv, La Haya (Holanda). pp: 71-82.
- Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108: 207-228.
- Louda, S.M. & Renaud, P.E. (1991). Site pre-emption: competition between generations of plants. *Tree* 6(4): 107-108.
- Ludwig, J.A. & Cornelius, J.M. (1987). Locating discontinuities along ecological gradients. *Ecology* 68: 448-450.
- Mahdi, A. & Law, R. (1987). On the spatial organization of plant species in a limestone grassland community. *J. of Ecology* 75: 459-476.
- Mandelbrot, B.B. (1977). *Fractals: form, chance and dimension*. Freeman, San Francisco.
- Marañón, T. (1985a). Reserva de semillas en el suelo de una dehesa en Sierra Morena: relación con la vegetación. *Anal. Edaf. Agrobiol.* 44: 1805-1816.
- Marañón, T. (1985b). Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena. *Anal. Edaf. y Agrobiol.* 44: 1183-1197.

- Marañón, T. (1987). Ecología del polimorfismo somático de semillas y la sinaptospermia en *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. Anales del Jardín Botánico de Madrid 44: 97-104.
- Marañón, T. (1991). Diversidad en comunidades de pasto mediterráneo: modelos y mecanismos de coexistencia. *Ecologia* 5: 149-157.
- Marañón, T. & Bartolome, J.W. (1989). Seed and seedling populations in two contrasted communities: open grassland and oak (*Quercus agrifolia*) understory in California. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 10(2): 147-158.
- Margalef, R. (1974). *Ecología*. Omega. Barcelona.
- Margalef, R. (1991a). Reflexiones sobre la diversidad y significado de su expresión cuantitativa. En: *Diversidad Ecológica*. F.D. Pineda, M.A. Casado J.M. de Miguel y J. Montalvo (eds.). Editorial Centro de estudios Ramón Areces, S.A. Madrid. pp: 105-112.
- Margalef, R. (1991b). *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicaciones de la Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Mc Arthur, R.H. (1972). *Geographical ecology*. Harper & Row, New York, EE.UU.
- Mc Naughton, S.J. (1968). Structure and function in California grasslands. *Ecology* 49(5): 962-972.
- Mielke, P. (1991). The application of multivariate permutation methods based on distance functions in the earth sciences. *Earth-Science Reviews*, in press.
- Montero, J.L. & González, J.L. (1974). *Diagramas bioclimáticos*. ICONA. Madrid.

- Montoya, J.M. & Mesón, M.L. (1982). Intensidad y efectos de la influencia del arbolado de las dehesas sobre la fenología y composición específica del sotobosque. *Anal. I.N.I.A. Ser. Forestal* 5: 43-60.
- Myster, R.Q. & Mc Carthy, B.C. (1989). Effects of herbivory and competition on survival of *Carya tomentosa* (Jungladaceae) seedlings. *Oikos* 56:1-4.
- Naveh, Z. (1982). The dependence of the productivity of a semi-arid Mediterranean hill pasture ecosystem on climatic fluctuations. *Agriculture and Environment* 7: 47-61.
- Naveh, Z. & Whittaker, R.H. (1979). Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* 43(3): 171-190.
- Noy-Meir, I. (1990). Responses of two semiarid rangeland communities to protection from grazing. *Isr. J. Bot.* 39: 431-442.
- Noy-Meir, I.; Gutman, M. & Kaplan, Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. of Ecology* 77: 290-310.
- O'Connor, T.G. (1991). Patch colonisation in a savanna grassland. *J. Veg. Sci.* 2: 245-254.
- Oden, N.L. & Sokal, R.R. (1986). Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Syst. Zool.* 35: 608-617.
- Olsvig-Whittaker, L. (1988). Relating small-scale vegetation patterns to the environment. En: *Diversity and pattern in plant communities*. H.J. During, M.J.A. Werger and J.H. Willems (eds.). SPB Academic Publishing, La Haya (Holanda). pp: 87-94.
- Olsvig-Whittaker, L.; Naveh, Z.; Giskin, M. & Nevo, E. (1992). Microsite differentiation in a Mediterranean oak savanna. *J. Veg. Sci.* 3: 209-216.

- Orlóci, L. (1988). Detecting vegetation patterns. *Plants and Animals 1*: 173-177.
- Orlóci, L. & Orlóci, M. (1990). Edge detection in vegetation: Jornada revisited. *J. Veg. Sci. 1*: 311-324.
- Ortega, F. (1987). *Cambios temporales de los pastos anuales Mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla, en relación con el régimen de precipitación*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- Ortega, F. & Fernández Alés, R. (1988). Trends in floristic changes in time in Mediterranean annual grasslands of South Western Spain. En: F. Di Castri, Ch. Floret, S. Rambal y J. Roy (eds.). *Time-scales and Water Stress*. UIBS. París. pp 451-456.
- Pacala, S.W. (1987). Neighborhood models of plant population dynamics. 3. Models with spatial heterogeneity in the physical environment. *Theoretical Population Biology 31*(3): 359-392.
- Petraits, P.S.; Latham, R.E. & Nesenbaum, R.A. (1989). The maintenance of species diversity by disturbance. *The quarterly review of Biology 64*(4): 393-418.
- Picket, S.T.A. & White, P.S. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego (California).
- Pielou, E.C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley. New York.
- Pielou, E.C. (1972). Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology 53*(4): 687-692.
- Pielou, E.C. (1975). *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- Pielou, E.C. (1977). *Mathematical ecology*. Wiley, New York.

- Pineda, F.D.; Nicolas, J.P.; Ruiz, M.; Peco, B. & Bernáldez, F.G. (1981a). Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la Péninsule Ibérique. *Vegetatio* 47: 267-277.
- Pineda, F.D.; Nicolás, J.P.; Pou, A. & Galiano, E.F. (1981b). Ecological succession in oligotrophic pastures of central Spain. *Vegetatio* 44: 165-176.
- Pitt, M.D. & Heady, H.F. (1979). The effects of grazing intensity on annual vegetation. *J. of Range Management* 32(2): 109-114.
- Probert, R.J. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. En: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. M. Fenner (ed.), CAB International, Wallington (Reino Unido). pp: 285-325.
- Ripley, B.D. (1987). Spatial point pattern analysis in ecology. En: *Developments in numerical ecology*. P. Legendre and L. Legendre (eds.). Springer, Berlín. pp: 407-429.
- Rivas, S. & Rivas, S. (1963). *Estudio y clasificación de los pastizales españoles*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. Madrid.
- Rivas Martínez, S. (1980). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anal. Jard. Bot. Madrid* 37: 251-268.
- Roldán, I.; Ortega, F. & Fernández Alés, R. (1991). Dinámica de los bancos de semillas en los pastos de anuales mediterráneos. *Actas de las III Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre*. León, 1991.
- Ryser, P. (1990). *Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland*. Tesis doctoral, Universidad de Zurich.
- Seligman, N.G. & van Keulen, H. (1989). Herbage production of a Mediterranean grassland in relation to soil depth, rainfall and Nitrogen nutrition: a simulation study. *Ecological Modelling* 47: 303-311.

- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1963). *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Shmida, A. & Ellner, S. (1984). Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.
- Silvertown, J. & Law, R. (1987). Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. *Tree* 2: 24-26.
- Smith, E.P.; Pontasch, K.W. & Cairns, J. Jr. (1990). Community similarity and the analysis of multispecies environmental data: a unified statistical approach. *Wat. Res. Vol. 24(4)*: 507-514.
- Smith, R.T. & Atkinson, K. (1975). *Techniques in pedology*. Paul Elek (Scientific books) Ltd. Londres.
- Sokal, R.R. (1986). Spatial data analysis and historical processes. En: *Data Analysis and informatics*, IV. Proc. Fourth Int. Symp. Data Anal. Informatics, Versailles, France, 1985. North Holland, Amsterdam: 29-43.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1969). *Biometry*. W.H. Freeman & Co. San Francisco.
- Sterling, A.; Peco, B.; Casado, M.A.; Galiano, E.F. & Pineda, F.D. (1984). Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grasslands. *Oikos* 42: 334-342.
- Strahler, A.N. (1974). *Geografía Física*. Omega, Barcelona.
- Talbot, M.W., Biswell, H.H. & Hormay, A.L. (1939). Fluctuations in the annual vegetation of California. *Ecology* 20(3): 394-404.
- Turkington, R.; Klein, E. & Chanway, C.P. (1993). Interactive effects of nutrients and disturbance: an experimental test of plant strategy theory. *Ecology* 74(3): 863-878.

- Turner, M.G., Constanza, R. & Sklar, F.H. (1989). Methods to evaluate the performance of spatial simulation models. *Ecological modelling* 48: 1-18.
- Usher, M.B. (1969). The relation between mean square and block size in the analysis of similar patterns. *J. of Ecology* 57: 505-514.
- Vacher, J. (1987). *Analyse phyto et agro-ecologique des dehesas pastorales de la Sierra Norte (Andalousie Occidentale, Espagne)*. Thèse USTL. Montpellier.
- Vacher, J.; Ortega, F.; Fernández Alés, R. y Martín, A. (1984). Relaciones entre el árbol y el pasto en la Sierra Norte de Sevilla. I. Efecto del árbol sobre la organización espacial de las comunidades de pastizales. *Pastos* (en prensa).
- Valdés, B.; Talavera, S. & Fernández Galiano, E. (eds.) (1987). *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Ketres. Barcelona, 3 vol.
- van Belle, G. & Fisher, L. (1977). Monitoring the environment for ecological change. *J. Wat. Pollut. Control Fed.* 49: 1671-1679.
- Verkaar, H.J., Schenkevel, A.J. & van de Klashorst, M.P. (1983). The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *The New Phytol.* 95: 335-344.
- Webster, R. (1973). Automatic soil-boundary location from transect data. *J. Int. Assoc. Math. Geol.* 5: 27-37.
- Weiner, J. & Conte, P.T. (1981). Dispersal and neighborhood effects in an annual plant competition model. *Ecological Modelling* 13: 131-147.
- Westman, W.E. & O'Leary, J.F. (1986). Measures of resilience: the response of coastal sage scrub to fire. *Vegetation* 56: 179-189.

- Whittaker, R.J. (1989). The vegetation of the Storbreen Gletschevorfeld, Jotunheimen, Norway. III. Vegetation-environment relationships. *Journal of Biogeography* 16: 413-433.
- Whittaker, R.J., Gilbert, L.E. & Connell, J.H. (1979). Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland, Texas. *J. of Ecology* 67: 935-952.
- Wiens, J.A.; Addicott, J.F. & Case, T.J. (1986). Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. En: *Community Ecology*. J. Diamond and T.J. Case (eds.). Harper and Row, New York. pp: 145-153.
- Willems, J.H. (1983). Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio* 52: 171-180.
- Willems, J.H. (1985). Growth form spectra and species diversity in permanent grassland plots under different management. *Münstersche Geographische Arbeiten* 20: 35-43.
- Yoshioka, P.M. & Buchanan Yoshioka, B. (1989). A multispecies, multiscale analysis of spatial pattern and its application to a shallow-water gorgonian community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 257-264.
- Young, J.A.; Evans, R.A.; Raguse, C.A. & Larson, J.R. (1981). Germinable seeds and periodicity of germination in annual grasslands. *Hilgardia* 49(2): 1-37.

## **APÉNDICES**

APÉNDICE I

A continuación se muestran la matriz de números aleatorios (de 60 inventarios por 10 especies) a partir de la que se han construido todas las matrices artificiales utilizadas en el Capítulo 2, y dos de las matrices artificiales construidas a partir de ella.

MATRIZ DE NÚMEROS ALEATORIOS										S12										D14									
ABC	DEF	GHI	J	ABC	DEF	GHI	J	ABC	DEF	GHI	J	ABC	DEF	GHI	J	ABC	DEF	GHI	J	ABC	DEF	GHI	J						
1	3	3	2	2	3	3	1	4	1	1	3	3	2	2	3	3	2	2	3	3	2	3							
2	4	3	3	2	3	2	1	2	2	4	3	3	2	2	4	2	2	3	2	4	3	3							
3	4	1	1	4	1	2	4	2	4	3	1	1	4	1	3	4	1	4	2	3	4	1							
4	3	1	1	4	1	3	4	1	4	2	5	2	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3							
5	2	3	3	3	3	3	2	1	2	3	6	1	3	4	2	1	4	1	2	3	6	1							
6	1	3	4	2	1	4	1	2	3	7	1	1	3	3	2	2	3	1	1	7	1								
7	1	1	3	3	2	2	3	1	8	2	1	4	2	2	4	2	4	1	8	2	1	4							
8	2	1	4	2	4	3	4	2	9	3	1	2	4	4	3	3	4	2	9	3	1	2							
9	3	1	2	4	4	3	3	4	10	3	4	4	4	2	3	1	2	2	10	3	4	4							
10	3	4	4	4	2	3	1	2	11	4	2	4	4	2	4	2	3	1	11	4	2	4							
11	4	2	4	4	3	4	2	3	12	4	2	1	3	2	4	2	1	3	12	4	2	1							
12	4	2	1	3	2	1	1	1	13	2	2	1	3	2	2	1	3	2	13	2	2	1							
13	2	2	1	3	3	2	4	3	14	2	2	4	2	2	2	4	2	3	14	2	2	4							
14	2	4	2	4	1	2	2	3	15	2	3	2	3	2	3	2	3	2	15	2	3	2							
15	2	3	2	3	2	3	2	3	16	2	2	2	3	2	2	3	2	3	16	2	2	3							
16	2	2	2	3	2	4	3	2	17	2	2	3	3	2	2	3	3	2	17	2	2	3							
17	2	2	3	3	2	2	1	2	18	2	3	2	4	1	2	3	2	4	18	2	3	2							
18	2	3	2	4	1	2	4	3	19	3	1	2	2	2	1	2	4	3	19	3	1	2							
19	3	1	2	2	2	1	2	4	20	1	3	4	4	2	4	3	4	3	20	1	3	4							
20	1	3	4	4	4	2	4	3	21	3	2	3	4	1	3	3	4	1	21	3	2	3							
21	3	2	3	4	1	1	1	3	22	1	1	3	3	1	1	3	3	3	22	1	1	3							
22	3	2	3	4	1	1	1	3	23	4	1	1	3	2	3	2	2	3	23	4	1	1							
23	3	1	3	2	4	1	1	3	24	2	3	2	2	2	3	2	2	2	24	2	3	2							
24	3	3	4	2	3	2	2	2	25	1	3	1	3	1	3	1	3	1	25	1	3	1							
25	2	4	2	4	1	3	1	3	26	1	1	2	3	1	1	2	3	1	26	1	1	2							
26	2	1	1	1	2	3	2	3	27	2	4	4	1	2	4	4	1	2	27	2	4	4							
27	1	4	2	2	2	4	4	1	28	3	1	2	1	3	1	2	1	3	28	3	1	2							
28	2	4	3	4	3	1	2	1	29	1	3	4	2	1	3	4	2	1	29	1	3	4							
29	1	3	1	2	1	3	4	2	30	1	2	3	3	2	1	2	3	3	30	1	2	3							
30	4	2	1	1	2	3	3	2	31	4	3	1	3	4	1	3	4	1	31	4	3	1							
31	2	3	3	2	4	4	3	1	32	1	4	4	1	2	1	4	4	1	32	1	4	4							
32	4	1	3	4	1	1	4	4	33	4	1	4	3	4	4	1	4	3	33	4	1	4							
33	4	1	1	1	4	1	4	3	34	4	3	1	1	4	3	1	1	4	34	4	3	1							
34	3	3	4	1	4	4	3	1	35	1	3	4	1	3	4	1	3	4	35	1	3	4							
35	3	1	3	4	4	1	3	4	36	2	4	1	1	3	3	2	4	1	36	2	4	1							
36	2	1	4	4	1	2	4	1	37	2	2	3	3	3	2	2	4	1	37	2	2	3							
37	3	3	4	4	1	2	3	3	38	2	3	4	2	3	4	2	3	3	38	2	3	4							
38	3	4	4	2	2	3	4	2	39	4	2	2	3	1	4	2	2	3	39	4	2	2							
39	1	1	3	2	4	4	2	2	40	3	2	3	1	1	3	3	4	1	40	3	2	3							
40	3	2	3	1	1	3	3	4	41	1	4	2	3	1	4	4	3	4	41	1	4	2							
41	1	4	2	3	1	4	4	3	42	4	2	1	4	2	4	1	4	2	42	4	2	1							
42	4	2	1	4	2	4	1	4	43	4	4	2	3	4	4	2	3	4	43	4	4	2							
43	4	4	2	3	1	4	1	4	44	4	2	3	3	4	4	2	3	3	44	4	2	3							
44	4	2	3	3	3	2	3	2	45	4	2	2	2	2	3	2	2	2	45	4	2	2							
45	2	2	2	2	2	3	2	3	46	1	1	4	1	1	4	1	1	4	46	1	1	4							
46	1	1	4	1	3	2	1	3	47	4	2	3	3	2	3	4	2	3	47	4	2	3							
47	4	2	3	3	3	2	3	4	48	4	4	1	1	4	4	1	1	4	48	4	4	1							
48	4	4	1	3	2	4	2	4	49	1	2	2	2	2	2	2	2	2	49	1	2	2							
49	1	2	2	3	4	1	3	3	50	3	3	2	2	1	3	3	2	2	50	3	3	2							
50	3	3	2	2	1	4	3	3	51	1	1	1	3	2	2	1	1	3	51	1	1	1							
51	1	1	1	3	2	2	2	2	52	3	3	1	4	2	3	3	1	4	52	3	3	1							
52	3	3	1	4	1	4	2	2	53	3	1	2	1	4	3	1	2	1	53	3	1	2							
53	3	1	2	1	4	3	1	2	54	2	3	1	4	2	3	1	4	2	54	2	3	1							
54	2	3	1	4	2	1	1	2	55	3	1	1	1	1	1	1	1	1	55	3	1	1							
55	3	1	1	1	2	2	4	2	56	3	1	3	2	2	4	3	1	2	56	3	1	3							
56	3	1	3	2	2	4	4	2	57	3	1	1	4	4	4	1	4	4	57	3	1	1							
57	3	1	1	4	4	1	4	4	58	2	4	4	3	2	2	2	2	2	58	2	4	4							
58	2	4	4	3	4	1	3	1	59	2	1	3	2	2	2	2	2	2	59	2	1	3							
59	2	1	3	2	2	4	4	2	60	3	4	4	4	2	2	2	1	2	60	3	4	4							
60	3	4	4	4	2	2	2	1																					

## APÉNDICE II

*Cálculo de las diferentes expresiones de diversidad:*

Llamaremos  $u_{ij}$  ( $i=1,2,3,\dots,r; j=1,2,3,\dots,c$ ) a la abundancia de la especie  $i$  en la parcela  $j$ . La abundancia total de esta especie viene dada por

$$\sum_{j=1}^c u_{ij} = u_i.$$

Del mismo modo, la abundancia total de todas las especies aparecidas en la parcela  $j$  será

$$\sum_{i=1}^r u_{ij} = u_j$$

La matriz de datos será de la forma siguiente:

$$\begin{array}{cccccc} u_{11} & u_{12} & u_{13} & \dots & u_{1c} & u_{1.} \\ u_{21} & u_{22} & u_{23} & \dots & u_{2c} & u_{2.} \\ u_{31} & u_{32} & u_{33} & \dots & u_{3c} & u_{3.} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \cdot \\ u_{r1} & u_{r2} & u_{r3} & \dots & u_{rc} & u_{r.} \\ u_{.1} & u_{.2} & u_{.3} & \dots & u_{.c} & u_{..} \end{array}$$

La probabilidad de encontrar la especie  $i$  en la parcela  $j$  viene dada por

$$p_{ij} = \frac{u_{ij}}{\sum_i \sum_j u_{ij}} \quad ; \quad p_i = \frac{u_i}{\sum_i \sum_j u_{ij}}$$

donde  $\sum_i \sum_j u_{ij}$  es la abundancia total de todas las especies en todas las parcelas.

El término  $H(E)$  corresponde a la diversidad de especies en el conjunto de parcelas y se obtiene a partir de la expresión de Shannon-Weaver (1963):

$$H(E) = \sum_{i=1}^r p_i \log_2 p_i = \sum_{i=1}^r \frac{u_i}{\sum_i \sum_j u_{ij}} \log_2 \frac{u_i}{\sum_i \sum_j u_{ij}}$$

$H(E)$  se calcula como

$$H(E) = -\sum_{i=1}^r (\sum_{j=1}^c p_{ij}) \log_2 (\sum_{j=1}^c p_{ij})$$

del mismo modo, la diversidad de las parcelas,  $H(P)$  se calcula como

$$H(P) = -\sum_{j=1}^c (\sum_{i=1}^r p_{ij}) \log_2 (\sum_{i=1}^r p_{ij})$$

en donde  $c$  y  $r$  representan respectivamente el número de parcelas y especies en la matriz inicial.

Según el teorema de la diversidad total

$$H(E.P) = H(E) + H(P/E) = H(P) + H(E/P)$$

donde el término  $H(E.P)$  representa la diversidad total para la doble clasificación de especies y parcelas, y se obtiene según la siguiente expresión

$$H(E.P) = -\sum_i \sum_j p_{ij} \log_2 p_{ij}$$

Los términos  $H(P/E)$  y  $H(E/P)$  son la media ponderada de la diversidad de las parcelas para las especies y la de las especies para las parcelas y se pueden obtener según las siguientes expresiones

$$H(P/E) = \sum_{i=1}^r (-\sum_{j=1}^c p_{ij} \log_2 p_{ij}) p_i$$

$$H(E/P) = \sum_{j=1}^c (-\sum_{i=1}^r p_{ij} \log_2 p_{ij}) p_j$$

Si las clasificaciones  $E$  y  $P$  son independientes, entonces

$$H(P/E) = H(P); H(P/E) = H(E/P); H(E/P) = H(E)$$

Por el contrario, si las dos clasificaciones fueran totalmente dependientes, es decir, si cada especie se encontrara tan sólo en una parcela y cada parcela estuviera ocupada sólo por una especie

$$H(E/P) = H(P/E) = 0 \text{ y } H(E.P) = H(E) = H(P)$$

El margen de variación del valor de la media ponderada de la diversidad de las parcelas para las especies y de la diversidad de las especies para las parcelas es

$$0 \leq H(P/E) \leq H(P) \text{ y } 0 \leq H(E/P) \leq H(E)$$

De los parámetros explicados, el que se ha empleado en este trabajo es  $H(P/E)$ . Este valor se ve muy afectado por el número de parcelas consideradas, por lo que hay que estandarizarlo del siguiente modo

$$A = \frac{H(P/E)}{\log_2 M} \quad M = \text{número de parcelas consideradas}$$

$A$  oscila entre 0 y 1. Si los valores de  $A$  son pequeños, cada especie tiende a estar presente en un número reducido de parcelas, pero si los valores de  $A$  son grandes, cada especie tiende a estar distribuida de forma igual por todas las parcelas. Por lo tanto, si se divide el transecto cada vez en un número diferente de sectores y para cada caso se calcula  $A$ , el valor mínimo que obtengamos nos indicará el número de divisiones para el que las especies tienden a ocupar una zona concreta y no a ocupar todo el transecto por igual, es decir, cuando la heterogeneidad es mayor y la separación de las especies en diferentes zonas es más clara.

### APÉNDICE III

#### *Cálculo del espectro de diversidad secuencial*

Llamaremos  $u_{ij}$  ( $i=1,2,3,\dots,r; j=1,2,3,\dots,c$ ) a la abundancia de la especie  $i$  en la parcela  $j$ . La abundancia total de esta especie viene dada por

$$\sum_{j=1}^c u_{ij} = u_i.$$

Del mismo modo, la abundancia total de todas las especies aparecidas en la parcela  $j$  será

$$\sum_{i=1}^r u_{ij} = u_j$$

La matriz de datos será de la forma siguiente:

$$\begin{array}{cccccc} u_{11} & u_{12} & u_{13} & \dots & u_{1c} & u_{1.} \\ u_{21} & u_{22} & u_{23} & \dots & u_{2c} & u_{2.} \\ u_{31} & u_{32} & u_{33} & \dots & u_{3c} & u_{3.} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot & \\ u_{r1} & u_{r2} & u_{r3} & \dots & u_{rc} & u_{r.} \\ u_{.1} & u_{.2} & u_{.3} & \dots & u_{.c} & u_{..} \end{array}$$

Podemos calcular la diversidad para la parcela 1 del siguiente modo

$$H_1' = \sum_{i=1}^r \frac{u_{i1}}{u_{.1}} \log_2 \frac{u_{i1}}{u_{.1}}$$

Si sumamos la abundancia de las especies para las parcelas 1 y 2, podemos calcular la diversidad conjunta de estas dos parcelas según la siguiente fórmula

$$H_2' = \sum_{i=1}^r \frac{(u_{i1} + u_{i2})}{(u_{.1} + u_{.2})} \log_2 \frac{(u_{i1} + u_{i2})}{(u_{.1} + u_{.2})}$$

$H_3'$  se calculará a partir de la suma de las abundancias de las especies para las parcelas 1, 2 y 3 y así sucesivamente hasta haber sumado todas las parcelas de la matriz de datos, calculándose la diversidad total de la matriz de datos, como

$$H_j' = \sum_{i=1}^r \frac{u_i}{\sum_i \sum_j u_{ij}} \log_2 \frac{u_i}{\sum_i \sum_j u_{ij}}$$

## APÉNDICE IV

### *Cálculo de Disimilaridades Secuenciales*

Llamaremos  $u_{ij}$  ( $i=1,2,3,\dots,r$ ;  $j=1,2,3,\dots,c$ ) a la abundancia de la especie  $i$  en la parcela  $j$ . La abundancia total de esta especie viene dada por

$$\sum_{j=1}^c u_{ij} = u_i.$$

Del mismo modo, la abundancia total de todas las especies aparecidas en la parcela  $j$  será

$$\sum_{i=1}^r u_{ij} = u_j$$

La matriz de datos será de la forma siguiente:

$u_{11}$	$u_{12}$	$u_{13}$	$\dots\dots\dots$	$u_{1c}$	$u_{1.}$
$u_{21}$	$u_{22}$	$u_{23}$	$\dots\dots\dots$	$u_{2c}$	$u_{2.}$
$u_{31}$	$u_{32}$	$u_{33}$	$\dots\dots\dots$	$u_{3c}$	$u_{3.}$
$\cdot$	$\cdot$	$\cdot$	$\dots\dots\dots$	$\cdot$	
$\cdot$	$\cdot$	$\cdot$	$\dots\dots\dots$	$\cdot$	
$u_{r1}$	$u_{r2}$	$u_{r3}$	$\dots\dots\dots$	$u_{rc}$	$u_{r.}$
$u_{.1}$	$u_{.2}$	$u_{.3}$	$\dots\dots\dots$	$u_{.c}$	$u_{..}$

Consideraremos una ventana de tamaño  $Q$  que adopta posiciones secuenciales a lo largo de la serie de parcelas, como en un cálculo de medias móviles. Una matriz de  $c$  parcelas tendrá  $c-Q$  ventanas secuenciales de tamaño  $Q$ . Si  $Q$  es un número par,  $Q < c$ , una ventana de tamaño  $Q$  puede dividirse en dos mitades, que llamaremos  $W_A$  y  $W_B$ . Por lo tanto, cada una de estas mitades posee  $Q/2$  posiciones secuenciales. La localización de cada ventana vendrá definida por la localización de su punto medio  $k + 0.5$ , en donde  $K = Q/2, Q/2 + 1, Q/2 + 2, c-Q/2$ . Para cada localización (punto medio de cada ventana), la abundancia media de cada especie  $i$  en cada mitad de la ventana viene dada por

$$\bar{W}_{Ak+0.5,i} = \frac{\sum_{j=k-Q/2}^k u_{ij}}{Q/2}$$

y

$$\bar{W}_{Bk+0.5,i} = \frac{\sum_{j=k+1}^{k+Q/2} u_{ij}}{Q/2}$$

Podemos calcular un índice de disimilaridad ( $DS_{k+0.5}$ ) entre cada par de vectores resultantes de dividir en dos mitades cada ventana. Para cada localización, la distancia euclídea entre las dos mitades es

$$DS_{k+0.5} = [\sum_{i=1}^r (\bar{W}_{Ak+0.5,i} - \bar{W}_{Bk+0.5,i})^2]^{1/2}$$

Este proceso se puede repetir para distintos tamaños de ventana  $Q$ .

#### *Cálculo de la Disimilaridad media y de la desviación típica esperadas*

Usando técnicas de simulación de Monte Carlo se pueden estimar la media y la desviación típica para el conjunto de disimilaridades calculadas con un determinado tamaño de ventana  $Q$ . Los vectores de datos son reordenados de forma aleatoria  $l = 1, 2, 3, \dots, M$  veces, y para cada nueva reordenación se calculan las disimilaridades como en el apartado anterior. Así se obtiene un conjunto de disimilaridades  $DR_{k+0.5,l}$  para cada localización a lo largo de la serie de datos. Podemos calcular una Disimilaridad Esperada y una Desviación Típica para cada localización  $k+0.5$ :

$$\bar{DS}_{k+0.5} = \frac{\sum_{l=1}^M DR_{k+0.5,l}}{M}$$

y

$$\bar{SD}_{k+0.5} = \frac{[\sum_{l=1}^M (DR_{k+0.5,l} - \bar{DS}_{k+0.5})^2]^{1/2}}{M-1}$$

y también podemos calcular una disimilaridad media esperada y una desviación típica media para toda la serie y para un tamaño de ventana  $Q$

$$\overline{DS} = \frac{\sum_{k=Q/2}^{N-Q/2} \overline{DS}_{k+0.5}}{N - Q}$$

y

$$\overline{SD} = \frac{\sum_{k=Q/2}^{N-Q/2} SD_{k+0.5}}{N - Q}$$

*Transformación de las Disimilaridades (Cálculo de las coordenadas Z)*

Para cada localización y para cada tamaño de ventana, la disimilaridad calculada según el primer apartado de este apéndice se puede transformar usando la Disimilaridad media esperada y la Desviación Típica media calculadas en el apartado anterior para calcular una nueva variable  $DZ_{k+0.5}$

$$DZ_{k+0.5} = \frac{\overline{DS}_{k+0.5} - \overline{DS}}{\overline{SD}}$$

*Cálculo de las Disimilaridades Globales*

Para cada localización a lo largo del transecto se puede calcular una disimilaridad global promediando las disimilaridades obtenidas para esta localización con varios tamaños de ventana ( $s = 1, 2, 3, \dots, T$ )

$$\overline{DZ}_{k+0.5} = \frac{\sum_{s=1}^T DZ_{k+0.5,s}}{T}$$

## APÉNDICE V

*Comparación de las características del medio físico en el transecto pastado y en el protegido del pastoreo. Se realizaron levantamientos topográficos, análisis granulométricos y de pH de los suelos, con el objeto de constatar la ausencia de diferencias significativas entre los dos transectos.*

### 1. MÉTODO.

#### Levantamientos Topográficos

Las medidas topográficas se realizaron con un nivel, cada 0.5 m, partiendo del metro 0 y hacia el metro 30 de cada transecto.

#### Análisis de Textura

Para realizar los análisis granulométricos de suelo se recogieron muestras de forma regular (cada dos metros) siguiendo una línea paralela a cada transecto, a 20 cm de distancia. Para el análisis granulométrico del suelo se ha seguido el método propuesto por Bouyoucos (1934), y que se basa en la diferente velocidad de sedimentación de las partículas en función de su diámetro. La clasificación de las partículas que se ha usado es la de la International Society of Soil Science (ISSS):

- Arena gruesa : 2-0.2 mm
- Arena fina : 0.2-0.02 mm
- Limo : 0.02-0.002 mm
- Arcilla : < 0.002 mm

## Medidas de pH

Las mediciones se realizaron en agua destilada, siguiendo el método descrito por Smith & Atkinson (1975) para medir la *Reacción del Suelo*; a 20 g de suelo pasado por el tamiz de 1 mm de luz se añadieron 100 ml de agua destilada, para obtener la reacción estándar 1:5 de la ISSS, que se agitó durante 3 minutos para posteriormente medir el pH con un peachímetro YSI 3500. Para cada muestra se realizaron 3 medidas del pH y se calculó la media de las tres.

## 2. RESULTADOS.

En la Figura 1 se ha representado la topografía de los transectos Pastado y No Pastado respectivamente. Ambos son aproximadamente planos, con un desnivel máximo 23 cm. en el transecto Pastado y de 26 cm. en el No Pastado. El transecto no pastado presenta un suelo ligeramente más irregular que el pastado.

Los resultados de los análisis granulométricos del suelo y las medidas de pH se recogen en las Tablas A y B. Se trata de suelos equilibrados arenosos según la clasificación de Strahler (1974) y ligeramente ácidos.

Para comprobar si existían diferencias significativas entre transectos se comparó el porcentaje medio de Arena, Limo y Arcilla, así como pH en cada transecto, mediante t-Student. Si atendemos a las características granulométricas de los suelos, no existen diferencias significativas entre transectos ( $p < 0.001$ ). Sí aparecieron diferencias significativas ( $p < 0.001$ ) en cuanto al pH, siendo los suelos de la zona pastada ligeramente más ácidos que los de la zona protegida del pastoreo. Sin embargo se consideró que la diferencia de 0.28 puntos en el pH no debería ser importante, por lo que se aceptaron estos transectos como válidos.

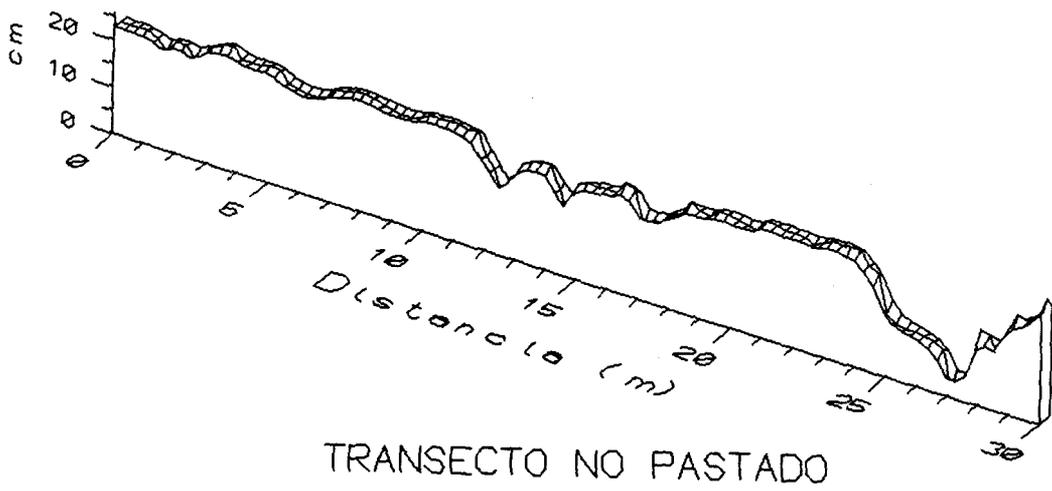
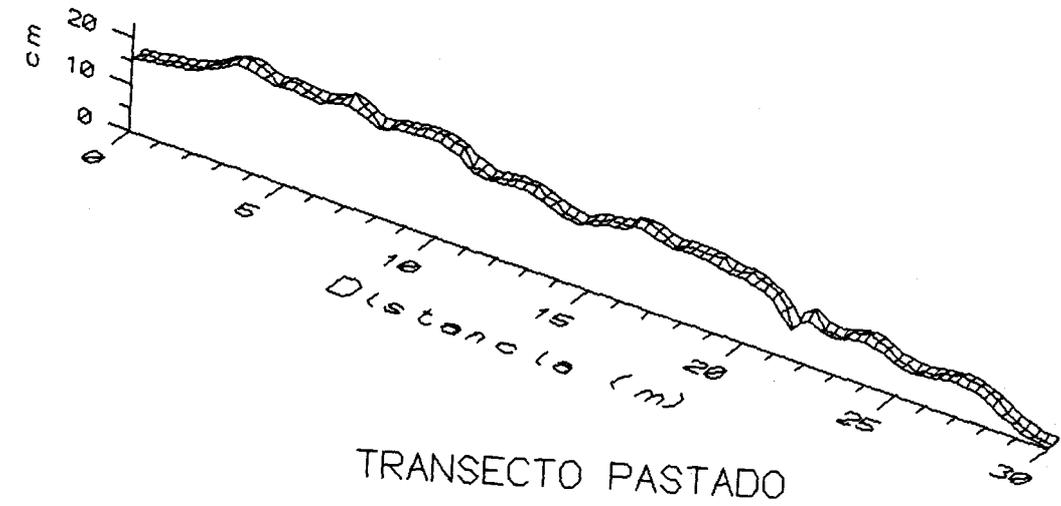


FIGURA 1. Topografía de los dos transectos analizados.

POSICIÓN	% ARENA	% LIMO	%ARCILLA	pH
0 m	72	19	9	6.10
2 m	67	25	8	5.65
4 m	70	20	10	5.75
6 m	70	22	8	5.96
8 m	65	25	10	5.81
10 m	64	26	10	5.87
12 m	62	26	12	5.96
14 m	62	24	14	5.83
16 m	64	24	12	5.82
18 m	66	18	16	6.07
20 m	62	22	16	5.63
22 m	64	22	14	5.88
24 m	58	26	16	5.66
26 m	60	24	16	5.92
28 m	64	22	14	5.96
30 m	66	22	12	5.94
<b>MEDIA</b>	<b>64.7</b>	<b>22.9</b>	<b>12.3</b>	<b>5.86</b>

TABLA A. Porcentaje de Arena, Limo y Arcilla y pH en el transecto PASTADO.

Apéndice V

POSICIÓN	% ARENA	% LIMO	%ARCILLA	pH
0 m	71	19	10	6.47
2 m	63	23	14	6.29
4 m	61	25	14	6.19
6 m	65	23	12	6.28
8 m	63	20	17	6.26
10 m	65	20	15	6.17
12 m	67	23	10	6.04
14 m	67	22	11	6.10
16 m	73	18	9	6.37
18 m	71	17	12	6.30
20 m	72	16	12	6.03
22 m	70	18	12	5.87
24 m	70	18	12	5.90
26 m	66	21	13	6.04
28 m	70	18	12	6.06
30 m	72	17	11	6.04
<b>MEDIA</b>	<b>67.9</b>	<b>19.9</b>	<b>12.2</b>	<b>6.15</b>

TABLA B. Porcentaje de Arena, Limo y Arcilla y pH en el transecto NO PASTADO.

## APÉNDICE VI

*Especies aparecidas en el transecto localizado bajo una ENCINA, en los tres años de estudio.*

### GRAMÍNEAS PERENNES

*Cynodon dactylon*  
*Lolium spp.*  
*Phalaris aquatica*

### GRAMÍNEAS ANUALES

*Agrostis pourretii*  
*Avena barbata*  
*Bromus hordeaceus*  
*Bromus madritensis*  
*Gaudinia fragilis*  
*Hordeum leporinum*  
*Molineriella minuta*  
*Vulpia geniculata*  
*Vulpia myuros*

### LEGUMINOSAS ANUALES

*Medicago polymorpha*  
*Ornithopus compressus*  
*Trifolium arvense*  
*Trifolium bocconeii*  
*Trifolium campestre*  
*Trifolium cherleri*  
*Trifolium glomeratum*  
*Trifolium scabrum*  
*Trifolium striatum*  
*Trifolium subterraneum*

### COMPUESTAS ANUALES

*Carlina racemosa*  
*Chamaemelum fuscatum*  
*Chamaemelum mixtum*  
*Crepis capillaris*  
*Hedypnois cretica*  
*Hypochaeris glabra*  
*Leontodon longirostris*  
*Logfia gallica*  
*Tolpis barbata*

### OTRAS ESPECIES ANUALES

*Cerastium glomeratum*  
*Diploaxis catholica*  
*Echium plantagineum*  
*Erodium cicutarium*  
*Geranium dissectum*  
*Geranium molle*  
*Plantago lagopus*  
*Polycarpon tetraphyllum*  
*Silene gallica*  
*Spergularia rubra*

## APÉNDICE VII

*Especies aparecidas en el transecto localizado sobre un HOZADERO, en los tres años de estudio.*

### GRAMÍNEAS PERENNES

*Cynodon dactylon*  
*Lolium spp.*  
*Phalaris aquatica*

### GRAMÍNEAS ANUALES

*Agrostis pourretii*  
*Bromus hordeaceus*  
*Gaudinia fragilis*  
*Hordeum leporinum*  
*Molineriella minuta*  
*Taeniatherum caput-medusae*  
*Vulpia geniculata*

### LEGUMINOSAS ANUALES

*Lotus conimbricensis*  
*Lotus subbiflorus*  
*Medicago polymorpha*  
*Trifolium angustifolium*  
*Trifolium bocconeii*  
*Trifolium campestre*  
*Trifolium cernuum*  
*Trifolium cherleri*  
*Trifolium glomeratum*  
*Trifolium scabrum*  
*Trifolium striatum*  
*Trifolium subterraneum*  
*Trifolium tomentosum*

### COMPUESTAS ANUALES

*Carlina racemosa*  
*Chamaemelum fuscatum*  
*Chamaemelum mixtum*  
*Crepis capillaris*  
*Hypochaeris glabra*  
*Leontodon longirostris*  
*Tolpis barbata*

### OTRAS ESPECIES ANUALES

*Anagallis arvensis*  
*Cerastium glomeratum*  
*Diplotaxis catholica*  
*Echium plantagineum*  
*Galium parisiense*  
*Geranium dissectum*  
*Juncus bufonius*  
*Plantago coronopus*  
*Plantago lagopus*  
*Polycarpon tetraphyllum*  
*Rumex bucephalophorus*  
*Silene gallica*  
*Spergularia rubra*

### PERENNES NO GRAMÍNEAS

*Lythrum spp.*  
*Rumex pulcher*

## APÉNDICE VIII

*Especies aparecidas en el transecto localizado sobre una zona QUEMADA, en los tres años de estudio.*

### GRAMÍNEAS PERENNES

*Cynodon dactylon*  
*Lolium spp.*

### GRAMÍNEAS ANUALES

*Aegilops neglecta*  
*Agrostis pourretii*  
*Avena barbata*  
*Bromus hordeaceus*  
*Gaudinia fragilis*  
*Molineriella minuta*  
*Taeniatherum caput-medusae*  
*Vulpia geniculata*  
*Vulpia myuros*

### LEGUMINOSAS ANUALES

*Lotus conimbricensis*  
*Lotus subbiflorus*  
*Medicago polymorpha*  
*Ornithopus compressus*  
*Scorpiurus vermiculatus*  
*Trifolium bocconeii*  
*Trifolium campestre*  
*Trifolium cherleri*  
*Trifolium glomeratum*  
*Trifolium scabrum*  
*Trifolium striatum*  
*Trifolium subterraneum*  
*Trifolium tomentosum*

### COMPUESTAS ANUALES

*Carlina racemosa*  
*Chamaemelum fuscatum*  
*Chamaemelum mixtum*  
*Crepis capillaris*  
*Hedypnois cretica*  
*Hypochaeris glabra*  
*Leontodon longirostris*  
*Logfia gallica*  
*Tolpis barbata*

### OTRAS ESPECIES ANUALES

*Anagallis arvensis*  
*Cerastium glomeratum*  
*Diplotaxis catholica*  
*Echium plantagineum*  
*Erodium ciconium*  
*Erodium cicutarium*  
*Euphorbia exigua*  
*Plantago lagopus*  
*Polycarpon tetraphyllum*  
*Rumex bucephalophorus*  
*Silene gallica*  
*Spergularia rubra*

## APÉNDICE IX

*Especies aparecidas en los transectos PASTADO y NO PASTADO en los tres años de estudio.*

	NO PASTADO	PASTADO
<b>GRAMÍNEAS ANUALES</b>		
<i>Aegilops neglecta</i>	+	+
<i>Agrostis pourretii</i>	+	+
<i>Avena barbata</i>	+	+
<i>Briza minor</i>		+
<i>Bromus hordeaceus</i>	+	+
<i>Bromus rubens</i>	+	+
<i>Gaudinia fragilis</i>	+	+
<i>Hordeum leporinum</i>		+
<i>Molineriella minuta</i>	+	+
<i>Poa annua</i>	+	+
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	+	+
<i>Vulpia ciliata</i>		+
<i>Vulpia geniculata</i>	+	+
<i>Vulpia myuros</i>	+	+
<b>GRAMÍNEAS PERENNES</b>		
<i>Cynodon dactylon</i>	+	+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	
<i>Lolium spp.</i>	+	+
<i>Phalaris aquatica</i>	+	+
<i>Poa bulbosa</i>	+	
<b>LEGUMINOSAS ANUALES</b>		
<i>Biserrula pelecinus</i>		+
<i>Lotus conimbricensis</i>	+	+
<i>Lotus subbiflorus</i>	+	+
<i>Medicago polymorpha</i>	+	+
<i>Ornithopus compressus</i>	+	+
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>	+	
<i>Trifolium angustifolium</i>	+	+
<i>Trifolium arvense</i>	+	+
<i>Trifolium bocconeii</i>	+	+
<i>Trifolium campestre</i>	+	+
<i>Trifolium cherleri</i>		+
<i>Trifolium cernuum</i>	+	
<i>Trifolium glomeratum</i>	+	+
<i>Trifolium scabrum</i>	+	+
<i>Trifolium striatum</i>	+	+
<i>Trifolium subterraneum</i>	+	+
<i>Trifolium tomentosum</i>	+	+

COMPUESTAS ANUALES

<i>Carlina racemosa</i>		
<i>Chamaemelum fuscatum</i>	+	+
<i>Chamaemelum mixtum</i>	+	+
<i>Crepis capillaris</i>	+	+
<i>Galactites tomentosa</i>	+	+
<i>Hedypnois cretica</i>	+	
<i>Hypochaeris glabra</i>	+	+
<i>Leontodon logirostris</i>	+	+
<i>Logfia gallica</i>	+	+
<i>Senecio jacobaea</i>	+	
<i>Sonchus spp.</i>	+	
<i>Tolpis barbata</i>	+	+
	+	+

OTRAS ESPECIES ANUALES

<i>Anagallis arvensis</i>		
<i>Cerastium glomeratum</i>	+	
<i>Diplotaxis catholica</i>	+	+
<i>Echium plantagineum</i>	+	+
<i>Erodium ciconium</i>	+	+
<i>Erodium cicutarium</i>	+	+
<i>Euphorbia exigua</i>	+	+
<i>Galium parisiense</i>	+	+
<i>Geranium dissectum</i>	+	+
<i>Geranium molle</i>	+	+
<i>Juncus bufonius</i>	+	+
<i>Plantago coronopus</i>	+	+
<i>Plantago lagopus</i>		+
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	+	+
<i>Ranunculus paludosus</i>	+	+
<i>Raphanus raphanistrum</i>	+	+
<i>Rumex bucephalophorus</i>		+
<i>Sherardia arvensis</i>	+	+
<i>Silene gallica</i>		+
<i>Spergula arvensis</i>	+	+
<i>Spergularia rubra</i>	+	+
<i>Stachys arvensis</i>	+	+
<i>Tuberaria guttata</i>		+
	+	

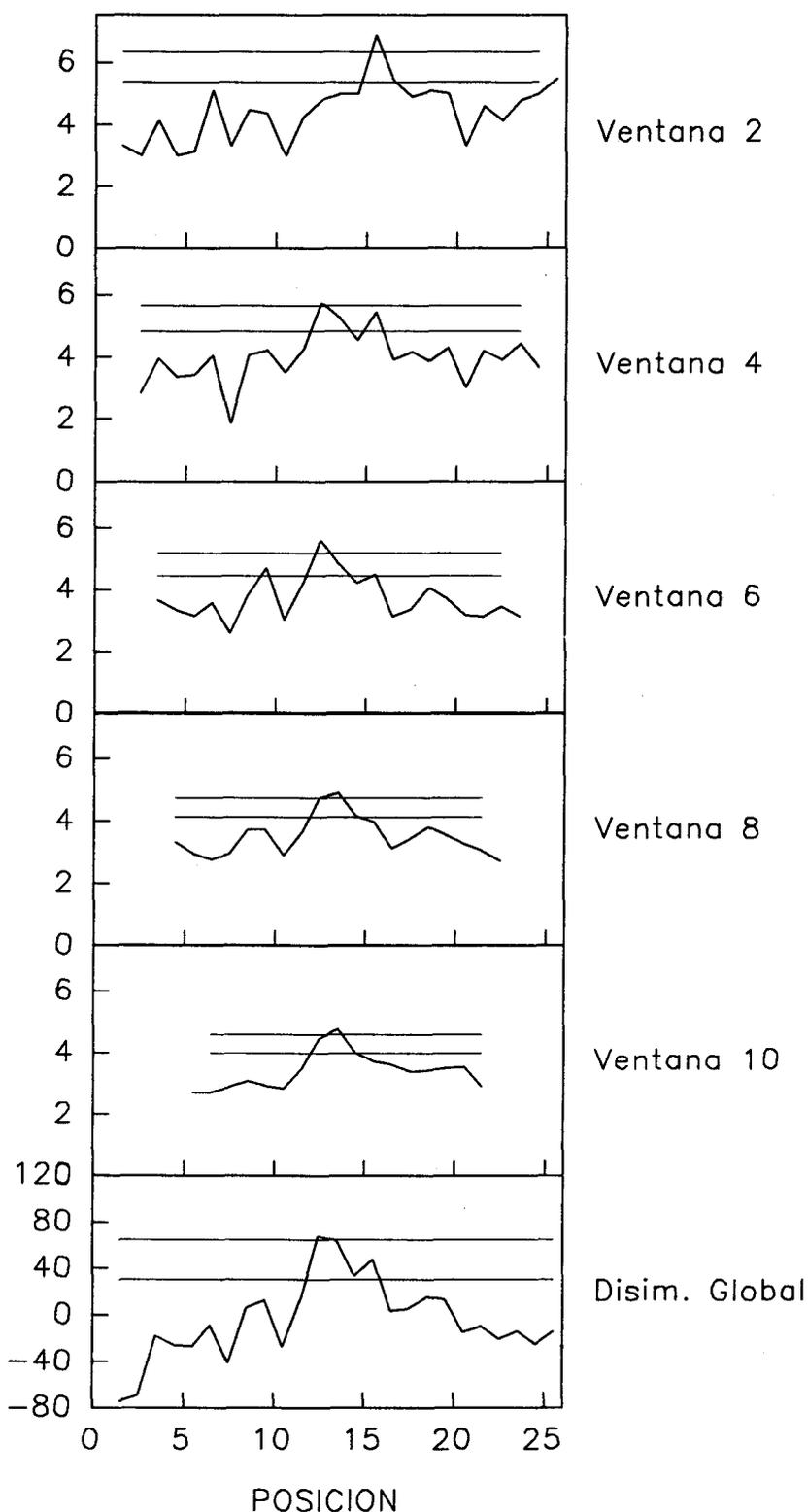
PERENNES NO GRAMÍNEAS

<i>Crepis vesicaria</i>		
<i>Cynara humilis</i>	+	
<i>Eryngium campestre</i>	+	
<i>Hypochaeris radicata</i>		+
<i>Leontodon tuberosus</i>	+	+
<i>Lythrum spp.</i>		+
<i>Rumex pulcher</i>		+
		+

**APÉNDICE X.**

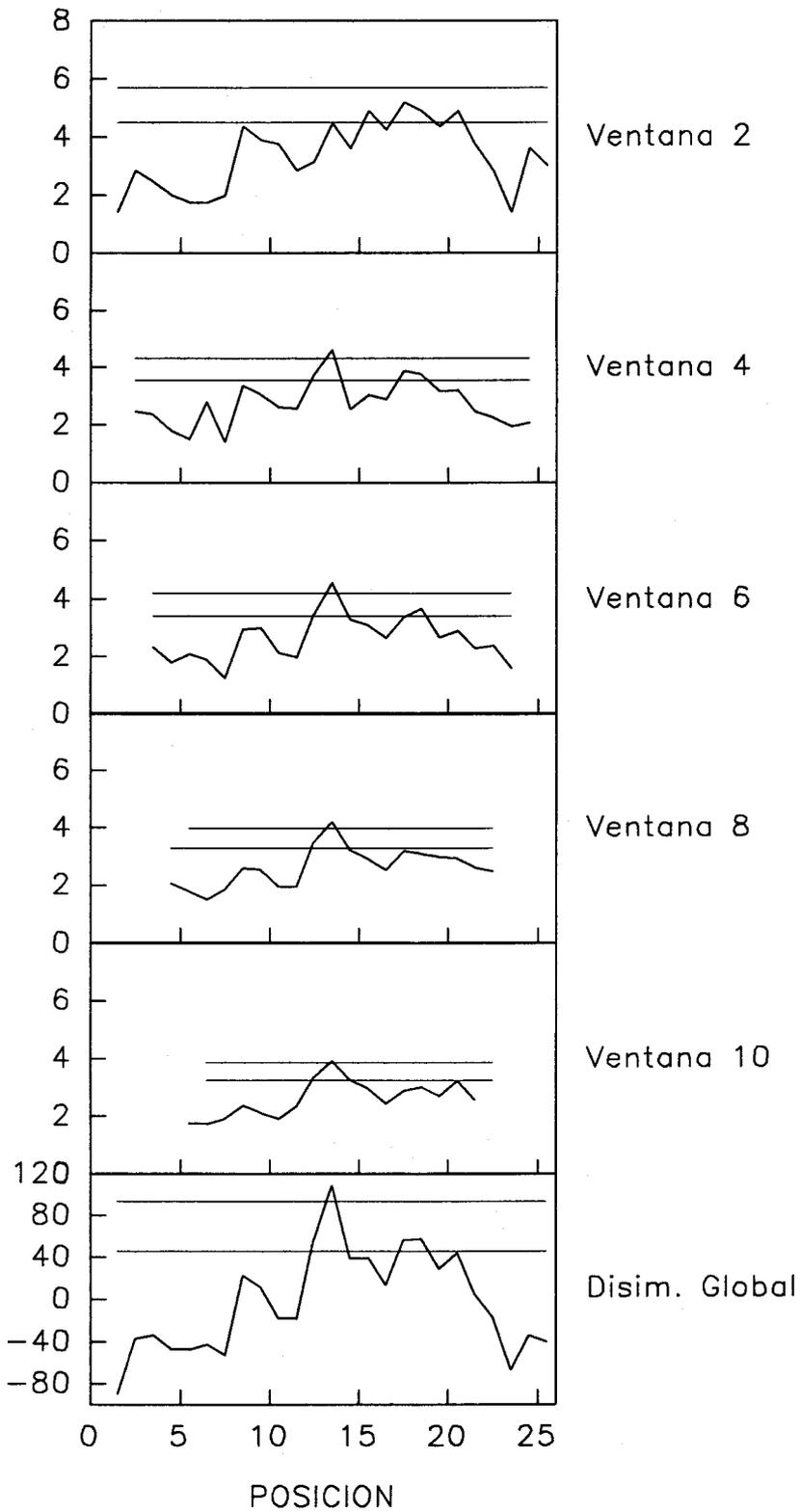
*Espectros de disimilaridad para los 6 tamaños de ventana considerados en los análisis SMW de los datos reales de vegetación. Se recogen los resultados de los cinco transectos en los tres años de estudio.*

Apéndice X

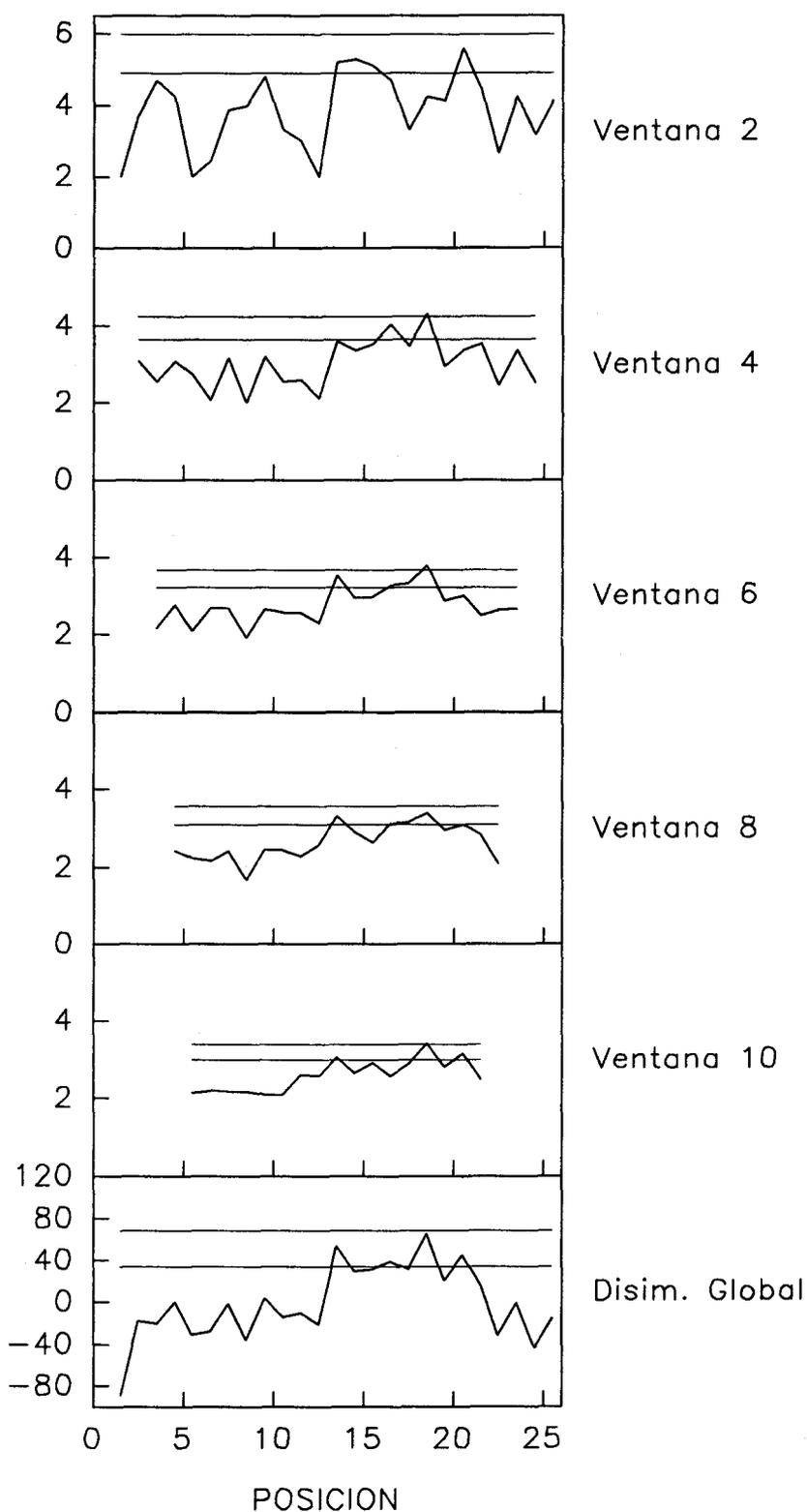


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado bajo una ENCINA, en 1989. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

Apéndice X

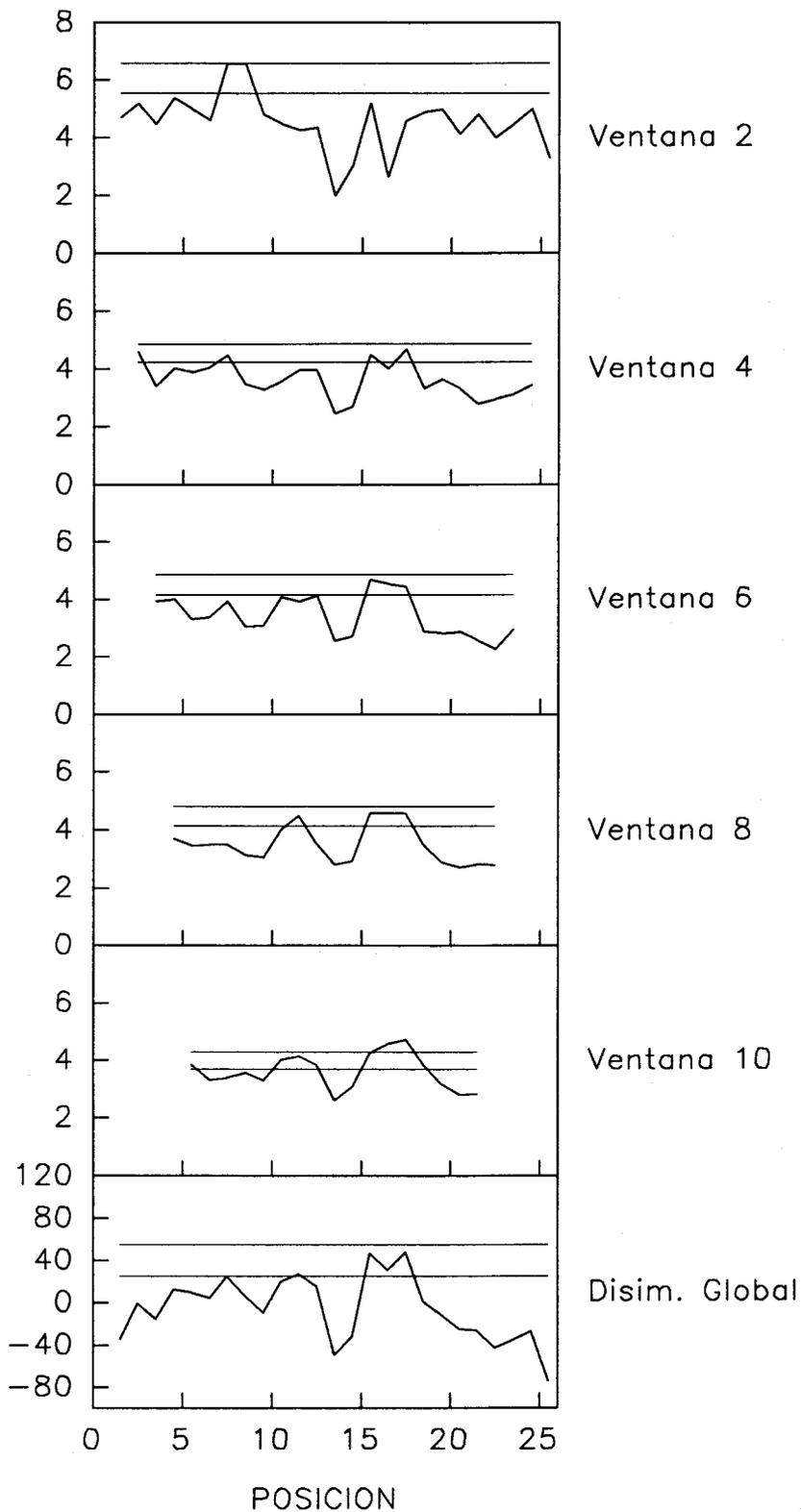


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado bajo una ENCINA, en 1990. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.



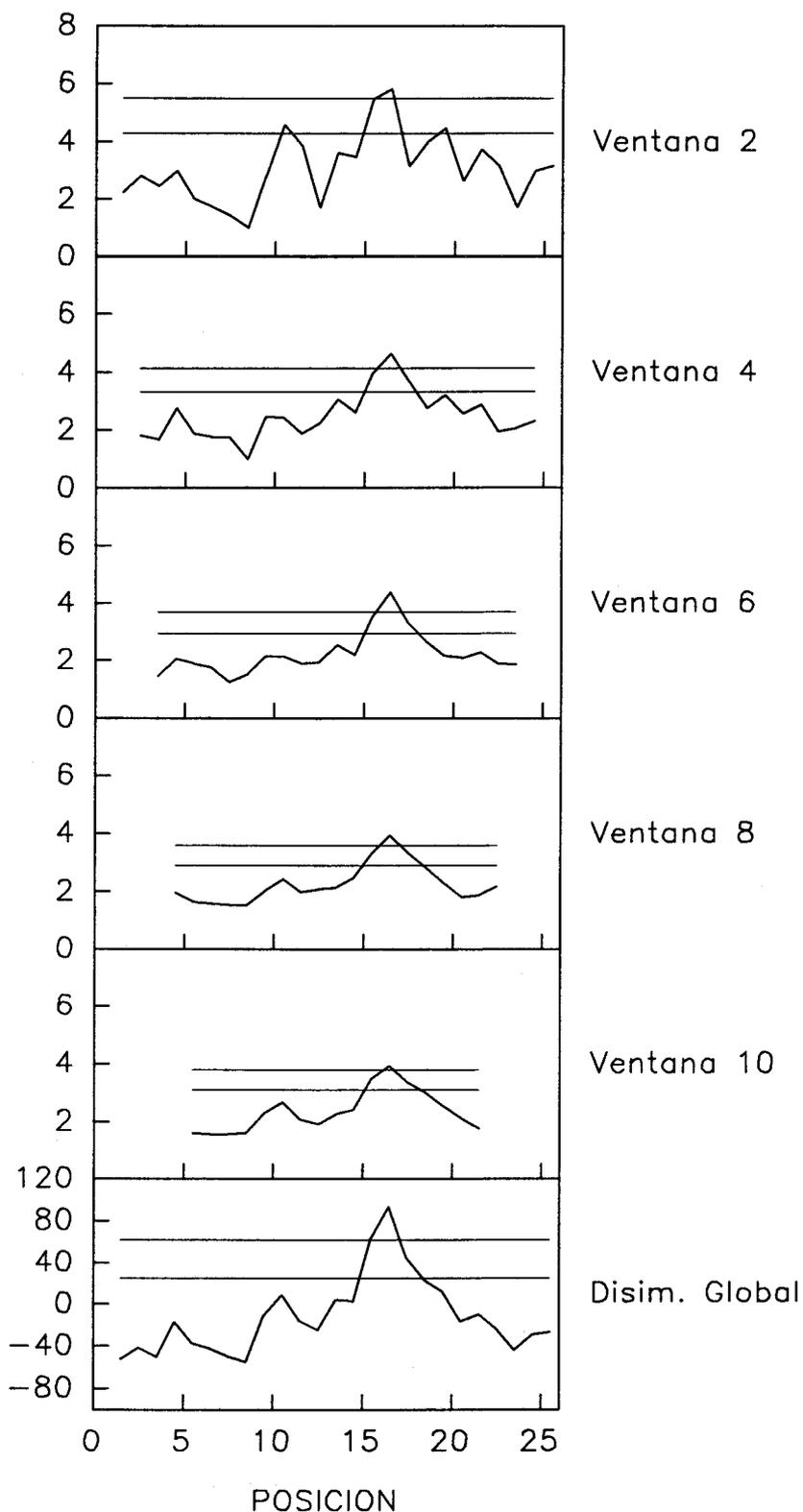
Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado bajo una ENCINA, en 1991. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

Apéndice X

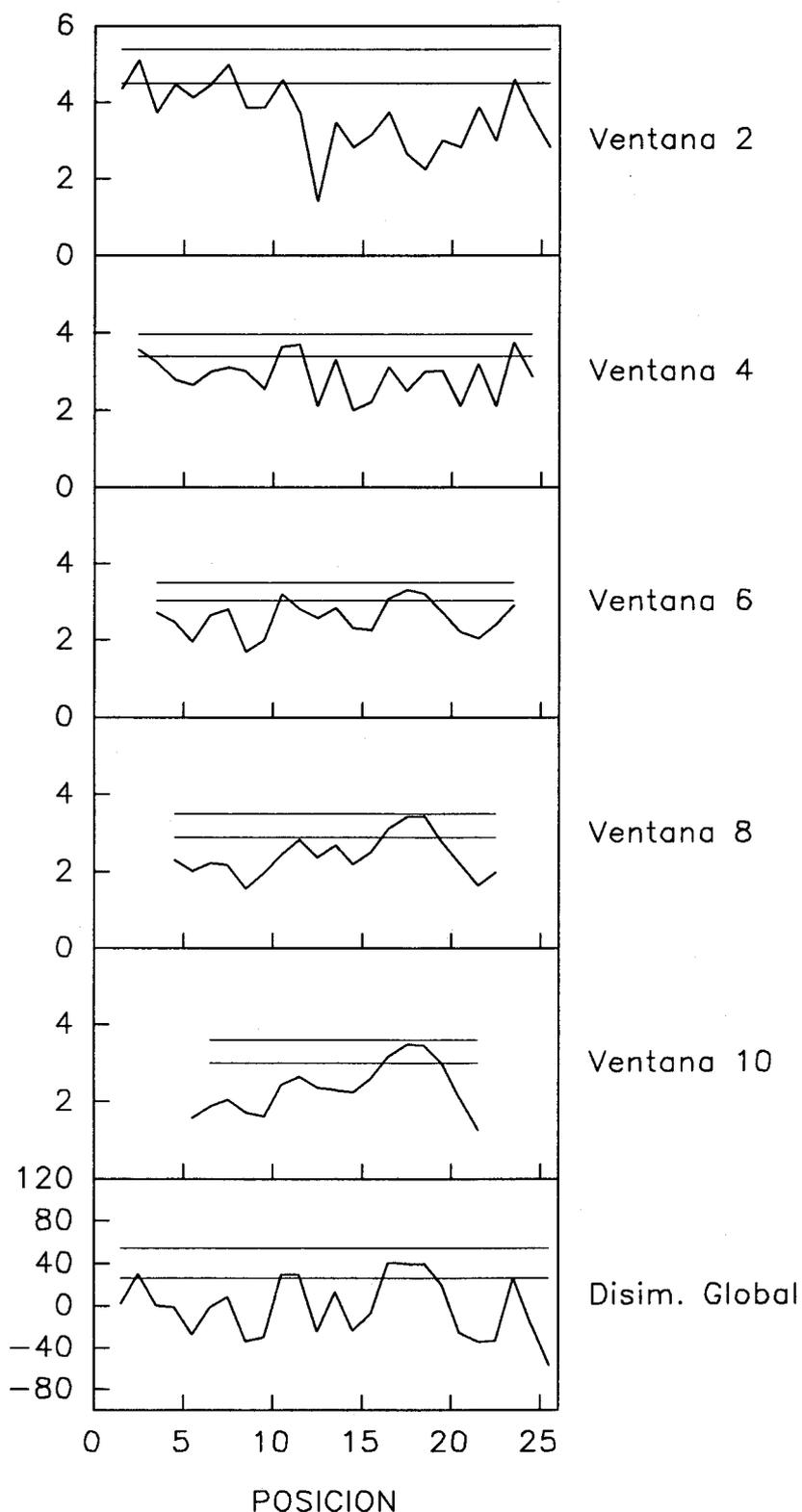


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre un HOZADERO, en 1989. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

Apéndice X

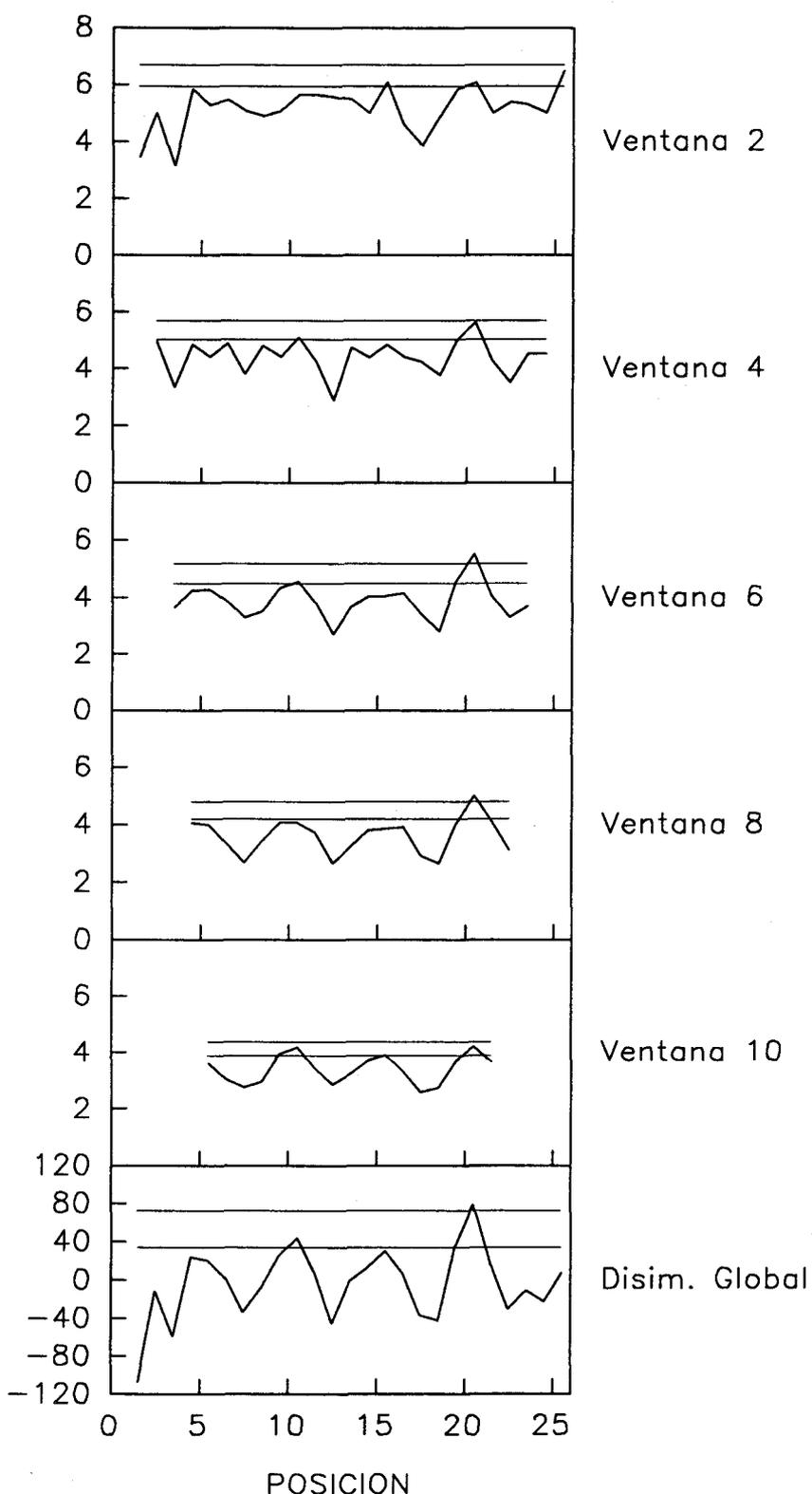


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre un HOZADERO, en 1990. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

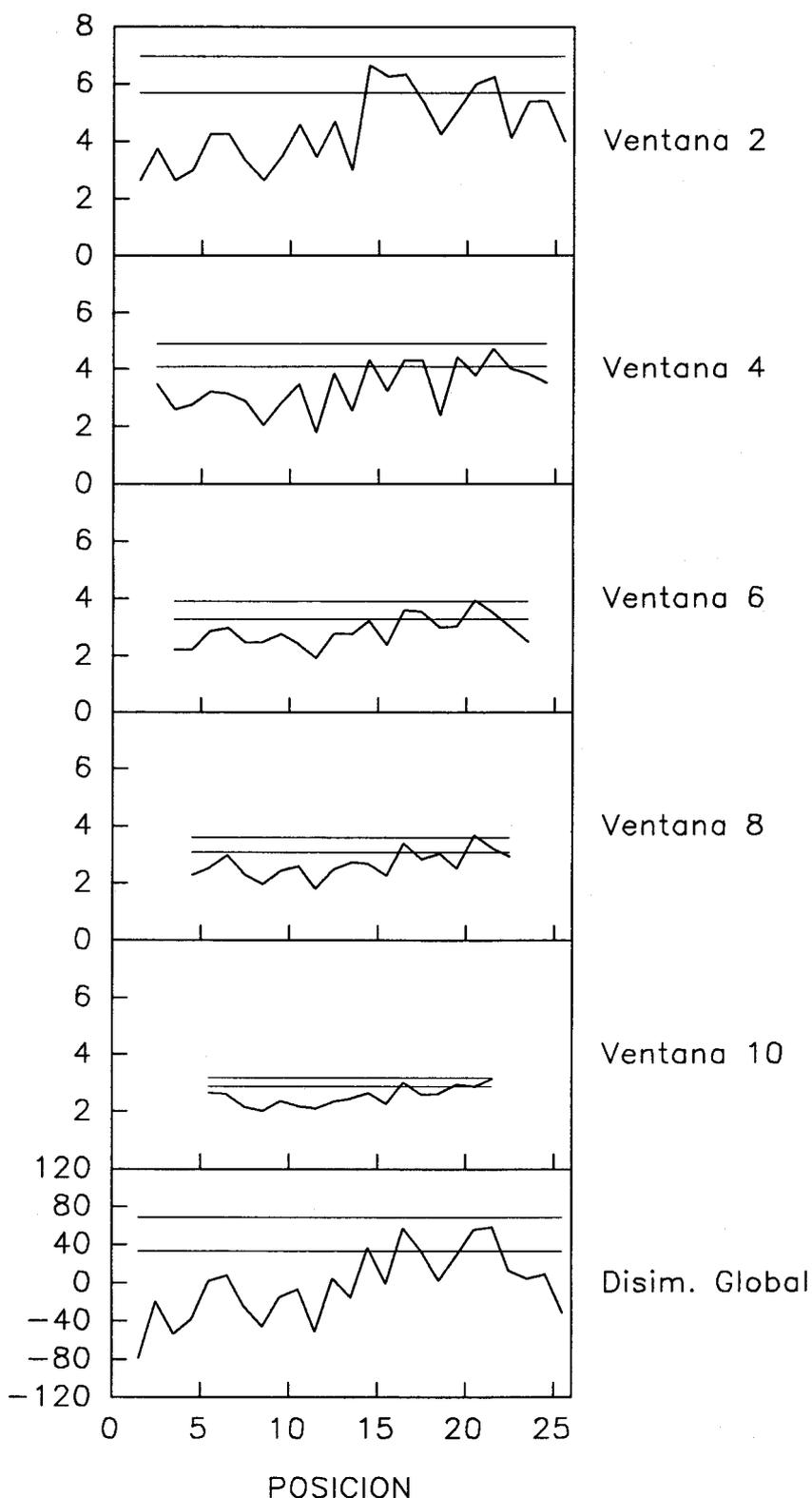


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre un HOZADERO, en 1991. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

Apéndice X

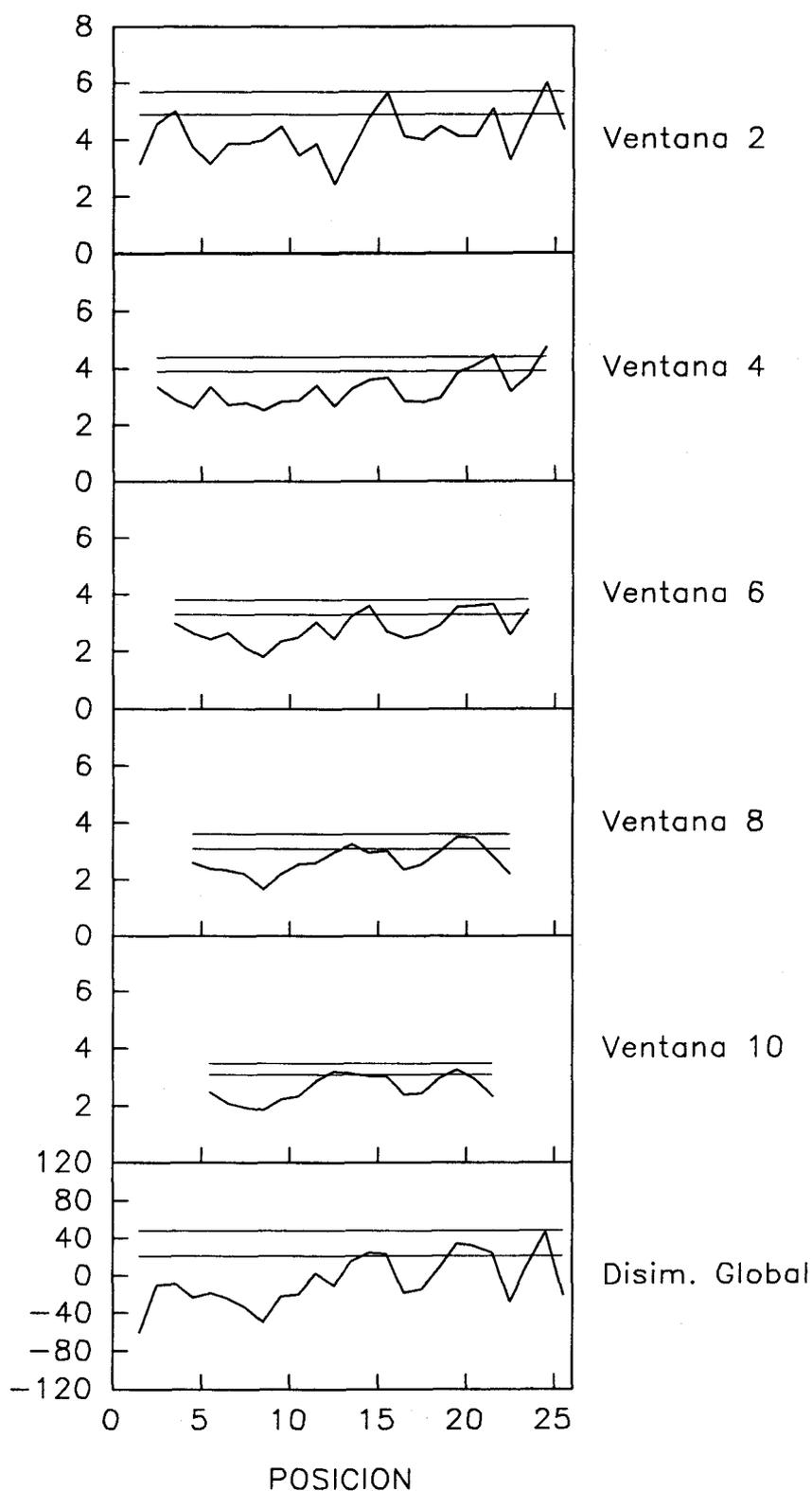


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre una zona QUEMADA, en 1989. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

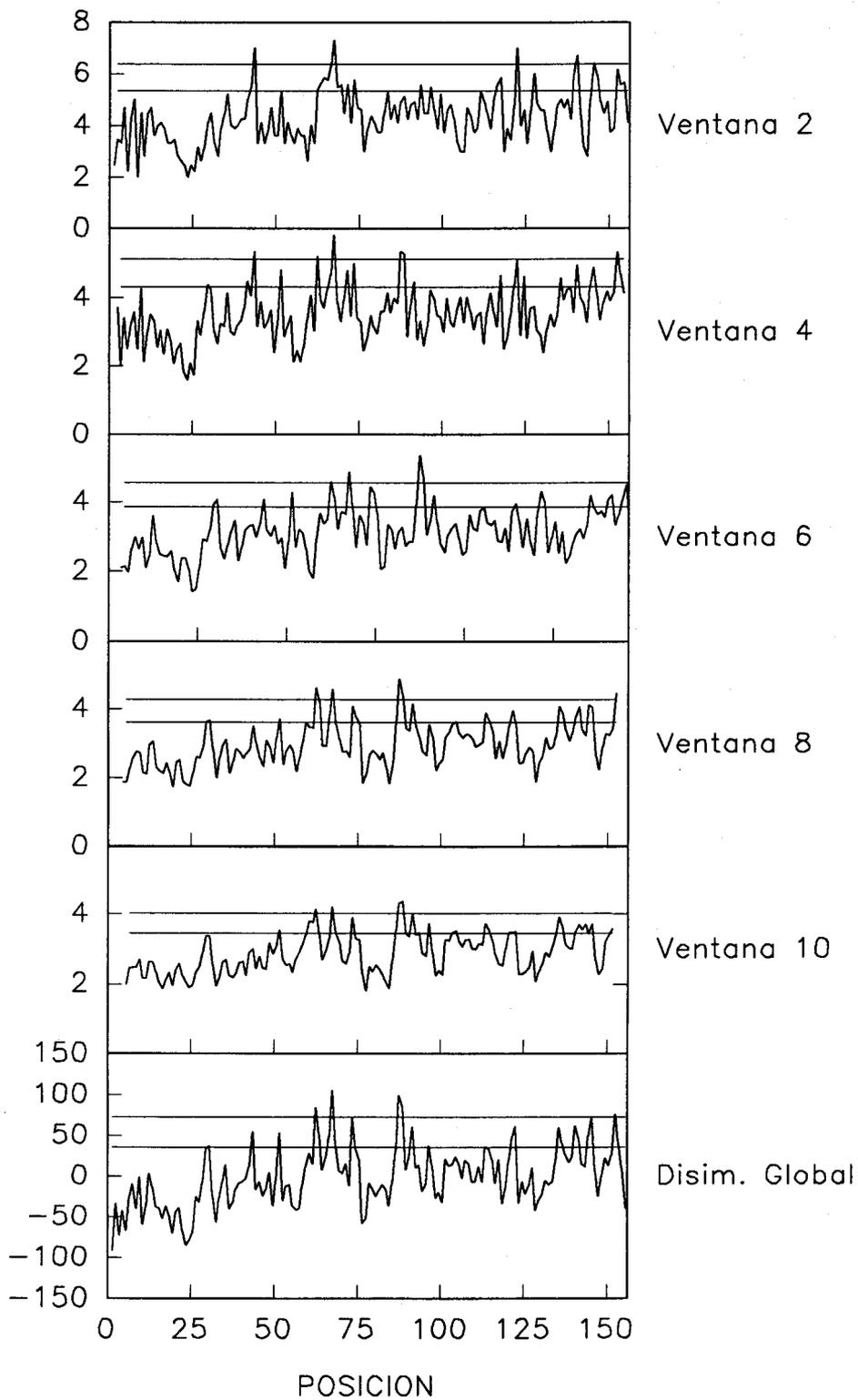


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre una zona QUEMADA, en 1990. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

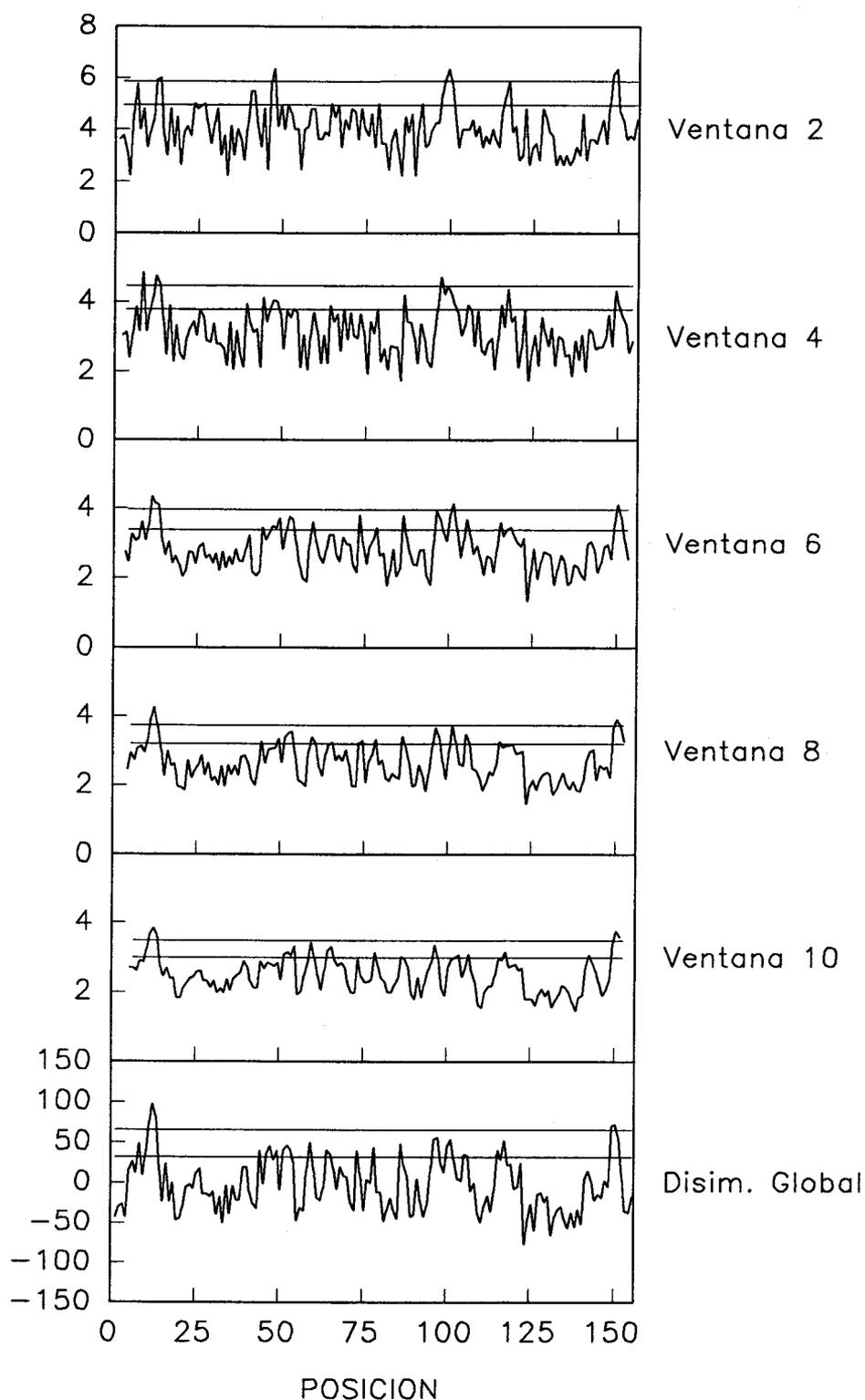
Apéndice X



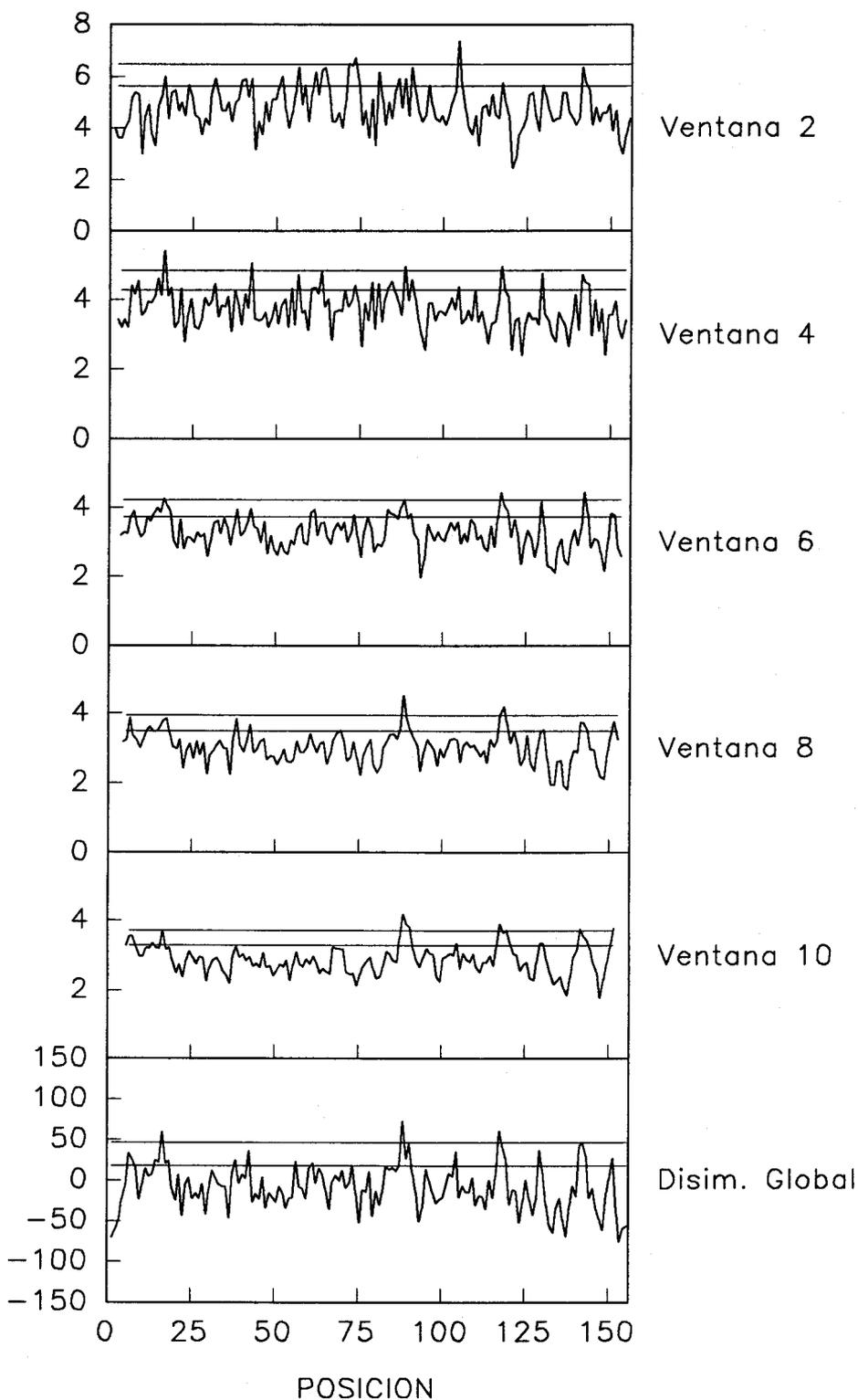
Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto localizado sobre una zona QUEMADA, en 1991. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.



Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona PASTADA, en 1989. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

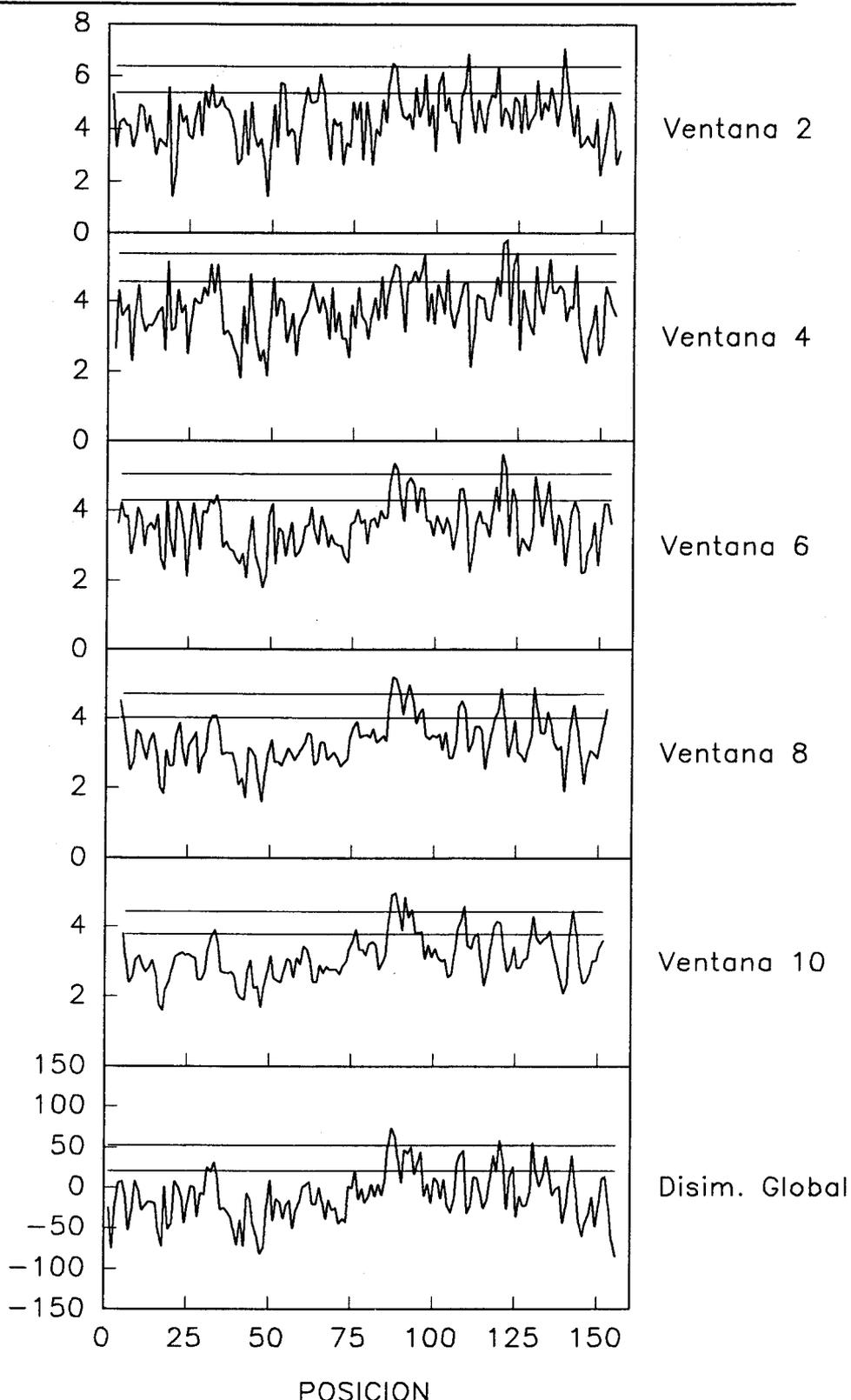


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona PASTADA, en 1990. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

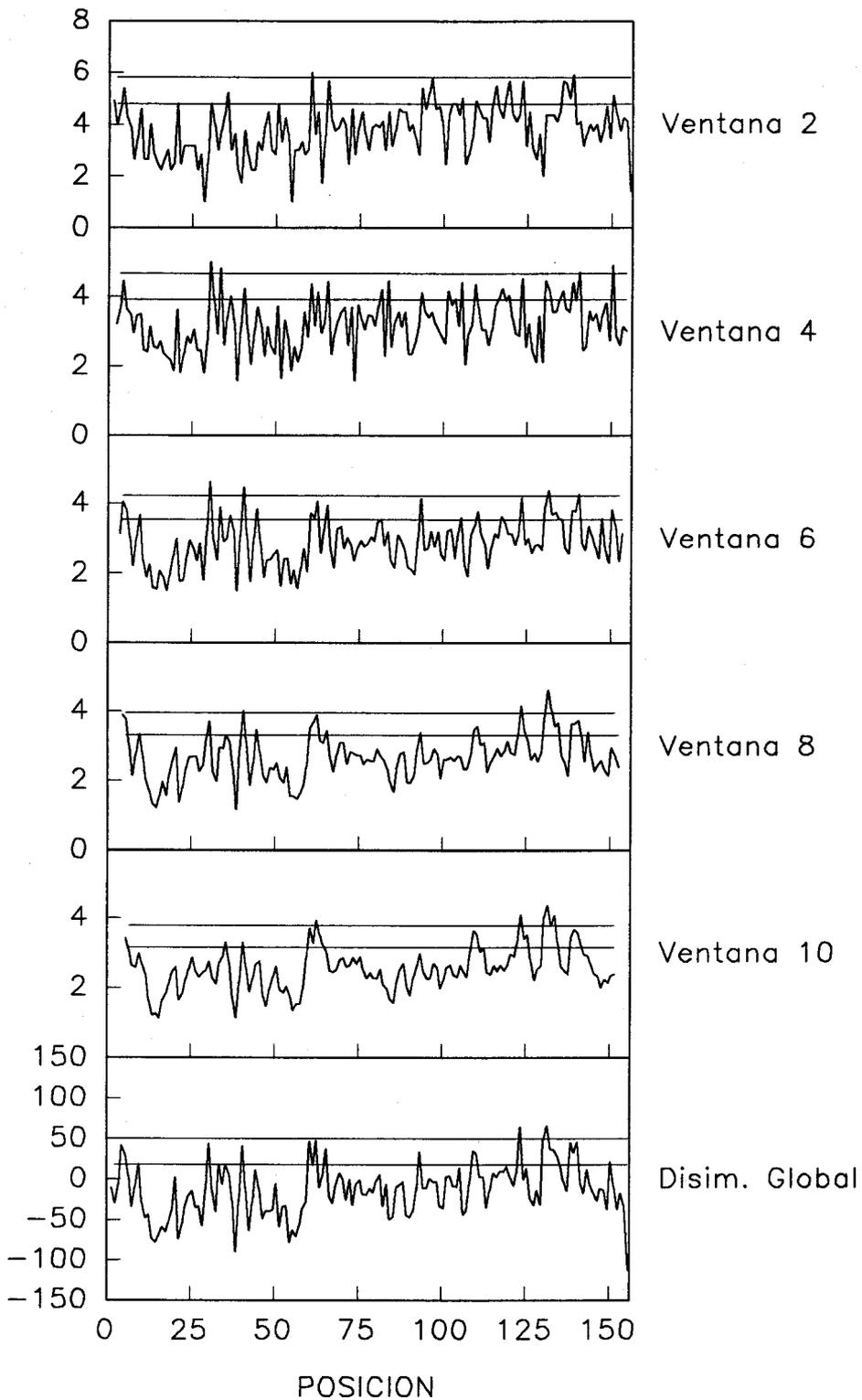


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona PASTADA, en 1991. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

Apéndice X

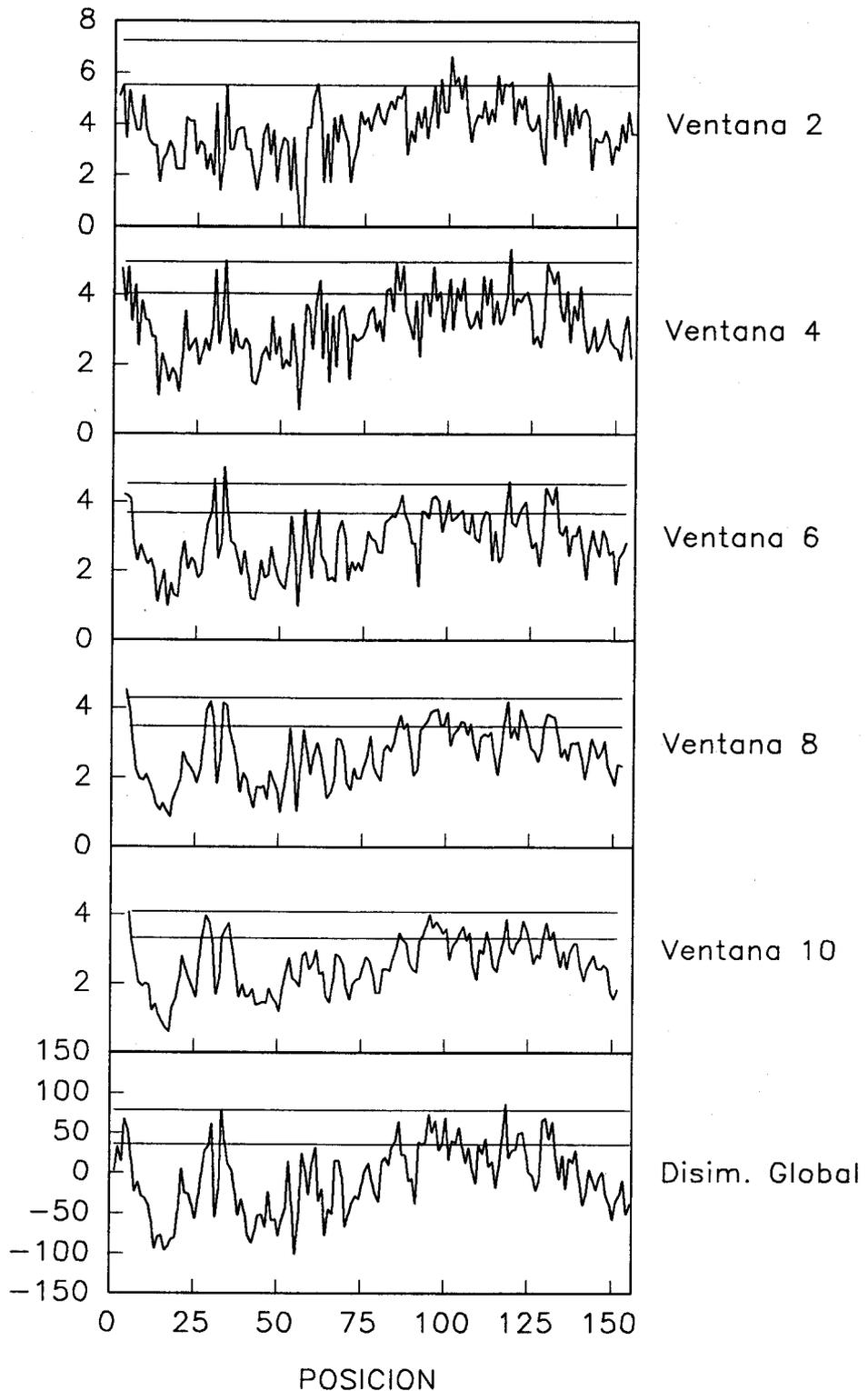


Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona NO PASTADA, en 1989. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.



Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona NO PASTADA, en 1990. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.





Espectros de Disimilaridad SMW (Split Moving-Window Boundary Analysis) correspondientes al transecto general de la zona NO PASTADA, en 1991. Se ha representado el espectro de disimilaridad para cada tamaño de ventana considerado en el análisis. Las líneas horizontales en cada gráfica indican la media más una desviación típica y la media más dos desviaciones típicas de los valores de disimilaridad.

## APENDICE X

*Especies y Categorías taxonómicas distinguidas en el estudio de los Bancos de Semillas.*

ESPECIE	PASTADO	PASTADO	NO PASTADO	NO PASTADO
	PERMANENTE	RECARGADO	PERMANENTE	RECARGADO
<i>Aegilops neglecta</i>			+	+
<i>Agrostis + Molineriella</i>	+	+	+	+
<i>Avena barbata</i>		+	+	+
<i>Bromus hordeaceus</i>	+	+	+	+
<i>Bromus rubens</i>				+
<i>Cynodon dactylon</i>		+		+
<i>Gaudinia fragilis</i>			+	+
<i>Hordeum leporinum</i>		+		+
<i>Lolium spp.</i>	+	+		
<i>Poa annua</i>	+	+	+	+
<i>Phalaris aquatica</i>			+	
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>		+		+
<i>Vulpia spp.</i>	+	+	+	+
GRAMÍNEAS	+	+	+	+
<i>Lotus conninbricensis</i>	+			
<i>Lotus subiflorus</i>	+	+	+	+
<i>Medicago polymorpha</i>	+	+	+	+
<i>Ornithopus compressus</i>	+	+	+	+
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>	+	+		
<i>Trifolium angustifolium</i>			+	
<i>Trifolium arvense</i>	+	+	+	+
<i>Trifolium bocconeii</i>	+			+
<i>Trifolium campestre</i>		+	+	+
<i>Trifolium cernuum</i>				+
<i>Trifolium glomeratum</i>	+	+	+	+
<i>Trifolium striatum</i>			+	+
<i>Trifolium subterraneum</i>	+	+	+	+
TRIFOLIUM SPP.	+	+	+	+

<i>Carlina racemosa</i>	+	+	+	+
<i>Chamaemelum spp.</i>	+	+	+	+
<i>Crepis capillaris</i>	+	+	+	
<i>Galactites tomentosa</i>				+
<i>Hedypnois cretica</i>	+	+		+
<i>Hypochaeris glabra</i>	+			+
<i>Leontodon longirostris</i>		+	+	+
<i>Leontodon salzmanii</i>	+	+		
<i>Logfia gallica</i>	+	+	+	+
<i>Sonchus spp.</i>	+			+
<i>Tolpis barbata</i>	+	+	+	+
COMPUESTAS	+	+	+	+
<i>Anagallis arvensis</i>			+	+
<i>Cerastium glomeratum</i>	+	+	+	+
<i>Crassula tillaea</i>	+	+	+	+
<i>Diplotaxis catholica</i>	+	+		
<i>Echium plantagineum</i>	+	+	+	
<i>Erodium spp.</i>		+		
<i>Euphorbia exigua</i>	+	+	+	+
<i>Galium parisiense</i>	+	+	+	+
<i>Geranium spp.</i>		+		+
<i>Lythrum spp.</i>			+	+
<i>Plantago lagopus</i>	+	+	+	+
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	+	+	+	+
<i>Pulicaria paludosa</i>				+
<i>Rumex bucephalophorus</i>			+	+
<i>Sagina apetala</i>			+	+
<i>Silene gallica</i>	+	+	+	
<i>Spergula arvensis</i>	+	+	+	+
<i>Spergularia rubra</i>	+	+	+	+
DICOTILEDÓNEAS	+	+	+	+
<i>Juncus bufonius</i>	+	+	+	+
<i>Carex spp.</i>				+
<i>Tuberaria guttata</i>				+

# UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los señores presentes  
en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de  
D. ISABEL ROLDAN RUIZ  
titulada ESTUDIO DE LA ORGANIZACION ESPACIAL  
DE LOS PASTOS MEDITERRANEOS

acordó otorgarle la calificación de apto "cum laude"

Sevilla, \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 19\_\_\_\_

El Vocal,

El Presidente

El Vocal,

El Secretario,

  
Jesús A. Navarro

El Vocal,

El Doctorado,

  
I. Roldán

UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672386