

LA SUCESION SECUNDARIA EN ZONAS DIFICILES. CONCLUSIONES Y PLAN DE ACTUACION PARA LOS BERROCALES GRANITICOS DEL AREA DE MONLERAS (SALAMANCA) *

RESUMEN

Se ha estudiado la sucesión a partir del cultivo en una de las zonas más pobres de la provincia de Salamanca (España). El reemplazamiento de las especies y la ordenación que se sigue de las parcelas inventariadas, se interpreta mediante el análisis factorial de correspondencias. También se analiza la cobertura herbácea, la producción de los eriales en sus distintas modalidades, la evolución de diversidad, riqueza y uniformidad, y los cambios que experimentan algunas variables edáficas.

Sin prescindir de consideraciones puramente científicas, se persigue un fin práctico inmediato. Los suelos, muy degradados, aconsejan poner límites al cultivo, el cual acelera de manera progresiva la oligotrofia inherente a las tierras pardas desarrolladas sobre granitos.

El esquema general conseguido para la sucesión, pone de manifiesto los peligros de las labores continuadas. Esto entronca con las normas que deben seguirse para una adecuada ordenación territorial. Vegetación y suelos demuestran estar altamente correlacionados, de forma que la degradación de los segundos conduce a una monotonía en el paisaje, en el que acaban por predominar formaciones arbustivas sobre suelos de fertilidad mínima.

Sólo caben diferenciaciones paisajísticas en lo que se refiere a la especie leñosa dominante. La falta de aprovechamiento de estas especies induce a proponer estudios acerca de su mejor utilización, al tiempo que el pastizal aparece como una variante, no degradativa, a la utilización más corriente del área considerada.

* Este trabajo ha sido premiado en la convocatoria de ayudas —1982— de la Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Salamanca.

INTRODUCCION

El término sucesión indica generalmente secuencias en el tiempo. Es un proceso de cambio y reemplazamiento mediante el cual se produce la colonización y reconstrucción de un medio por parte de los seres vivos. Al mismo tiempo, suele admitirse una razonable direccionalidad, lo que le confiere caracteres predictivos aceptables, de suma importancia en la dinámica ecológica.

Obviamente, para que se produzca una sucesión secundaria debe existir en principio una perturbación del ambiente. La presencia, en unas condiciones del medio más o menos similares (Olson, 1958), de distintas fases o etapas con diferentes años después de haber sufrido la perturbación, permite la inferencia de variaciones temporales. Esta aproximación, llamada indirecta o comparativa por Pavillard (1935), no sigue las secuencias en el tiempo, pero presenta la indiscutible ventaja de que pueden abarcarse amplios intervalos.

A la vez, la disposición espacial facilita soslayar los cambios inherentes a la climatología anual. Sólo es preciso no intentar forzar las series en secuencias lineales de marcado determinismo, ya que pueden ser muchos los caminos a seguir por la sucesión, en consonancia con el gran número de variables que la afectan.

En este sentido, las variaciones factibles en medios intervenidos desde antiguo ofrecen una gama de posibilidades particularmente variada. Las distintas superposiciones entre suelo, topografía y explotación originan comunidades que, aunque catalogables a grandes rasgos, suponen de hecho un continuum cuyos límites son difíciles de precisar. La influencia de factores de este tipo es patente en varios casos, entre los que se incluyen los tratados por Coupland (1950), Whittaker (1965), Naito (1967), Williams (1969), Lang (1973), etc.

El método comparativo ha servido desde antiguo para la reconstrucción de sucesiones, particularmente de las vegetales. Baste recordar los trabajos de Cowles, a finales del siglo pasado, sobre las dunas del lago Michigan. En la actualidad, se trata de una técnica operativa ampliamente aceptada para sucesiones de recorrido medio o largo, aunque los estados iniciales de colonización se pongan mejor de manifiesto mediante planteamientos *in situ*. Evidentemente, dichos planteamientos quedan restringidos a estas situaciones pioneras, de fácil estudio y compensatorias en la práctica, al poner de manifiesto los rápidos relevos que caracterizan a los inicios de las sucesiones secundarias. Trabajos posteriores como los de Pons (1953), a los más actuales de Puerto (1977), Bertrand (1978), Acherar (1981), Escarré *et al.* (1983), etc., siguen la metodología inductiva para descripciones de grande entidad (incluso más de cien años), obteniendo resultados aceptables cuando menos.

Hay un problema inherente a esta modalidad de trabajo, que consiste en conocer la fecha del fin de la perturbación e inicio, por consiguiente, del proceso natural.

En sucesiones de recorrido medio, como la que aquí será tratada, la dificultad es fácil de solventar. No obstante, cuando el recorrido es largo, existe una cierta tendencia a forzar la inclusión de las etapas dentro de la serie sucesional.

Ya se ha comentado que la sucesión está razonablemente orientada y, por lo tanto, cuando se cuenta con criterios de lo que debe acontecer en las primeras etapas como contraposición a las últimas, es posible realizar intentos de este tipo. Sin embargo, se corre el peligro de caer en un esquematismo lineal, soslayando inadvertidamente las múltiples ramificaciones a que la sucesión puede dar lugar.

La identificación de series de desarrollo sucesional, una vez fijado el punto de partida en el abandono de cultivos de cereal, está dificultada en la mayoría de las ocasiones por la falta de linealidad, salvo tal vez cuando el fin último es la consecución de la comunidad climax, aunque aquí habría que hablar de convergencia de series y no de un predeterminismo a lo largo de toda la secuencia. Las ramificaciones, producto principalmente de las diferencias topográficas (Díaz Pineda *et al.*, 1981) y de utilización, llevan asociado el peligro de intentar forzar las secuencias, es decir, de intercalar fases o etapas en un desarrollo progresivo continuo, sin más fiabilidad que las edades de las parcelas inventariadas.

Eludir por completo las posibles discrepancias entre lo aparente y lo real, resulta imposible en esta inferencia de las variaciones temporales a partir de diferentes situaciones espaciales. No obstante, aunque el fenómeno de la sucesión pase a ser así una elaboración intelectual más que una constatación empírica, siempre es posible sugerir acotaciones que propicien el acercamiento de ambas.

La coincidencia, al menos desde un punto de vista comparativo, es más fácil de lograr partiendo de un amplio conocimiento previo sobre situaciones bien definidas. Se obtienen así resultados de gran simplicidad, sin fases de dudosa entroncación con la línea principal, lo cual es necesario cuando se pretende iniciar el estudio de una sucesión secundaria peculiar.

La teoría y la práctica no siempre siguen idénticos caminos, ya que la primera se forja a partir de regularidades, pero éstas, como tales, admiten excepciones. A tendencias bien definidas se unen otras que lo están más aparentemente, por lo que siempre es posible la crítica basada en comprobaciones reales (Drury y Nisbet, 1973). Con todo, la sucesión constituye un tema central en ecología, contándose en la actualidad con datos tan cuantiosos

que casi cualquier hipótesis puede ser contrastada y avalada. Lo decisivo es el medio, y ambientes diferentes pueden ofrecer acotaciones muy dispares. Buscar puntos generalizables es una tarea científica encomiable; dejar constancia de las anomalías puede servir para precisar las condiciones a que deben retraerse las normas más comunes.

En el presente trabajo se tratará de los cambios que se producen en la vegetación y en el suelo después de las perturbaciones ocasionadas por el cultivo. El tema ya ha sido examinado ampliamente en ocasiones anteriores para el Centro-Oeste español, pero referido a formaciones de dehesa, donde el interés recae en la recuperación del pastizal.

Aquí se ha elegido una de las zonas más pobres de la provincia de Salamanca, la que se centra en Monleras y términos municipales adyacentes. El suelo marcadamente arenoso, pobre en bases, con dificultad para retener el agua y los nutrientes, hace a la zona poco aconsejable para el cultivo. Sin embargo, las labores agrícolas constituyen la norma más común de utilización. Difícilmente se alcanza el pastizal limpio de media ladera, predominando las formaciones leñosas de pequeño porte en ambientes sumamente pobres, erosionados y degradados.

Es precisamente este aspecto de oligotrofia inherente, consecuencia de unas malas prácticas de utilización, el que confiere interés a nuestro estudio. No es preciso incidir demasiado sobre las comunidades eutrofas; su producción y rentabilidad están garantizadas y comprobadas mediante un uso milenario. Son las condiciones de pobreza las que deben llamar nuestra atención, con el objetivo de proponer normas que garanticen un futuro mejor.

ASPECTOS TERRITORIALES

El área de estudios se encuentra situada en el N-NW de la provincia de Salamanca, en su límite con la de Zamora, comprendiendo principalmente parte de los términos municipales de Monleras y Villaseco de los Reyes. En su borde septentrional aparece la zona inundada por el pantano de Almendra.

GEOMORFOLOGÍA

Situada en el borde norte de la penillanura salmantina, los caracteres morfológicos vienen condicionados por el basamiento granítico sobre el que se asienta en su mayor parte, propiciando un relieve típico de berrocales con desniveles suaves (Jiménez y Arribas, 1979). De acuerdo con esto, las pendientes no alcanzan, por lo general, valores superiores al 20 por 100. El

gradiente altitudinal es mínimo, estando comprendido para toda la zona entre los 700 y 800 metros de altitud sobre el nivel del mar.

Desde el punto de vista hidrológico, aparecen arroyos estacionales que desembocan directamente en el río Tormes. Suelen ser de escasa longitud y dirección predominante S, SW-N, NE. Los más importantes son el arroyo de la Rivera del Villar, que limita la zona de estudio por el Oeste, el arroyo del Molinar, el de Valdemonte y el arroyo de la Rambla; el último constituye el límite del área estudiada por el Este. Estos arroyos discurren por valles abiertos, al menos hasta las proximidades de su vergencia en el Tormes. En la actualidad pueden ser inundados por el reculaje del pantano de Almendra.

De acuerdo con estas premisas morfológicas y el escaso encajamiento y capacidad de arrastre de los arroyos, domina el carácter celular sobre el vectorial en la definición geosistemática y paisajística de la superficie considerada (González Bernáldez, 1981).

LITOLOGÍA

Los granitos dominantes son leucogranitos de dos micas con tendencia alcalina, de grano grueso y grandes megacristales de feldespato potásico. En el borde occidental del área se presenta una facies de este mismo granito con tendencia alítica (Arribas y Jiménez, 1977).

En los alrededores de Monleras aparece un nivel de pizarras alomadas, pertenecientes al complejo esquisto-grauwackico del paleozoico (Jiménez y Arribas, 1979).

La zona se halla surcada por una serie de fracturas con dirección predominante S, SW-N, NE, aprovechadas por los arroyos para enmarcar sus cauces.

EDAFOLOGÍA

En cuanto a los suelos, domina el tipo cámbico (tierras pardas meridionales sobre granitos en la terminología francesa), y dentro de él los cambisoles dístricos, húmicos y gleicos (García Rodríguez *et al.*, 1979). Estos subtipos están relacionados directamente con las unidades de utilización antropozógena.

En las proximidades de los pueblos y huertos familiares de intensa explotación condicionan la existencia de suelos mejorados y/o cambisoles eútricos. El primitivo cambisol húmico sobre el que se asentarían las formaciones climáticas originales, se ha degradado a cambisol dístrico, al haber sido roturada en mayor o menor medida gran parte de la zona. Tan sólo en las áreas en que se ha conservado un pastizal antiguo estabilizado se encuentran manchas

de cambisoles húmicos, que en las superficies de vaguada más favorecidas por la humedad pueden intercalarse con enclaves de cambisoles más o menos gleizados. Por el contrario, en las de interfluvios, donde afloran en ocasiones los materiales graníticos, pueden presentarse litosoles, mezclados con cambisoles dístricos.

CLIMATOLOGÍA

El área estudiada se halla en la zona con precipitaciones medias anuales comprendidas entre 500 y 600 milímetros, estando la temperatura en el promedio anual aproximadamente entre 11 y 12 grados Centígrados (Oliver y Luis, 1979). De acuerdo con estos datos, la zona puede considerarse como de clima semiárido frío. Hay que tener en cuenta que la parte Oeste se encuentra muy próxima a la zona de clima subhúmedo, de la que recibe influencias.

El máximo de precipitaciones se da en los meses de diciembre y enero, y las mínimas en julio y agosto. En cuanto a la temperatura media, la más alta se produce en los meses de julio y agosto y la más baja en diciembre.

El número total anual de días secos oscila entre 90 y 100, lo que proporciona un clima mesomediterráneo acentuado en la clasificación de De Martone.

A pesar de que la zona presenta, sobre todo en la parte Oeste, una fuerte influencia oceánica, se encuentra situada en el área de clima continental de la provincia de Salamanca.

Desde el punto de vista fitoclimático, aparece enclavada en el encinar castellano, aunque de nuevo con una fuerte influencia por el Oeste de la banda ecotónica de transición hacia el robledal del NW (Montserrat y Luis, 1979).

MATERIAL Y METODOS

En el muestreo de la vegetación cabe distinguir entre elementos herbáceos y leñosos de porte considerable. Para los primeros, en cada una de las 96 comunidades inventariadas, se empleó como unidad elemental un cuadrado de 0,5 metros de lado, con diez repeticiones al azar, anotándose la cobertura de las especies presentes. En el caso de los segundos fue seguida la técnica de coberturas lineales; diez transectos de diez metros de longitud fueron realizados por parcela, y los centímetros de intersección con las leñosas con la cinta métrica utilizada se transformaron posteriormente en porcentajes de suelo cubierto.

El número total de especies encontradas es muy bajo (únicamente 78), lo que prueba la oligotrofia de la zona al tiempo que su carácter relativamente uniforme. En particular, para las herbáceas, puede decirse que los cambios sucesionales tienden a ser más cuantitativos que cualitativos, lo cual contrasta con el intervalo de veinte años abarcados.

Para facilitar el estudio se tomaron parcelas de edades comunes bien diferenciadas en grupos, procurando eliminar situaciones intermedias. Dichas edades se conocieron por contacto directo con los propietarios de las fincas o arrendatarios que conocían bien la historia de bastante de ellas.

Cada edad, o situación sucesional diferente, comprende un total de ocho parcelas, pudiendo catalogarse en los siguientes grupos: grupos 1 y 5, comunidades de un año, el primero en áreas secas (elevadas) y el segundo en zonas más húmedas; grupo 2, comunidades de dos años en enclaves secos; grupos 3 y 6, parcelas con cuatro o cinco años de abandono, secas y húmedas respectivamente; grupo 4, parcelas de seis o siete años de abandono, en lugares secos. La mayor facilidad para encontrar comunidades con distintos años de abandono pertenecientes a zonas de ladera alta y media alta, en estos inicios sucesionales, se debe a que en situaciones de mayor humedad edáfica el labrado es más constante, y los abandonos por lo común definitivos, por lo que es más corriente que cuenten ya con edades avanzadas.

Los grupos 7 y 10, de distinto grado trófico, se sitúan alrededor de los diez años. Igual ocurre con el 8 y 11 para los quince años y con el 9 para los veinte. Conviene advertir que en el grupo 10 se incluyen comunidades nunca aradas de enclaves rocosos cerrados, pero por la analogía específica encontrada con las parcelas oligotrofas de alrededor de diez años, se han dispuesto con ellas; esta similitud se comprobó a posteriori, aunque ya era intuible por las leñosas dominantes, y ha llevado a la citada inclusión aunque en realidad se aparten del proceso sucesional. El grupo 12 vuelve a constituir el inicio de una nueva sucesión, ya que procede del 11 sometido a los efectos del fuego. Se trata, por tanto, de la intervención de un factor distinto al hasta ahora contemplado, contándose entre las comunidades integrantes con las derivadas del efecto del fuego una vez transcurridos uno o dos años.

En cuanto a la localización de las unidades elementales donde los surcos eran apreciables, sin salirse de la distribución al azar, se siguió un orden de forma que cada nuevo cuadrado fuera la continuación del anterior, a pesar de estar separados sobre el terreno. Se logra así que queden representadas por igual las lomas y las vaguadas de los surcos.

Para el análisis de los datos originales se toma como referencia principal el conocido método multifactorial de correspondencias (Cordier, 1965; Ben-zecri, 1970). Posteriormente se ha preferido trabajar con las medidas de los

datos aportados por cada uno de los grupos, estableciendo la clasificación mediante el índice de Czechanovski y el método UPGMA, y distintos aspectos estructurales para los que se emplean expresiones sencillas (H' de Shannon, J' de Pielou, etc.).

Las producciones de fitomasa aérea fueron recogidas cortando a dos centímetros del suelo en cada una de las unidades de muestreo inventariadas. Los datos finales se dan como medias para cada grupo de parcelas, ya que lo que interesa no son las excepciones, sino la regla común que se sigue durante la sucesión secundaria.

Por último, en lo que se refiere a los suelos, el muestreo fue efectuado hasta 20-25 centímetros de profundidad en varios lugares dentro de cada parcela. Una vez secadas al aire las muestras fueron tamizadas a través de una malla de dos milímetros de luz, realizándose los siguientes análisis (Dunque, 1970):

Análisis mecánico.—La determinación de la composición granulométrica se llevó a cabo por el método internacional de la pipeta, utilizando como dispersante mezcla de poli-metafosfato sódico-carbonato sódico. Se empleó una pipeta Robinson montada sobre soporte milimetrado.

pH.—Se forma una pasta saturada del suelo con H_2O o con ClK normal, sobre la cual se realizan las medidas con un pH-metro Beckman H-2, con electrodo de vidrio.

Carbonatos.—Calcímetro Bernard, con ClH 1:1.

Materia orgánica.—Se toman muestras de suelo de 0,5 a 2 g aproximadamente, según la riqueza; se oxidan con exceso de dicromato potásico normal (10 ml) y 20 ml de ácido sulfúrico concentrado. La valoración se realiza por retroceso con sal ferrosa, utilizando difenilamina como indicador.

Nitrógeno total.—Se obtiene por el método Kjeldahl, empleando como mezcla catalizadora SO_4Cu y Se, y como indicador una mezcla de rojo de metilo y verde bromocresol.

Fósforo asimilable.—Se analizó siguiendo el método de Burriel-Hernando. Para la determinación colorimétrica se utilizó el método de Lucena-Prat, empleando un colorímetro Speker-Hilger. Se agitan cinco gramos de suelo con 500 ml de solución extractora durante cinco minutos.

Potasio asimilable.—Se realiza una extracción con acetato amónico normal de pH 7, tomando cinco gramos de suelo y 100 ml de solución extractora. Se agita durante treinta minutos aproximadamente. Las medidas se llevaron a cabo en un espectrofotómetro de llama Kipp H45-214.

En definitiva, por medio de los análisis químicos mencionados se obtienen las siguientes variables: grava, arena gruesa, arena fina, limo, arcilla, pH en agua, tanto por ciento de nitrógeno, tanto por ciento de materia orgánica, razón C/N, CaO, P₂O₅ y K₂O, medidas las tres últimas en mg por 100 g de suelo.

RESULTADOS Y DISCUSION

1. ASPECTOS DESCRPTIVOS DE LAS PRINCIPALES UNIDADES ECOLÓGICAS EN RELACIÓN CON LA SUCESIÓN SECUNDARIA

a) *Pastizales*

No es posible establecer un criterio demasiado bien definido para describirlos, siendo más bien raro encontrar una superficie de pastizal limpio, como las que caracterizan y dominan en el monte adhesionado. Existen pequeños islotes próximos a las vaguadas o canales de drenaje, pero la fisonomía más común es la de mosaicos de alternancia de pasto-matorral-arbolado, en todas las combinaciones posibles.

Tampoco resulta fácil llegar a definir el límite entre erial (o tierra abandonada) y el pastizal, ya que es frecuente que cuando el proceso de la sucesión parece relativamente estabilizado, por haberse alcanzado cierto equilibrio con las condiciones ambientales reinantes, se vuelve a la activación del labrado.

La unidad de pastizal se ha formado generalmente por exclusión, es decir, cuando el suelo no ofrecía posibilidades de laboreo. Únicamente en fincas particulares o áreas comunales se ha mantenido como tal con carácter preferencial. Pero aún en estos casos, el matorral es fuertemente agresivo, por lo que es raro encontrar el pasto limpio, sin leñosas de pequeño porte. A este proceso de progresión hacia el bosque climax contribuye mucho el uso; una carga pobre o inadecuada, o en momento no propicio, acelera considerablemente el fenómeno.

La distribución de los pastizales en la zona es irregular, pero no demasiado aleatoria, pues suelen reservarse para este uso los peores suelos. Así, exceptuando las vaguadas, aparecen preferentemente en áreas de afloramientos, suelos esqueléticos, exceso de pendiente o pobreza extrema.

No se ha encontrado relación con el sustrato litológico, muy uniforme, pero sí con el carácter geomorfológico. Los suelos constituyentes son con dominancia cambisoles húmicos, con cuerdas o islotes de gleico en las superficies húmedas.

b) *Eriales* (labor a pasto)

La mayor complejidad de estas unidades es lo aleatorio de su uso. Son pastizales en diversos grados de evolución, siempre en fase juvenil, procedentes de tierras de labor.

Existen dificultades para definir el paso de erial a pastos, pues al no producirse de forma brusca sino en fases sucesivas y con tantos cuantos tipos intermedios se deseen, es posible encontrar muchos casos catalogables de dudosos. Cuando el matorral dominante se presenta en franca regresión, debida al uso por pastoreo, ya puede aceptarse su definición. Pero aún en este caso, cuando se llega a comunidades herbáceas proporcionalmente importantes, es frecuente que vuelvan a ser aradas (posiblemente por la razón de la fertilidad recuperada).

Considerando el polo opuesto, el de partida, posiblemente habría que incluir a los eriales en el grupo de labor, ya que aunque se trata de superficies más o menos limpias, abandonadas, y ciertamente pastizales de efímeras, existe la certeza de que en la próxima rotación serán roturados, labrados y sembrados.

Por consiguiente, los eriales se encuentran en aquella fase intermedia en que la distrofia desaconseja su laboreo, pero no tanto para que en un momento dado, cuando se estime que la acumulación de materia orgánica y la edafización han sido suficientes para obtener una cosecha mediana, vuelvan a labrarse.

Constituyen, por tanto, la unidad de tierras submarginales. Es, en resumen, lo marginal de lo marginal, con unas condiciones pésimas de fertilidad.

Los suelos son generalmente cambisoles dísticos, aunque con el tiempo y bajo los efectos del arbolado pueden pasar a húmicos.

c) *Matorral* (con o sin afloramientos rocosos)

Esta denominación se utiliza aquí en sentido genérico, amplio, para toda formación de leñosas no arbustivas ni arbóreas. La composición botánica puede estar bastante indefinida, aunque como se comprobará posteriormente se producen con facilidad situaciones de dominancia por determinadas especies. Pese a ser la unidad más cambiante e inestable, es una de las más frecuentes, y de aquí la importancia de su inclusión en estudios concretos.

Su relativamente escasa persistencia se debe, por una parte, a la acción antropógena, pues cada cierto tiempo las superficies de matorral son roturadas para incorporarlas a las de cultivo. Por otra parte, cuando se decide su transformación en pastizal, la acción zoógena, a veces acompañada por el fuego, va ganando terreno al matorral, que lentamente se va transformando en

pastizal, en un proceso no de frenado de la sucesión secundaria, sino de frenado y desvío de la probable trayectoria original.

La máxima permanencia del matorral se da cuando el terreno es definitivamente abandonado, perdurando entonces hasta la implantación y posterior predominio de la fase arbustiva de lo que más tarde será el bosque, en su etapa final.

Por tanto, la unidad de matorral requiere para su formación la acción del hombre y abandono posterior del suelo, una vez esquilhada su escasa fertilidad.

Cuando no es así, puede ser abundante, pero más bien ha de ser considerado como acompañante o variante de la unidad pastizal o del bosque.

Más perdurables, y hasta definitivos, pueden considerarse los matorrales de los asomos rocosos, pero sólo en el área circunscrita al afloramiento propiamente dicho, pues en el resto, antes o después, cabe esperar la entrada del arado, con las repercusiones consiguientes.

Los suelos son cambisoles dístricos, o suelos esqueléticos poco evolucionados. Sin embargo, no son infrecuentes otros tipos de suelos, dada la abundancia de matorral en la zona, a la que ya se ha aludido.

d) *Tierras de labor*

Únicamente la roca en superficie, o el exceso de pendiente (más bien infrecuente) o el de humedad (vaguadas gleicas) han frenado al arado. En una época u otra ha llegado a todas partes.

Es realmente sorprendente comprobar cómo se sigue labrando y sembrando en lugares donde los rendimientos no compensan el balance total de energía empleada. Nos encontramos aquí ante una consecuencia de la mecanización descontrolada, ya que la técnica ha progresado mucho más en lo referente a los cultivos que en lo que respecta al tratamiento y conservación de los pastizales.

Incluso las áreas con afloramientos rocosos no se han librado de esta circunstancia, llegando a aprovecharse las pequeñas superficies de suelo que quedan entre los mismos.

Desde el punto de vista de la economía humana, el laboreo de estas tierras es antieconómico; 800 a 1.200 Kg/Ha/año de trigo no compensan los gastos de energía combustible, semillas, abonos, amortización de maquinaria y horas de trabajo. El umbral de rentabilidad se sitúa en unos 2.000 Kg/Ha/año de trigo.

Desde el punto de vista de la economía de la naturaleza el balance es más complejo, pero igualmente negativo, y en una cuantía superior. A los capítu-

los de gastos anteriormente señalados hay que añadir el de materia orgánica oxidada, consumida, y de el de bioelementos exportados. En vez de vivir del interés, como ocurre con los pastizales, se liquida el capital, dando paso a espirales inflacionistas de tipo muy variado.

La explotación humana no tiene previsto ningún mecanismo de restitución, salvo raíces y partes bajas de las cosechas, pero el laboreo intensivo exige la quema de rastrojos. Los árboles, con su bombeo vertical de la fertilidad, pueden compensar parte de las extracciones, pero las leñosas de gran porte se han talado, o se talan porque interfieren en el manejo de la maquinaria.

Los bioelementos se extraen, se acidifica y destruye el suelo que, cada vez más arenoso, pierde capacidad para retener los adicionados. Los contenidos en la cosecha son exportados a otros lugares, no se reciclan, y el suelo se empobrece cada vez más.

Las tierras de labor se asientan sobre cambisoles dísticos, y menos frecuentemente sobre húmicos.

2. ASPECTOS SUCESIONALES CONFIRMADOS POR LA PRÁCTICA

a) *Análisis de ordenación y clasificación*

La matriz general de datos fue sometida para la obtención de los resultados al análisis factorial de correspondencias. En la figura 1 se recoge la ordenación de las parcelas en el plano definido por los ejes I y II (12,5 y 10,7 por 100 de varianza absorbida, respectivamente). El eje I adquiere un significado preferentemente sucesional, mientras que el II atiende a las múltiples posibilidades que pueden darse para la sucesión en la zona. La forma más correcta de interpretación se resuelve en un esquema que conjunta ambos ejes. Para facilitar la descripción, a los distintos grupos de parcelas se les ha numerado desde el uno hasta el doce, en relación con las doce clases de edad establecidas. Asimismo, se prescinde de representar las especies para dar claridad al conjunto.

En primer lugar, llama la atención la individualidad que adquieren los grupos. Las superposiciones son pocas, afectando por lo común solamente a algunas comunidades aisladas. Nos encontramos aquí ante una consecuencia obvia de la metodología aplicada, ya que la separación de grupos de edades bastante distanciados en el tiempo, contribuye a una ordenación clara de las parcelas.

La mayor ruptura se produce con el salto de siete a diez años, que como se comentará posteriormente es importante en cuanto a los caminos sucesionales seguidos. Por otra parte, en condiciones de mayor eutrofia, y hacia los

diez años, parece decrecer bastante el ritmo de la sucesión, posiblemente porque ya se aproxima en parte la composición de la vegetación a las situaciones finales. De aquí la mayor conjunción que se obtiene con los grupos siete, ocho y nueve, en contraposición a lo que ocurre en situaciones de oligotrofia, donde las edades de diez y quince años aparecen aisladas por completo.

A partir del extremo positivo del eje II se sigue una línea (grupos 1, 2, 3 y 4), en condiciones mesotrofas, por lo menos aparentes dada su proximidad al cultivo, que se subdivide hacia el origen de coordenadas en dos posibles caminos, una fase de mayor eutrofia y otra más oligotrofa, como ya se ha comentado. Paralelamente, las situaciones más húmedas y de posición más baja respecto a la topografía del terreno (grupos 5 y 6), constituyen una vía alternativa, que entronca con la fase de eutrofia más elevada en una posición difícil de precisar, dada la ausencia de fases intermedias. La rama de eutrofia de diez años o edades superiores (grupos 7, 8 y 9), cuando las labores son poco continuadas en el tiempo y se concede suficiente descanso a la tierra, puede retornar a una composición comunitaria parecida a la que se obtiene en condiciones más eutrofas, salvando ligeras diferencias en cuanto al régimen hídrico en función de la posición. Sin embargo, con labores reiteradas, se volverá al camino mesotrofo, con la posibilidad de entrar al cabo del tiempo en una fase de oligotrofia acusada.

Si la utilización se realiza por medio del pastoreo, previo aclarado del matorral, cabe la posibilidad de que se originen pastizales, que en principio serán de efímeras, pero con posibilidades de una composición florística mejor. En este sentido, las especies frugales, pueden desempeñar una tarea importante. Sin embargo, el pastoreo no es una práctica corriente en estos enclaves y, cuando se lleva a cabo, se concreta en cargas tan pequeñas que apenas si tienen algún significado actual en la evolución de las comunidades.

La fase de oligotrofia comienza con el grupo 10, en el que cabe distinguir tres comunidades que no corresponden a la sucesión, y que fueron incluidas como punto de vista comparativo. En realidad, se trata de agrupaciones específicas entre afloramientos, por lo que en determinadas ocasiones parece entrecerse que aquí puede encontrarse el final de algunas sucesiones (aparentemente, al menos). Sin embargo, en otros casos, la sucesión puede progresar aún más, y por ello que el término se haya situado hacia los quince años (grupo 11). Como se pondrá de manifiesto posteriormente, en esta última fase de pobreza patente predomina *Genista hystrix* Lange, cuyas matas espinosas, a veces de gran altura, dificultan el laboreo directo. En consecuencia, se ha puesto al fuego en lugar preferente para el retorno mediante la utilización agrícola. El grupo 12 de comunidades corresponde en su mayoría a los efectos del fuego una vez transcurrido un año; sin embargo, tres de las parcelas cuentan con dos años después de haber sido quemadas, siendo precisamente

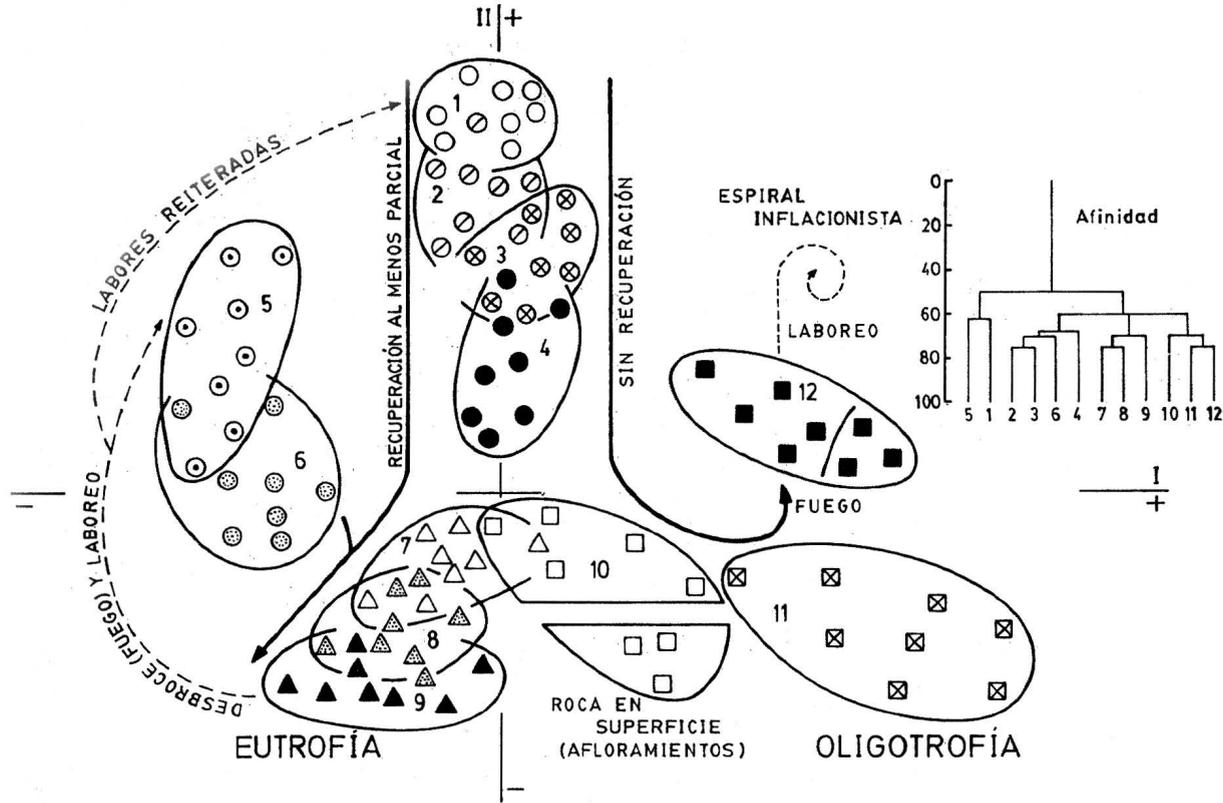


Fig. 1.—Ordenación de las parcelas en el plano definido por los ejes I y II del análisis de correspondencias. Se consigue un esquema general, de fácil interpretación, que será seguido durante el resto del trabajo. Las indicaciones anotadas responden a las prácticas antrópicas más comunes en la zona, si bien se prescinde de alguna variante, como la que llevaría a la formación del pastizal.

Arriba, a la derecha, el resultado del análisis de clasificación para los doce grupos considerados.

las que más se acercan al grupo 11. Posiblemente la causa de esta cercanía en el plano se debe al rápido rebrote de *G. bystrix*, lo que les confiere mayor parecido que a aquellas que siguen inmediatamente a la acción del fuego.

El paso obvio posterior a quemar es labrar, y entonces sí que puede hablarse de consecuencias desastrosas. Ya no hay recuperación posible hacia el grupo 1, sino que se cae en una espiral inflacionista que, para obtener algún rendimiento, cada vez precisa de acciones más fuertes y continuadas, dejando por último completamente esquilado el terreno.

En definitiva, en la figura 1 se ofrece una panorámica bastante completa de las formas de utilización y posibles consecuencias en los duros berrocales graníticos del NW de la provincia. La temática sucesional está plagada de teorías pero, sin desdeñarlas, hemos preferido ceñirnos a aspectos prácticos. De aquí que en la gráfica se hayan omitido las especies, para que quede claro el esquema funcional de estas comunidades, aunque posteriormente se hará mención de aquellos elementos leñosos que tienen un alto significado dinámico dentro de la temática que nos ocupa. Pensamos que los aspectos descriptivos en sí ya valen de poco en ecología, e incluso nos atreveríamos a decir que en la generalidad de la biología de campo. Dicha biología está plagada de listas de especies, brillando el funcionalismo por su ausencia. Tal vez se trata de un lujo difícil de sostener, o por lo menos difícil de justificar, en un país pobre. Nada tienen de extraño las altas cotas de paro entre los licenciados en biológicas, porque al fin de cuentas, reconocer pájaros o mariposas (por poner dos de los ejemplos más socorridos) ni tiene una practicidad directa ni interesa más que a título de curiosidad o conservación, pero de hecho carece de significado en un contexto económico.

Si cuantitativamente el análisis de correspondencias precisa de forma acertada el esquema que va a servir de base para varias de las gráficas posteriores, también cabe preguntarse qué ocurre cualitativamente en el análisis de clasificación. El dendrograma resultante, junto con sus niveles de afinidad, se recoge en la misma figura 1 para facilitar las comparaciones. Se ha preferido proceder por grupos, porque las excepciones tienen poco relieve en una construcción que pretende ser unitaria, para entresacar de ella normas para la utilización.

Cuatro agrupaciones cabe destacar en dicho dendrograma. En primer lugar se produce la fusión de las comunidades de un año entre sí (grupos 1 y 5), lo que demuestra diferencias cuantitativas más que cualitativas en las dos líneas marcadas para la sucesión. El hecho viene corroborado por la unión, a un nivel de similitud algo menor, de los grupos de comunidades 2, 3, 6 y 4. A partir de aquí, las otras dos agrupaciones marcan los caminos de eutrofia y oligotrofia comentados, con alta afinidad para los grupos 7, 8 y 9, por una parte, y para 10, 11 y 12, por otra. Por tanto, de diferencias puramente

cuantitativas, se pasa con el transcurso de la sucesión a una disparidad tanto cuantitativa como cualitativa.

Esto es lógico si se piensa que las fases de desarrollo temprano son fases de colonización, con especies oportunistas o pioneras que confluyen en cuanto se trata de las mismas, aunque difieren en sus valores de importancia. Con el transcurso del tiempo, se diversifican los caminos a seguir, en base al suelo, topografía y utilización. Nótese que la teoría general de la sucesión indica confluencia entre estados al final de la serie (comunidad climax), pero aquí no se está tratando de series completas, sino de series truncadas por el cultivo. El hipotético bosque queda muy lejano a nuestras apreciaciones, aunque hubiera sido de desear que algunos retazos del mismo se hubieran conservado. En terrenos tan pobres como los tratados no sería mala práctica la permanencia de franjas marginales, pero el uso de la tierra ha conducido a una esquilmación casi total. Eriales, comunidades arbustivas, raquíuticos cultivos de cereal y pastos por lo común oligotrofos, constituyen un paisaje al que debe procurarse una nueva utilización, si se quiere evitar la tendencia decadente que muestra la zona estudiada en su práctica totalidad.

b) *Las especies leñosas*

La instalación y reemplazamiento de las especies durante la sucesión puede obedecer a distintos procesos, cuya importancia varía tanto entre diferentes sucesiones como a medida que la sucesión progresa. Por tanto, no puede hablarse en términos muy generales sobre la existencia de una causa única, ya que en muchos casos las causas son plurales. De una manera sintética es posible seguir a Connell y Slatyer (1977), los cuales hacen referencia a tres modelos distintos.

El primero de dichos modelos viene a coincidir con la teoría clásica propuesta por Clemente. Dicho modelo, denominado de «facilitación», postula que las especies pioneras tornan el medio más favorable para otras especies, las cuales pasan a sustituirlas. Como se aprecia, existe una relación evidente con los conceptos seguidos por Egler (1954) en su relevo florístico.

Un segundo modelo recibe el nombre de modelo de la «tolerancia». Como dicho nombre indica, no es preciso que las especies iniciales favorezcan mediante la transformación del medio a las que van a sustituirlas. La nueva instalación es independiente de las especies pioneras, y se basa en que aquellas que toman el relevo carecen de necesidades tan altas de recursos, de forma que por su mayor eficiencia pueden instalarse en el momento en que llegan a la comunidad. Como en el caso anterior, se trata de un proceso de competencia, que va llevando a la sustitución de unas especies por otras, a medida que se van acumulando las probabilidades de llegada con el tiempo.

El tercer modelo, o de «inhibición», es más peculiar que los dos anteriores. En él, las especies pioneras tienen ventajas, impidiendo la instalación de las que ocasionalmente llegan a la comunidad. El cambio ha de ser consecuencia de una perturbación del medio, que incluye la actividad de parásitos y herbívoros, o bien por senescencia. Dicho cambio conduce a que persistan especies de vida más larga y resistentes a la perturbación en cuestión, lo que constituye notables adaptaciones, por ejemplo en el caso del pastoreo. Tolerancia e inhibición suponen que de hecho todas las especies pueden presentarse desde el comienzo de la sucesión, aunque es difícil que así sea dadas las facilidades de propagación, crecimiento, producción de diásporas, tiempo de dormencia, etc., con que cuentan algunas de ellas.

Combinaciones de estos tres modelos pueden actuar a lo largo de la sucesión, aunque con desigual importancia según el momento de que se trate, haciendo al proceso más o menos complejo en su interpretación.

En nuestro caso, y con referencia a las leñosas, en la figura 2 se aprecian las distintas composiciones medias de los doce grupos de comunidades. Se siguen conservando los rasgos esquemáticos esenciales, para hacer adecuadas las comparaciones con la figura 1. Posiblemente, los modelos seguidos por la sucesión, según se acaban de describir, son el de la tolerancia y el de la facilitación. El modelo de inhibición lo encontramos en otro tipo de sucesiones, en las cuales la alta cobertura en forma de tapiz de distintas especies herbáceas, bajo la presión de pastoreo, impiden la entrada de otras especies, deteniendo la sucesión, siempre que no surjan perturbaciones de algún tipo que hagan cambiar las reglas del juego. Esto no ocurre aquí, ya que la cobertura de las plantas herbáceas es por lo común poco importante, existiendo siempre proporciones de suelo vacío.

La tolerancia es patente en las fases iniciales. Si bien el método seguido de las coberturas lineales indica con claridad la pequeña proporción de leñosas existentes, lo cierto es que *Lavandula pedunculata* Cav. está siempre presente, y además se encuentran individuos aislados (no recogidos por el método) de las restantes especies leñosas consideradas.

Este último caso es circunstancial, pero implica que nada se opone a su asentamiento y que, posiblemente, si su número no es mayor, obedece más a la capacidad o modalidad de disseminación que a no poder llevar a cabo su crecimiento en estas condiciones. Cuando la cobertura de las leñosas se va haciendo alta, el mayor significado es tomado probablemente por el modelo de facilitación, mediante el cual las especies herbáceas quedarán condicionadas (y experimentarán sustituciones) en función de los cambios producidos por sí mismas y, particularmente, por las de mayor porte (modificaciones edáficas y microclimáticas).

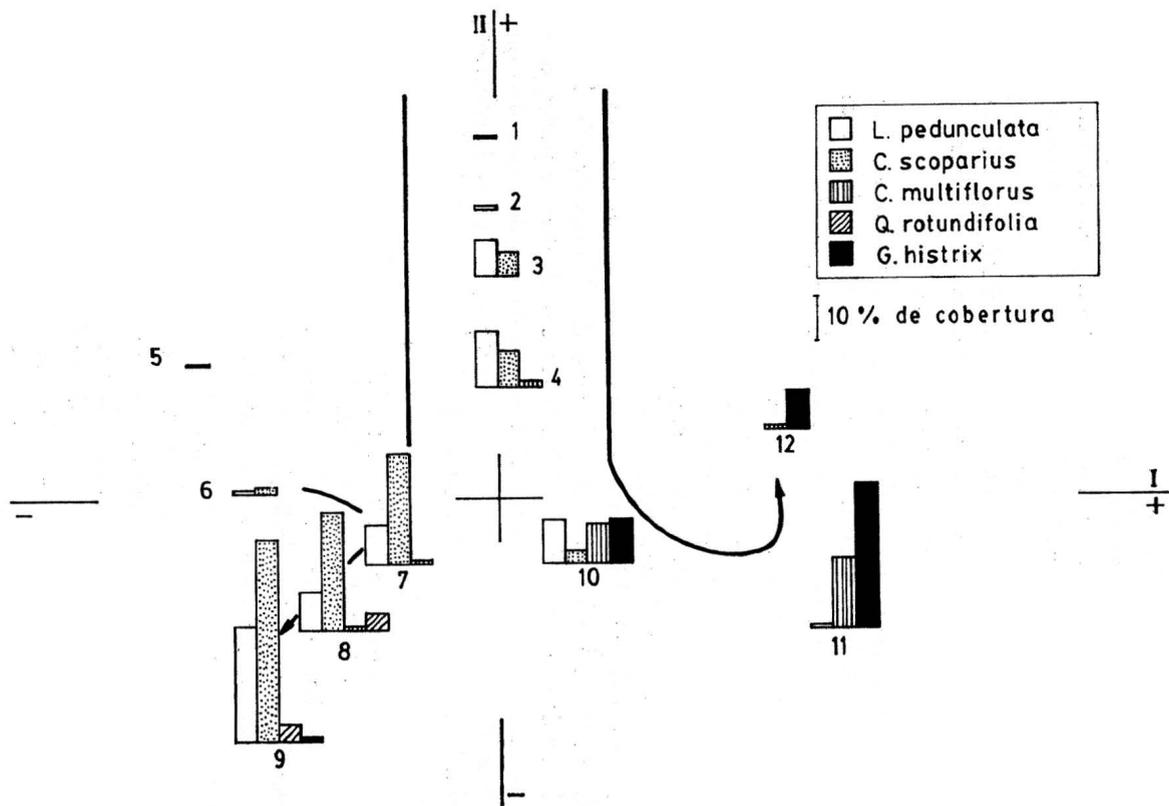


Fig. 2.—Sucesión de las especies leñosas siguiendo el esquema representado en la figura 1. A partir del estado de colonización se acaba por llegar a situaciones de dominancia por parte de algunas especies, particularmente *Cytisus scoparius* y *Genista bystrix*. El paisaje, en las fases sucesionales avanzadas, se diversifica así por los elementos que llegan a predominar, pero la monotonía creada por las leñosas de porte pequeño o medio es manifiesta.

Ciñéndonos a la secuencia que aparece en la figura, puede apuntarse como más adecuada para los inicios sucesionales a *L. pedunculata*. Siguiendo la vía más eutrofa, su cobertura llega a permanecer casi constante para buena parte del recorrido sucesional a partir de los cuatro años, experimentando un acusado ascenso hacia los veinte. Sin embargo, el camino oligotrofo conduce hasta casi su extinción, no siendo muy rápida la recuperación tras el fuego, donde sólo se encontró esporádicamente algún individuo en fase de nuevo crecimiento.

A continuación, sobre los cuatro años, aparece *Cytisus scoparius* (L.) Link. En suelos mejores por su profundidad, pero sobre todo por su fertilidad, se aprecia cómo es la especie que acaba con mucho por ser dominante, formando en último extremo comunidades cerradas, difíciles de transitar, más aún si unimos las altas proporciones de *L. Pedunculata*. Estas asociaciones de leñosas, con porte considerable, son raras en la zona estudiada, donde no se suele dejar evolucionar tanto la sucesión, hasta el punto de que fue difícil completar las ocho comunidades integrantes del grupo. Es digno de reseñar cómo la desviación hacia la aligotrofia produce la regresión y posterior desaparición de *C. scoparius*. Lo contrario puede decirse respecto a la retama de flor blanca, *Cytisus multiflorus* (L'Hér) Sweet, que aparece hacia los seis años y sigue una secuencia ascendente por la vía de la oligotrofia, como corresponde a estos suelos muy erosionados y pobres, mientras que su cobertura desciende hasta la extinción en suelos de mejor calidad. El antagonismo edáfico entre *C. scoparius* y *C. multiflorus es patente*, y la gráfica lo pone muy bien de manifiesto, confirmando el acierto en las denominaciones empleadas para las bifurcaciones sucesionales que se obtienen.

De las dos especies restantes recogidas en la figura 2, hay que hacer mención, a pesar de su siempre pequeña cobertura, a *Quercus rotundifolia* Lam., porque su aparición en la fase eutrofa a partir de los quince años manifiesta un indicio hacia la recuperación del bosque de encinas. Por otra parte, el paso de los diez a los quince años supone en situaciones de oligotrofia un considerable aumento de *G. bystrix*. En el caso de suelos muy erosionados, particularmente en las solanas y cumbres sin inversión térmica, la citada mata espinosa progresa con rapidez, llegando incluso a alcanzar grandes alturas, y apareciendo como dominante por encima de *C. multiflorus*. Ya se ha mencionado que la práctica normal para eliminarla es quemar y arar, pero después de los fuegos superficiales rebrota con rapidez, de manera que su cobertura sigue siendo apreciable, en especial si se dejan transcurrir dos años después de haber quemado. Con todo, el fuego afecta palpablemente a las especies herbáceas, más en sentido cuantitativo que cualitativo, de forma que, aunque no sea más que como referencia, conviene citar los aumentos ocasionales o generales (según se produzcan en alguna o en todas las comunidades integran-

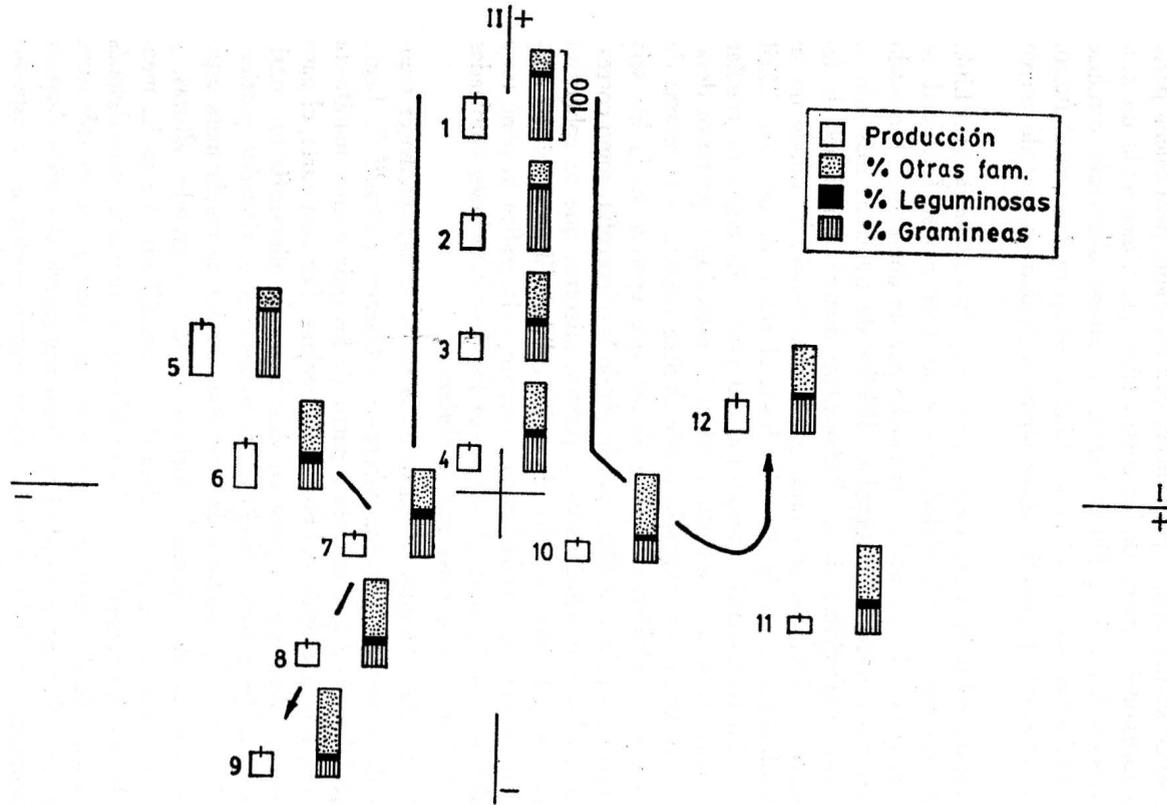


Fig. 3.—Cobertura de las especies herbáceas y porcentajes de gramíneas, leguminosas y otras familias. Además de los pequeños recubrimientos, llama la atención la casi total ausencia de leguminosas. El pasto bajo matorral, e incluso al comienzo de la sucesión, es ralo, con amplios espacios de suelo desnudo. Son pastos de hambre que, cuando la densidad del matorral lo permite, suelen ser utilizados por ovejas durante cortos períodos de tiempo y con cargas bajas. En las comunidades cercadas también se anotó la presencia de ganado vacuno, pero igualmente con densidades muy bajas.

tes del grupo) de *Agrostis delicatula* Pourr., *Cornyephorus canescens* (L.) Beauv., *Digitalis thapsi* L., *Filago pyramidata* L., *Hispidella hispanica* Barnades ex Lam. y *Eryngium tenue* Lam. Como se aprecia por estas abundancias aumentadas, el proceso no va más allá a pastos de hambre, porque la suma degradación y deficiencia edáfica no da lugar a especies de mejor calidad.

c) Cobertura de las especies herbáceas y sus producciones

Otro factor a tener en cuenta, en vistas a una recuperación de la zona eliminando o reduciendo las labores agrícolas, es la cobertura de las especies herbáceas. En la figura 3 se recoge de forma gráfica dicha cobertura. La línea vertical que cruza las columnas que corresponden a la media, indican la desviación típica por encima y por abajo. Los datos pueden contrastarse con la escala de 100 por 100 introducida en la parte superior.

Las columnas blancas de cobertura van acompañadas de otras que representan el porcentaje de gramíneas, leguminosas y otras familias. Todo el conjunto se encuadra dentro del esquema original de ordenación de las parcelas.

La cobertura por lo común es baja. Sólo se alcanza o supera el 50 por 100 en las etapas iniciales más eutrofas de la sucesión. Por otra parte, el descenso de la superficie cubierta por las especies herbáceas es patente hasta los seis-siete años, es decir, al contrario de lo que ocurre con las leñosas. La rama temporalmente avanzada más eutrofa conserva desde los diez a los veinte años recubrimientos en torno al 25 por 100, pero en la aligotrofa los valores decaen constantemente hasta la fase dominada por *G. hytrix*. La eliminación de esta especie por el fuego supone un nuevo incremento, aunque las cifras siguen permaneciendo bajas, con gran parte del suelo al descubierto, lo cual facilita la erosión.

La pobreza inherente de estas comunidades puede entrecerse también por el bajo contenido de leguminosas, que apenas ofrecen pequeños aumentos para algún grupo aislado de comunidades. El predominio va unido a la presencia de gramíneas y de otras familias, con un cambio apreciable durante la sucesión. Los inicios, hasta los dos años, están influenciados por la mayor abundancia de gramíneas, pero con el tiempo se tiende a pasar a un equilibrio y posterior predominio de las otras familias. La comparación de esta tendencia con lo que ocurre en la zona de dehesas salmantina, pone de manifiesto una evolución contraria; en este último caso el predominio final viene a recaer sobre las gramíneas, en pastizales limpios, que suelen contar en muchos casos con gran abundancia de leguminosas. En la zona de estudio la sucesión es peculiar, al no progresarse hacia el pastizal sino en sentido a comunidades de leñosas más o menos cerradas. Dentro de un contexto provincial, no pueden

entenderse bien las características del proceso si no es estudiando las múltiples variantes que se presentan.

La contribución de leguminosas, gramíneas y otras familias al total de la comunidad, como es bien conocido, afecta a las fracciones orgánicas y digestibilidad del pasto, así como al contenido de algunos nutrientes. Existe mayor convergencia entre leguminosas y otras familias en contraposición a las gramíneas. De aquí que en este nuevo aspecto también varíen las reglas del juego respecto a lo que ocurre en sucesiones mejor conocidas.

En relación con esto, puede decirse que existe una cierta tendencia a que la cobertura corra paralela a la producción, por lo que a veces suele tomarse a la primera como indicadora de la segunda. El cálculo de la producción en g/m^2 , permite identificar a las fases sucesionales del inicio más eutrofas (las de mayor cobertura) como las de producción más alta (Fig. 4). Las consecuencias del fuego y la etapa inmediata al abandono del cultivo en condiciones mesotrofas siguen un orden de importancia, apareciendo luego cierta mezcla en las parcelas para terminar con la dominada por *G. hystrix*, sumamente oligotrofa.

El resultado general respecto a la producción es su pequeña cuantía, teniendo en cuenta que está medida en la mejor época del ciclo vegetativo. En realidad, la producción primaria viene determinada por una serie de factores de tipo abiótico, extrínsecos (suelo y clima) y otros de tipo intrínseco, como es la capacidad fotosintetizadora. De los primeros, la intensidad de la radiación no constituye, en sentido comunitario, una causa limitante, pues las plantas verdes sólo captan una fracción muy pequeña de la radiación total que les llega. En las regiones áridas, ciertos factores climáticos, fundamentalmente el pluviométrico, es francamente adverso, constituyendo un factor limitante de extraordinaria importancia, la producción vegetal se ve paralizada por la sequía en los meses de verano, por la acción combinada de la escasez de lluvias y la elevada temperatura, que provoca una evapotranspiración muy intensa. Las plantas no pueden sobrevivir y se agostan en el período estival, volviendo a su actividad con las primeras lluvias de otoño y deteniendo de nuevo su crecimiento con las heladas invernales.

Por tanto, se encuentran dos producciones estacionales en la zona, la de primavera y la otoñal. Sin embargo, esta segunda sólo es apreciable en años de climatología muy favorable, por lo que la mayoría de las veces incrementa muy poco la producción anual con relación a la primaveral. Este ha sido el motivo de tomar el período fenológico más productivo, como definidor de la producción total.

En la figura 4 se relacionan además producciones y coberturas, tomando como datos de base las medias obtenidas para cada grupo de comunidades de

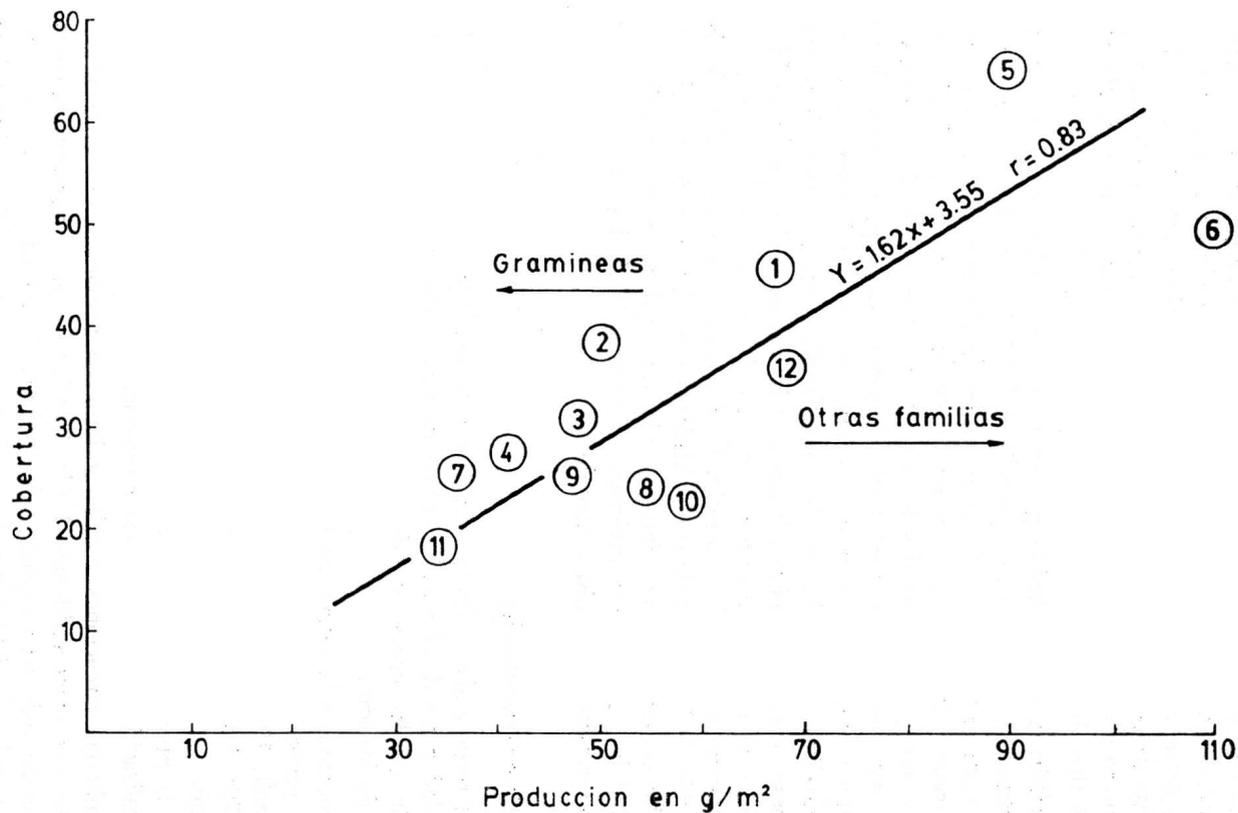


Fig. 4.—La relación existente entre cobertura y producción está bastante ajustada para las especies herbáceas. Aunque la correlación es significativamente distinta de cero para una probabilidad del 99 por 100, se aprecia un desfase según que la dominancia corra a cargo de las gramíneas o de las otras familias. El papel que desempeñan las leguminosas, como se ha indicado en la figura anterior, es mínimo.

la misma edad. Dado que las desviaciones típicas son pequeñas, tal vez si se exceptúa la fase después del fuego, la metodología es aceptable, si bien cabe considerar los puntos como sometidos a algún tipo de vibración, que hace sus posiciones correctas pero no perfectamente exactas ni estables. El mismo hecho electivo de las 96 comunidades consideradas, ya supone este aspecto vibrátil respecto a otras no incluidas, que pueden presentar (y lo harán de hecho) algún tipo de diferencia.

El coeficiente de correlación que se obtiene ($r=0.83$), es significativamente distinto de cero para una probabilidad del 99 por 100, lo que corrobora, en lo que se refiere a asociaciones o subasociaciones de herbáceas, el que se puede tratar a la cobertura como una estima de la producción. No obstante, es de notar que aparecen desviaciones a uno y otro lado de la recta de regresión, según que exista predominio de gramíneas (o proporciones hasta cierto punto semejantes de gramíneas y otras familias) o lleguen a dominar las otras familias. Esto indica que las otras familias, por lo común de mayor porte y peso que las gramíneas, hacen que las comunidades que están bien representadas alcancen producciones más elevadas respecto a las coberturas. Para las gramíneas ocurre lo contrario. Es digno de destacar, por ejemplo, la diferenciación de los grupos de comunidades 5 y 6; el 5, con mayor cobertura pero alto contenido de gramíneas, arroja una producción menor, mientras que en el 6 las relaciones se invierten; la separación de los grupos 2 y 10 puede interpretarse en el mismo sentido.

d) *Caracteres estructurales*

Pasando a recoger ahora algunos caracteres estructurales puros, se tratará de la diversidad y sus dos componentes de riqueza y uniformidad, junto con la elaboración de las curvas de dominancia-diversidad de mejor ajuste para cada uno de los grupos.

Si atendemos a la teoría, en los medios no intervenidos, se acepta como tendencia general el incremento de la diversidad con el tiempo (Tagawa, 1964; Monk, 1967; Margalef, 1968; Odum, 1969; Loucks, 1970; Reiners *et al*, 1970; Auclair y Goff, 1971; etc.), si bien con matices particulares en cada caso, que muchas veces radican en el intervalo total objeto de estudio, en la precisión con que se han seriado las diferentes edades, o en el tipo y localización de la comunidad estudiada.

Sin embargo, situaciones peculiares imponen respuestas que contradicen lo que ocurre en otros ambientes. En la situación en que nos movemos, como ya se ha comentado repetidamente, la tendencia prioritaria es a la dominancia de matorral, que si bien no alcanza formaciones monofíticas, sí mantiene la inclinación a que acabe por dominar alguna de las especies. En estas con-

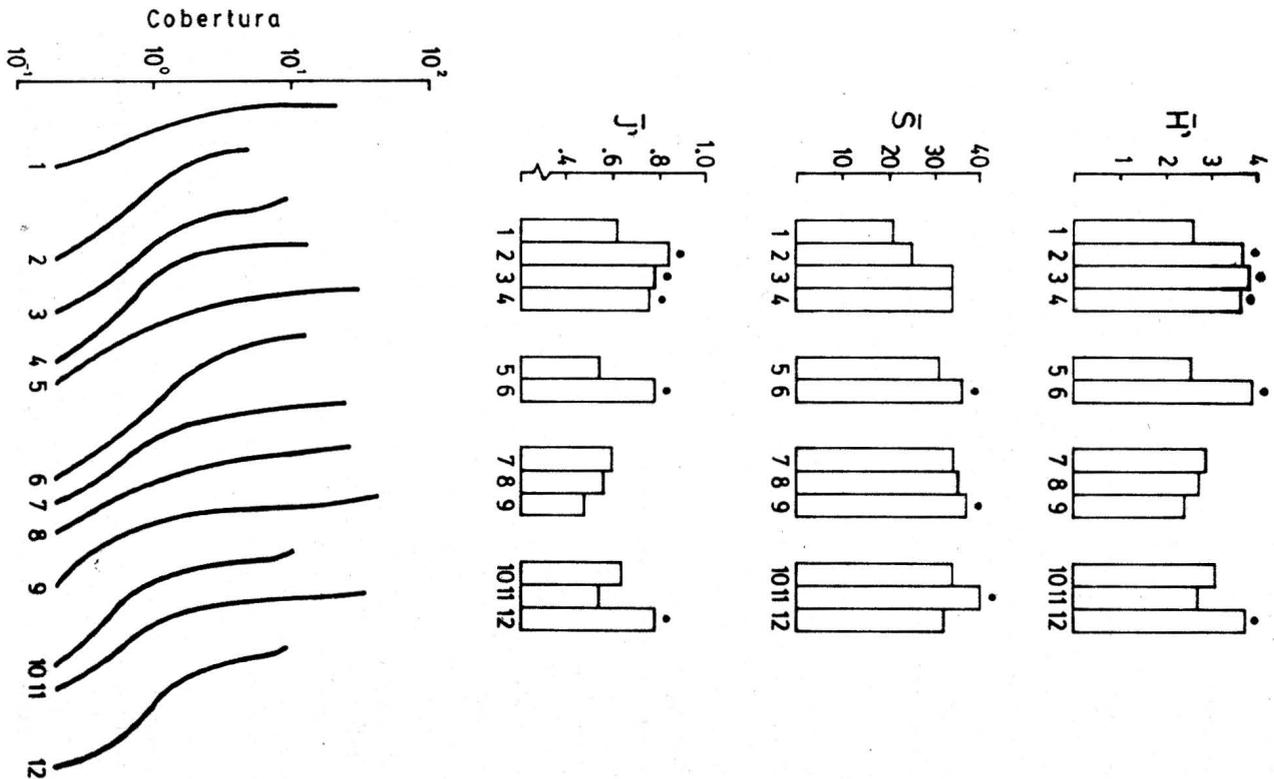


Fig. 5.—Representación de la diversidad, riqueza (número de especies) y uniformidad (o equitabilidad) para cada uno de los grupos considerados. La sucesión demuestra un cierto atipismo en cuanto que diversidad y uniformidad aumentan rápidamente y declinan en las últimas fases, consecuencia de la dominancia por el matorral. Las curvas de dominancia-diversidad de mejor ajuste (abajo) confirman estos aspectos. Es probable que no sea posible dar un modelo generalizado de las variaciones de la diversidad para todas las sucesiones, al ser muchas las causas que interfieren.

diciones, y contando con la escasa cobertura herbácea, no parece convincente que, para el intervalo de edad considerado, se produzcan incrementos en la diversidad.

En la parte superior de la figura 5 se representa la diversidad media para cada uno de los grupos. Como puede observarse, la diversidad aumenta rápidamente a partir del primer año de abandono, de manera que a los dos, cuatro y seis años se obtienen ya valores muy elevados (marcados con un punto). Esto ocurre tanto para vía inicial mesotrofa como para la eutrofa. Sin embargo, la rama final eutrofa (grupos 7, 8 y 9) cuenta con una diversidad muy baja en descenso, producto de la tendencia al monofitismo en las especies dominantes a la que se ha hecho referencia. En la rama oligotrofa ocurre algo semejante, exceptuando lógicamente el inicio de la sucesión post-fuego, en el que la diversidad alcanza una de sus cotas más altas.

Todo esto parece indicar que si bien en otras condiciones generales menos oligotrofas (aquí venimos tratando de una eutrofia relativa, comparativa) la presencia de matorral supone ganar en número de nichos y, por tanto, lleva a un aumento del número de especies, en este caso la ganancia en especies se traduce en coberturas tan bajas que no pueden compensar el desarrollo mucho más rápido de las leñosas, cuyos recubrimientos son decisivos.

El que existe un incremento, al menos hasta cierto punto, del número de especies, lo demuestra la segunda gráfica de la figura 5. Los máximos se alcanzan siempre al final de ramas y series, mientras que los valores más bajos corresponden a las edades de uno y dos años. Resulta curioso constatar cómo la diversidad puede incrementarse en el estrato herbáceo, mientras que en el leñoso experimentaría un incremento inicial y posterior disminución. El predominio de las especies leñosas decide al final, como es fácil de comprobar teniendo en cuenta la uniformidad o equitabilidad media. La uniformidad, en efecto, sigue variaciones paralelas a las de la diversidad (tercera gráfica en la figura 5); al recoger la distribución de los valores de cobertura entre las especies, esto indica que dicha distribución tiene una incidencia mucho más destacada en la diversidad que la componente de riqueza o número de especies.

El medio, diversificado pero duro, impone condicionantes al matorral, que, según su localización, muestra tendencia a presentarse como manchones aislados. Es esta gran capacidad definitoria del ambiente edáfico la que invierte secuencias más comunes, originando comunidades estructuralmente sencillas. Conviene recordar de nuevo el bajo número de especies encontradas, a pesar de lo correcto del muestreo y del número considerable de comunidades inventariadas. Con sólo quince comunidades, en un estudio sucesional del centro provincial, Puerto (1977) llega a encontrar hasta 211 especies; valga este dato como punto de referencia que resalte aún más las peculiaridades del ambiente en que nos movemos.

La representación gráfica del logaritmo de la cobertura (u otro valor de importancia cualquiera) frente a la secuencia de especies ordenadas de más a menos representada, va a traducirse en las denominadas curvas de dominancia-diversidad. Para la vegetación terrestre, se comprueba insistentemente que dichas curvas son geométricas o adquieren distintas configuraciones sigmoideas, predominando las primeras en condiciones desfavorables (Margaleff, 1974). También es posible encontrar geométricas en ambientes favorables, de alta diversidad, cuando se contempla separadamente cada estrato o forma de vida (Whittaker y Woodwell, 1969; Reiners *et al.*, 1970).

El interés de dichas curvas, en lo que se refiere a la sucesión, radica en que sus distintas formas reflejan cambios en la estructura de la comunidad. Los ejemplos son numerosos y han sido analizados ampliamente por Whittaker (1965, 1967, 1969, 1970, 1972), Wieland y Bazzaz (1975). La interpretación de las curvas de dominancia-diversidad plantea el problema de las distintas hipótesis que pueden sugerirse para una forma dada (Cohen, 1968). Esto supone una perspectiva menor de la organización de la comunidad de lo que podría esperarse en principio; no obstante, los resultados que ofrecen en problemas de apreciación de la diversidad les dan un indudable valor.

Whittaker (1969) ha resumido estas dificultades con las siguientes palabras: «Si pensamos en una curva de valores de importancia como en una frase acerca de la organización de la comunidad, las palabras aisladas (nuestras medidas de productividad, etc.) parece que no sean ambiguas. Pero la frase es en un lenguaje del que no estamos seguros de conocer la sintaxis, y es posible la existencia de diferentes ordenaciones gramaticales entre las palabras implicando significados distintos. Esperamos los resultados de más investigaciones sobre la sintaxis».

Los inicios de la sucesión (un año a partir del abandono) se caracterizan por la presencia de curvas geométricas (severidad ambiental tras el cultivo; grupos 1 y 5). La panorámica varía pronto: se reduce la dominancia y aparecen configuraciones sigmoideas hasta los seis-siete años (grupos 2, 3, 4 y 6); en particular, para los grupos 2, 3 y 4 se aprecia un progresivo aumento de la dominancia, que coincide con el asentamiento y progresión de las especies leñosas. La rama final más eutrofa, aparte de suponer un incremento en la dominancia, vuelve a marcar condiciones de severidad estructural, al imponerse de forma tangible el matorral. Algo parecido ocurre para los grupos 10 y 11, si bien en el primero de ellos el equilibrio entre leñosas de una dominancia baja y configuración sigmoide. Dicha configuración vuelve a obtenerse para las comunidades derivadas del fuego.

En definitiva, estas formas coinciden con los comentarios realizados para la diversidad, donde la severidad del medio está acentuada el primer año a

partir el abandono del cultivo y después de una cierta relajación vuelve a incrementarse hacia los estados finales. Un término medio de pastizal con matorral aclarado, favoreciendo el desarrollo de las leñosas de gran porte (*Q. rotundifolia*), tal vez fuera la mejor forma de utilización, evitando o mitigando el efecto degradador del cultivo, en un terreno de por sí muy susceptible a la erosión.

e) *Caracteres edáficos*

Por último, conviene precisar la relación existente entre la ordenación conseguida para las comunidades y las variables edáficas. En la figura 6 se representan ocho de dichas variables, que adquieren un significado peculiar, al relacionarse de forma tangible con las comunidades. Como en casos anteriores, se sigue conservando la ordenación de los grupos, siendo el eje horizontal el primer componente y el vertical el segundo.

En primer lugar cabe considerar al CaO, el cual se ha dividido en cuatro clases, dadas en mg/100 g. Dichas clases son: 0-10, 10-20, 20-30 y más de 30, correspondiendo a ellas el distinto tamaño de los círculos, de menor a mayor. La sucesión demuestra un decrecimiento de esta variable, más alta con la cercanía temporal al cultivo, seguramente porque se añade junto con fertilizantes no específicos. El descenso es neto, particularmente para la rama más oligotrofa que, en todos los casos, incluso después del fuego, supone la presencia de contenidos mínimos.

Más específicos resultan el fósforo y el potasio, el primero con disminuciones netas durante la sucesión, aunque se observa algún momento hacia las últimas fases. La simbología corresponde a valores de menos de 0.8, 0.8-0.9, 0.9-1.0 y más de 1.0 mg/100 g. El potasio se conserva mucho más constante en la proximidad del cultivo y rama eutrofa, superando en todos los casos los 4 mg/100 g. En la rama avanzada oligotrofa decae primero a 3-4 mg/100 g y posteriormente llega a valores menores de 2 mg/100 g. El fuego supone una cierta recuperación, con cifras comprendidas entre 2-3 mg/100 g.

La materia orgánica y el nitrógeno experimentan una evolución similar y contraria a la vista hasta ahora. Ambas variables aumentan con la sucesión, debido a la acumulación de restos vegetales. El aumento es muy superior para la rama eutrofa que para la oligotrofa, aunque en esta última se produce una recuperación después de los fuegos superficiales. Los símbolos para la materia orgánica corresponde a los porcentajes de 0.5-0.7, 0.7-0.9, 0.9-1.1 y más de 1.1., y para el nitrógeno a menos de 0.04, 0.04-0.05, 0.05-0.06 y más de 0.06.

Entre la composición granulométrica del terreno sobresalen limo, arcilla y grava, las dos primeras con una tendencia contraria respecto a la última,

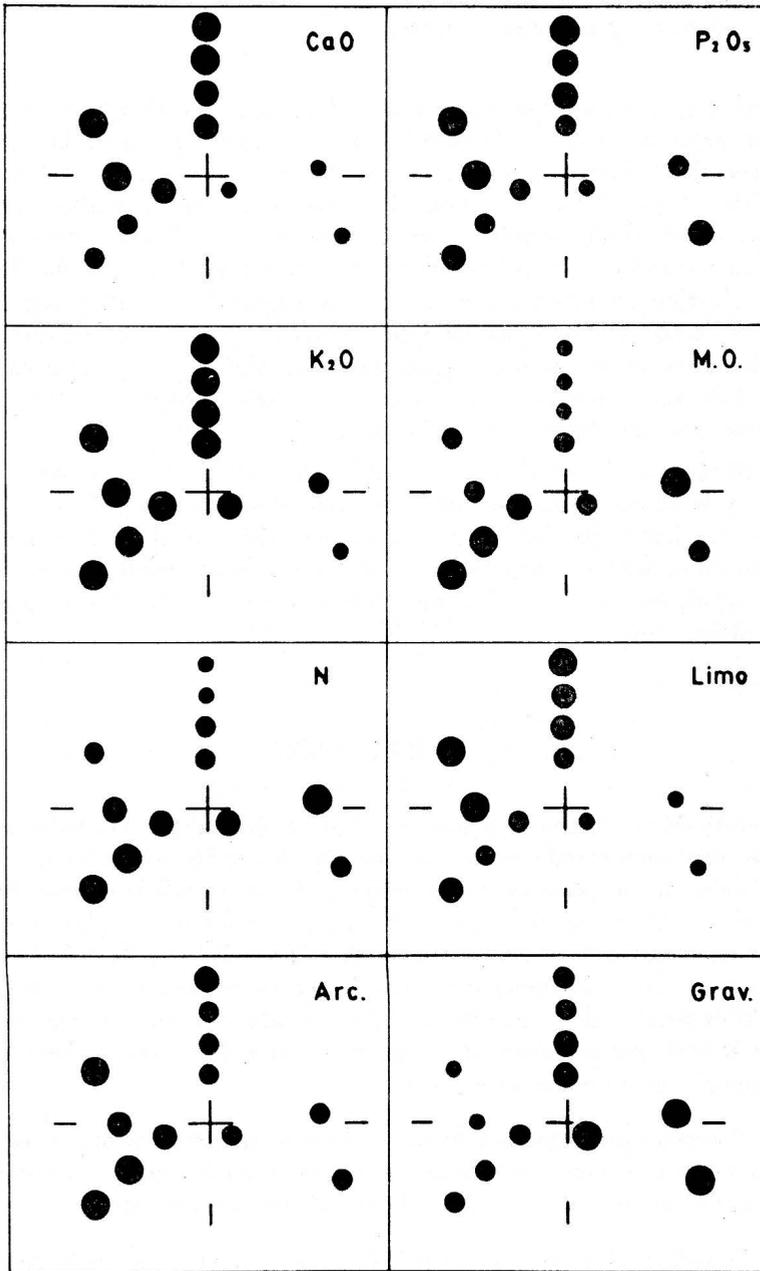


Fig. 6.—Disposición, en la forma de clases según sus valores, de algunas de las variables edáficas analizadas sobre el esquema sucesional de la figura 1. Se tienen en cuenta las más representativas.

La evolución de los suelos discurre paralela a la de la vegetación, mediante aumentos o descensos más o menos graduales de estas variables. Las ramas avanzadas, eutrofa y oligotrofa, aparecen perfectamente diferenciadas.

como cabía esperar. El limo decrece algo durante la sucesión, para aumentar posteriormente en la fase más eutrofa; la fase oligotrofa supone la presencia de porcentajes mínimos. Las clases marcadas son: menos de 5, 5-10, 10-15 y más de 15 por 100. La arcilla, que sólo cuenta en la gráfica con tres símbolos de diferente tamaño, muestra progresos sucesionales más notables en la rama eutrofa, y descensos menos apreciables en la oligotrofa. Los valores se distribuyen según los porcentajes de menos de 6, 6-10 y más de 10. La grava, como es lógico, aumenta en superficie con los cultivos reiterados, particularmente en los suelos peores, donde se obtienen cifras superiores al 40 por 100. Los restantes valores son 0-10, 10-20 y 20-30 por 100 respectivamente, para los distintos símbolos empleados.

La disposición lógica de estas variables, lo fácil de su apreciación en la figura 6 y la buena definición cuando se relacionan con la distribución de las parcelas, no hacen precisos más comentarios, dejando claro el paralelismo existente entre suelos y vegetación. Los contrastes del medio hacen posible esta dualidad, que aparece más difuminada en otras situaciones con caracteres menos divergentes.

CONCLUSION

Se trata de un medio sumamente pobre, en el que las reiteradas labores agrícolas van aumentando paulatinamente la oligotrofia hasta llegar a situaciones realmente alarmantes. La sucesión pone de manifiesto varias tendencias, pero son pocos los enclaves en los que puede llevarse a cabo un cultivo rentable, no degradativo. La existencia de plantas leñosas de raíz profunda puede atenuar las condiciones desfavorables en estos medios tan duros, pero para ello es preciso dejar que la sucesión continúe durante un largo recorrido, más que el que normalmente se permite antes de un nuevo laboreo. En estas condiciones, se puede proponer:

1. Potenciar los elementos leñosos arbóreos, particularmente en aquellos enclaves que ya cuentan con edades avanzadas, y en los que *Q. rotundifolia* comienza a estar presente, aunque sólo sea en pequeño número.
2. Supeditar el cultivo a superficies muy concretas, de suelo profundo y difíciles de degradar.
3. Cambiar la utilización general de la zona por un régimen ganadero extensivo, que mediante el pastoreo y abonado natural contribuya a la formación del suelo y potencie plantas herbáceas de mejor digestibilidad.

4. Conservar en los roquedos vegetación arbustiva, que sirva de freno a la degradación de superficies colindantes y topográficamente menos elevadas.

5. Establecer planes de acción sobre la posible utilización del matorral como fuente forrajera, una vez cortado, secado y triturado. Considerar balances de rentabilidad en función de su digestibilidad y valor energético.

6. Estudiar las posibilidades de un uso industrial de las leñosas, teniendo en cuenta su velocidad de crecimiento, capacidad de rebrote, etc., todo ello visto a la luz de las secuencias sucesionales.

7. Lograr un paisaje diversificado sobre estas bases, conservando setos protectores donde sea necesario e impidiendo la monotonía derivada del cultivo.

Para todo ello hay que considerar que nos movemos en un entramado sucesional muy peculiar, en el que las características estructurales y funcionales varían respecto a las del área salmantina de dehesas. Las acciones que se emprendan deben ser cuidadosas, siempre contando con las líneas básicas puestas de manifiesto en este trabajo, lo que significa no intentar forzar a la naturaleza en planes precipitados, sino desviar levemente y de manera progresiva las tendencias observadas con el objetivo de una mejor utilización. En los medios precarios, cualquier actuación severa puede ser contraproducente, por lo que se trata, en definitiva, de seguir las líneas sucesionales e incidir en aquellas etapas en que se obtenga una máxima rentabilidad sin rebajar, o rebajando al mínimo, la eficiencia del ecosistema. Estados como la zona oligotrofa final a la que se ha venido aludiendo no deben repetirse ni perdurar, y las actuaciones deben poner un freno a esta avanzada y progresiva degradación del suelo.

ANGEL PUERTO MARTÍN - JOSÉ MANUEL GÓMEZ GUTIÉRREZ
RAIMUNDO RODRÍGUEZ GONZÁLEZ - MERCEDES RICO RODRÍGUEZ
JOSÉ ANTONIO GARCÍA RODRÍGUEZ

*Departamento de Ecología de la Universidad de Salamanca y Centro
de Edafología y Biología Aplicada (CSIC) de Salamanca*

BIBLIOGRAFIA

- ACHERAR, M. (1981): *La colonisation des friches par Pinus halepensis Mill. exemples des Garrigues du Montpelliérais (France)*. Thèse de 3^e cycle (U.S.T.L. Montpellier).
- ARRIBAS, A., y JIMÉNEZ, E. (1977): «Esquema geológico-litológico de la provincia de Salamanca», *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina*, I (2), páginas 41-61 (Salamanca-Jaca).
- AUCLAIR, A. N., and GOFF, F. G. (1971): «Diversity relations of upland forests in the Western Great Lakes area», *Am. Nat.*, 105, pp. 499-528.
- BENZECRI, J. P. (1970): *L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances* (Dunod. Paris).
- BERTRAND, J. P. (1978): *Étude synchronique d'une succession dans une séquence à Pinus halepensis Mill., sur marnes à Guzargues (Hérault)*, D.E.A. écologie (U.S.T.I. Montpellier).
- COHEN, J. E. (1968): 'Alternate derivations of a species-abundance relation', *Am. Nat.*, 102, pp. 165-172.
- CONNELL, J. H., and SLATYER, R. O. (1977): «Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization», *Am. Nat.*, 111, pp. 1119-1144.
- CORDIER, B. (1965): *L'analyse factorielle des correspondances*. Thèse de 3^e cycle (Rennes).
- COUPLAND, R. T. (1950): 'Ecology of mixed prairie in Canada', *Ecol. Monogr.*, 20, páginas 271-315.
- DÍAZ PINEDA, F.; NICOLÁS, J. P.; POU, and GALIANO, E. F. (1981): «Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain», *Vegetatio*, 44, pp. 165-176.
- DRURY, W. H., and NISBET, I. T. C. (1973): «Succession», *J. Arnold. Arboret.*, 54, pp. 331-369.
- DUQUE, F. (1970): *Estudio químico de suelos y especies pratenses y pascícolas de comunidades seminaturales de la provincia de Salamanca*. Tesis Doctoral. Univ. de Salamanca.
- EGLER, F. E. (1954): «Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition: a factor in old field vegetation development», *Vegetatio*, 4, pp. 412-417.
- ESCARRÉ, J.; HOUSSARD, C.; DEBUSSCHE, M., et LEPART, J. (1983): «Évolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de succession dans les Garrigues du Montpelliérais (France)», *Acta Oecologica. Oecol. Plant.*, 4 (3), pp. 221-239.
- GARCÍA RODRÍGUEZ, A.; FORTEZA, J.; PRAT, L.; GALLARDO, J., y LORENZO, L. (1979): «Suelos», *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina*, I (3), pp. 65-100 (Salamanca-Jaca).
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. (1981): *Ecología y paisaje* (H. Blume. Madrid).
- JIMÉNEZ, E., y ARRIBAS, A. (1979): «Esquema geomorfológico de la provincia de Sala-

- manca», *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina*, I (3), pp. 53-64 (Salamanca-Jaca).
- LANG, R. (1973): «Vegetation changes between 1943 and 1965 on the shortgrass plains of Wyoming», *J. Range Mgmt.*, 26, pp. 407-410.
- LOUCKS, O. L. (1970): «Evolution of diversity, efficiency, and community stability», *Amer. Zool.*, 10, pp. 17-25.
- MARGALEF, R. (1968): *Perspectives in ecological theory* (Univ. Chicago Press. Chicago).
— (1974): *Ecología* (Omega. Barcelona).
- MONK, C. D. 1967): «Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida», *Am. Nat.*, 101, pp. 173-187.
- MONTERRAT, P., y LUIS, E. (1979): «Mapa fitoclimático de la provincia de Salamanca», *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina*, I (3), pp. 157-181 (Salamanca-Jaca).
- NAITO, T (1967): «Influence of exposure and inclination upon vegetation», *Ecol. Rev.*, 17, pp. 47-56.
- ODUM, E. P. (1969): «The strategy of ecosystem development», *Science*, 164, pp. 262-270.
- OLIVER, S., y LUIS, E. (1979): «Factores termoplumiométricos», *Estudio integrado y multidisciplinario de la dehesa salmantina*, I (3), pp. 101-155 (Salamanca-Jaca).
- OLSON, J. S. (1958): «Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes», *Bot. Gaz.*, 119, pp. 125-170.
- PAVILLARD, J. (1935): *Éléments de sociologie végétale (Phytosociologie)* (Paris).
- PONS, A. (1953): «Le peuplement végétal sur les anciennes cultures de la région du Grand Lubéron (Vaucluse)», *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. et Zool.* (Fac. Sciences. Univ. Montpellier), Série Bot., 6, pp. 135-147.
- PUERTO, A. (1977): *Sucesión secundaria en ecosistemas de pastizal* (Tesis Doctoral. Univ. Salamanca).
- REINERS, W. A.; WORLEY, I. A., and LAWRENCE, B. D. (1970): «Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska», *Ecology*, 52, pp. 55-69.
- TAGAWA, H. (1964): «A study of the the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan. I. Dynamics of vegetation», *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 3, pp. 165-228.
- WHITTAKER, R. H. (1965): «Dominance and diversity in land plant communities», *Science*, 147, pp. 250-260.
— (1967): «Gradient analysis of vegetation», *Biol. Rev.*, 42, pp. 207-264.
— (1969): «Evolution of diversity in plant communities», *Brookhaven Symp. Biol.*, 22,
— (1970): *Communities and ecosystems* (MacMillan. London).
— (1972): «Evolution and mesurement of species diversity», *Taxon*, 21, pp. 213-251.
- WHITTAKER, R. H., and WOODWELL, G. M. (1969): «Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York», *J. Ecol.*, 57, pp. 155-174.
- WIELAND, N. K., and BAZZAZ, F. A. (1975): «Physiological ecology of three codominant successional annuals», *Ecology*, 56, pp. 681-688.
- WILLIAMS, O. B. (1969): «Plant density response of species in *Danthonia caespitosa* grassland to 16 years of grazing by merino sheep», *Aust. J. Bot.*, 17, pp. 255-268.