

CONSIDERACIONES ACERCA DE LA SUCESION SECUNDARIA. UNA REVISION PARA LOS PASTIZALES SALMANTINOS

I. INTRODUCCION

La ordenación de la propiedad en forma de dehesas, hace que la provincia de Salamanca se ajusta a un mosaico de hábitats semejantes en los que cabe esperar se mantengan secuencias parecidas de especies durante el transcurso de la sucesión secundaria. Dichas secuencias presentarán, no obstante, diferencias más o menos acentuadas entre las distintas zonas, en consonancia con los factores climáticos y edáficos locales. Clima y suelo, como causas generales condicionantes del proceso intrínseco, adquieren diferente valor según el nivel de percepción del estudio realizado; en un área muy amplia, la influencia del clima alcanza una primacía que se va atenuando a medida que se exigen apreciaciones más finas sobre extensiones reducidas. Suelo y topografía toman el relevo en esta escala de importancia, al uniformarse, dentro de ciertos límites, las variaciones climáticas en el plano espacial.

Es en gran medida la pobreza del suelo la que ha conferido al contexto provincial una trama eminentemente ganadera (en lo que respecta a una buena parte de su superficie), que se rompe casi sólo —bajo la forma de cultivos de cereal— en situaciones económicas forzadas, o por los condicionantes de la climatología anual, que hacen necesarias reservas para el sostenimiento del ganado. Estas roturas, por lo general sólo rentables en plazos breves, suponen posteriores abandonos del cultivo, con lo que de sistemas muy simplificados (escasa información y poco eficientes) se pasa a sistemas complejos (alta información y muy eficientes) en el fenómeno natural de la sucesión. Sin embargo, la antítesis entre eficiencia ecológica y eficiencia humana obliga a frenar un proceso razonablemente orientado hacia una hipotética comunidad climax, desviándolo por ramificaciones «laterales» que son sostenidas mediante la acción zoógena.

Desde el punto de vista de la conservación, resulta no por evidente menos importante que se ha progresado bastante respecto al cultivo, aunque los pastizales, por su mismo carácter de sistemas explotados, queden más cercanos a éste que a la clímax potencial. Desde el punto de vista del rendimiento, las

posibles pérdidas ocasionadas al alargar la cadena trófica quedan compensadas por una continuidad mayor —y más equilibrada, por otra parte— en el empleo de los recursos. En los medios precarios, mantener un capital y vivir del interés constituye un sistema de defensa que permite un tratamiento prolongado; invertir este capital acumulado por el suelo puede suponer un riesgo de difícil reparación, o si se quiere de reparación excesivamente costosa o prolongada, estando el segundo calificativo incluido en el primero.

La búsqueda de un modo acelerado de recuperación presenta indudables alicientes para el ecólogo, en conexión con diferentes ramas agronómicas, aunque su complejidad está fuera de toda duda, o tal vez por ello. Sin embargo, difícilmente puede actuarse sobre lo que no se conoce, y en este conocimiento previo quiere incidir el presente trabajo, como principio, y no como término, de un problema que representa un lujo ignorar.

En los medios no intervenidos a partir del abandono del cultivo, es decir, cuando con el abandono cesa la explotación, es de esperar que el ritmo del desarrollo vaya decreciendo paulatinamente. No ocurre así con la fuerza hacia la convergencia, que irá en aumento hasta alcanzar la clímax común para un área dada, si bien, como se ha indicado, heterogénea cuando se analiza con una escala más precisa. La intervención —del hombre y para el hombre con sus animales domésticos—, por lo ajustado de unas labores aceptadas desde hace muchos años en virtud de un encadenamiento básico de error y acierto, junto con los frutos de la observación y de lo que se ha denominado el arte de la intuición, presupone también una cierta convergencia hacia las situaciones que han demostrado ser más rentables a largo plazo, pero la heterogeneidad también es patente.

Las disclímax de pastizal mantenidas dejan entrever dos causas superpuestas que afectan a la convergencia precisa; por una parte, suelo y topografía admiten un paralelismo con lo que ocurre u ocurriría en la posible clímax natural; por otra, el mismo sistema de explotación diversifica los efectos sobre las comunidades vegetales circunscritas a unas características topográficas dadas. En conjunto, se originan unos estados definibles como más puros y reconocibles a grandes rasgos, porque ambas causas distan de ser independientes por completo: la explotación es más fuerte donde resulta más positiva. El emparejamiento de aspectos conduce a resultados catalogables, dado que las fases intermedias, aún existiendo, quedan comparativamente algo reducidas. Pastizal de efímeras, vallicar, majadal, etc., son términos de sobra conocidos, y responden a esta clave elemental de clasificación.

Un punto que no puede pasarse por alto es hacer referencia a los métodos de análisis de datos que suelen ser utilizados. Trabajos previos se han preocupado de compararlos ampliamente, llegándose, con los más actualizados, a resultados generales muy parecidos. No es el propósito de este trabajo volver a

insistir sobre el tema, por lo que se contemplará con cierta indiferencia el hecho de que se haya aplicado una cualquiera de las técnicas posibles. La pérdida de información y la aparente sensación de seguridad que las mismas proporcionan, también han sido apuntadas en varias ocasiones; valga su recuerdo como advertencia de que la metodología no constituye sino una muleta en que apoyar los razonamientos, y sería triste que éstos no rebasaran el nivel de lo puramente ortopédico.

II. PLANTEAMIENTOS BASICOS

En su aspecto más amplio, el término sucesión viene siendo empleado normalmente en la literatura ecológica para denominar secuencias en el tiempo. Sin embargo, a pesar de la aparente sencillez de origen, las observaciones quedan dificultadas al requerirse que la amplitud temporal sea lo suficientemente grande como para abordar con éxito alguna generalización de los resultados (Drury y Nisbet, 1973).

El enfoque del problema ha conducido a tres tipos principales de planteamientos en los estudios sobre la sucesión realizados hasta el presente. En los dos primeros el examen se realiza a partir de la misma localidad (parcela, etc.), diferenciándose ambos por la constancia o variación de las condiciones ambientales (sucesión autogénica o alogénica en el sentido empleado por Tansley, 1935). Las limitaciones del método permiten abarcar solamente unos pocos años de edad, y los trabajos que lo adoptan se centran por lo general en las primeras fases sucesionales y en las causas que llevan a la aparición de determinadas especies dominantes en ellas.

El tercero radica en el estudio de secuencias espaciales en una zona limitada. De estas secuencias espaciales se pueden inferir variaciones temporales, siempre que se presente un mínimo de homogeneidad en las características del ambiente (Olson, 1958). Su indudable ventaja es la amplitud del intervalo abarcado y la eliminación de las perturbaciones inherentes a la climatología anual, pero por otra parte se acentúa el inconveniente de fijar una escala de tiempo apropiada para medir los cambios sucesionales. Si dicha escala se mantiene con la constancia de un año —eficaz en las primeras fases, de ritmo rápido (Billings, 1938; Thomson, 1943; etc.)—, y dado lo utópico de conseguir un grado alto de homogeneidad en los factores que caracterizan las distintas parcelas, son los efectos de dichos factores los que van a predominar, enmascarando la sucesión cuando las variaciones —a esta escala— se hacen lentas. Con todo, se obtiene una consecuencia positiva, ya que un estudio particularizado (dependiendo exclusivamente del tiempo) sólo permite seguir una línea de marcado determinismo, independizándose del complejo entramado que

suponen las diversas opciones a seguir por la sucesión, en consonancia con el gran número de variables que la afectan.

En este sentido, las variaciones específicas en medios intervenidos manifiestan una gama de posibilidades particularmente rica. Los distintos matices de suelo, topografía y explotación se superponen para originar una serie de comunidades mantenidas en un estado casi estacionario y que, si bien son 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.

Se encuentran, por tanto, dos problemas básicos de planteamiento. En primer lugar, las diferencias entre asociaciones específicas, y por ello las diferencias entre estados sucesionales, no son siempre evidentes. En segundo lugar, en el proceso de distinción de comunidades son frecuentes las similitudes y analogías entre la escala espacial y la escala temporal, permitiendo fáciles transiciones conceptuales entre las dos (Haug, 1970).

De hecho, cualquier tipo de variación natural de la vegetación es, salvo saltos bruscos, susceptible de ser considerada bajo la forma de gradientes. Por lo común, dichos gradientes se superponen, y sólo es posible el estudio directo en la medida en que uno se presenta de modo dominante sobre el resto. El tiempo constituye un gradiente en cuanto lleva subordinadas una serie de variaciones graduadas, pero a la vez también puede contemplarse como una regla de medida inerte para la velocidad de los cambios de otras variables.

Como ha apuntado Egler (1951), al contrario de lo que ocurre con muchas ciencias firmemente establecidas, no hay en ecología unos límites claros para el problema investigado, y muy particularmente parece que todos los fenómenos ecológicos se encuentran ligados al tema central de la sucesión (Colinvaux, 1973).

En consecuencia, cualquier estudio deberá ser enfocado desde el aspecto de su característica más sobresaliente. Del mismo modo que —en el sentir de Margalef (1974)— el medio en que se desenvuelve el ecólogo acaba por condicionar el tema de su especialidad, las peculiaridades del área considerada influyen en el tipo de relaciones estudiadas. Así, en una parte de la provincia de Salamanca en la que predominan las explotaciones ganaderas, se acentúa el interés de la recuperación del pastizal a partir de cultivos esporádicos determinados por condicionantes económicos concretos. Los procedimientos estadísticos pueden establecer relaciones o correlaciones entre la dinámica de ciertos componentes, pero la incidencia de otros factores permite dejar abierta la puerta de los razonamientos ante posibles causas y efectos aparentemente relacionados.

III. LA TEORIA

Partiendo de la teoría de Clements, como representante de un clasicismo de tres cuartos de siglo, se encuentran en fechas muy dispares ideas contradictorias que se adhieren, alteran ligeramente o interfieren con brusquedad en los escritos de este pionero de la sucesión. Esta amalgama de consideraciones, basada en datos medidos en diferentes localidades y, por otra parte, influenciados en su gran mayoría por las ideas originales, hacen imposible una crítica a ultranza. Tampoco es posible ceñirse a una opinión general porque dicha opinión estaría supeditada en muchos casos a informes deslavazados, tomados un poco de todas partes, y deducidos en muchas ocasiones de descripciones sencillas que merecieron de Egler (1951) la referencia de que «...en algunos aspectos, los ecólogos norteamericanos no han pasado más allá de una historia natural de los estados de desarrollo».

Es precisamente de Norteamérica de donde procede la mayor parte de la bibliografía sobre el tema. El gran número de trabajos hace imposible una recopilación exhaustiva, que vendría a constituir un intento innecesario al existir ya algunas bastante extensas, entre las que merece destacarse la realizada por Haug en 1970. Este mismo autor advierte de los peligros de una obra de tal magnitud, indicando que el estudio «es con necesidad o irrazonablemente largo y realísticamente complejo o razonablemente corto y peligrosamente simple». Nos limitaremos por lo tanto a desglosar a modo indicativo algunas de las opiniones teóricas más importantes.

Aunque los cambios de la vegetación en un lugar dado son conocidos desde hace mucho tiempo —diversos autores entre los que se encuentran Drury y Nisbet (1973) citan a Teofrasio (300 a. C.)—, no se empezó a fraguar el concepto de sucesión hasta los trabajos de Cowles (1899 y posteriores) y particularmente desde la completa síntesis llevada a cabo por Clements y publicada en 1916 bajo el título de «Plant Succession». La teoría clásica de la sucesión se fundamenta en que una especie o comunidad puede reaccionar sobre el ambiente de manera que lo hace más desfavorable para el organismo responsable del cambio y más favorable para otras especies. Llega un momento en que la reacción es más favorable para los ocupantes que para los invasores, con lo que se alcanza un estado final (clímax) más o menos permanente, determinado sobre todo por las condiciones macroclimáticas y uniformes sobre un área geográfica amplia. Este sucederse de estados discretos (etapas) conduce a conceptualizar por analogía a la clímax como un cuasi-organismo, organismo o superorganismo, cuya embriología la constituye la sucesión.

La hipótesis, aunque fructífera, ha mantenido sin embargo conceptos teóricos esenciales difíciles de probar o refutar (Haug, 1970). La influencia de factores externos en los últimos estados pone en evidencia la unidireccionali-

dad. Varios estudios, entre los que se incluyen los de Milton (1947), Whittaker (1965), Harper (1969), etc., se manifiestan en este sentido, e incluso la dependencia de dichos cambios con el tiempo puede presentarse como circunstancial. Tal vez el principal problema radique en la búsqueda de una regla universal, sin considerar el equilibrio o desequilibrio existente en cada caso entre las múltiples variables que intervienen; consecuentemente, la generalización de hipótesis, conceptos y teorías se ve afectada por una validez parcial, produciéndose alteraciones tan pronto como la adición de nuevos datos plantea la necesidad de una reconsideración.

Esta multiplicidad de criterios ha llevado a que las definiciones dadas para la sucesión sean muchas y revistan matices muy diversos. Sin embargo, en todas se destaca el carácter dinámico de cambio y reemplazamiento, y es generalmente aceptado un sentido direccional que, aunque ramificado, permite hablar de estados iniciales, juveniles o inmaduros en contraposición a los finales, avanzados o maduros. Según este sentido, se han descrito diferentes etapas intermedias, que en conjunto, contando con ambos extremos, no suelen pasar de siete en los casos de mayor complejidad y van desde las dominadas por especies anuales (terófitos) hasta la clímax. Como ejemplos representativos se pueden citar, entre otros muchos, los trabajos de Nielsen (1953), Launchbaugh (1955), Buss (1956), Byrd (1956), Quarterman (1957), Stiven (1957), Bazzaz (1964), Davidson (1965), Hayashi y Numata (1967), Daniel y Platt (1968), etc.

Volviendo a las teorías de la sucesión, Bazzaz (1964) se manifiesta en el sentido, muy similar a Clements, de que la dirección, variación y resultados de la sucesión secundaria son controlados por un complejo de factores ambientales que operan sobre las comunidades de plantas a través de sus especies individuales. Son parecidas las ideas que aporta Davidson (1965). De nuevo aparece el criterio de un estado final único.

Sin embargo, ya en años anteriores se habían producido desacuerdos con este concepto, y así Conard (1935) opina que en él se parte del intento de forzar las diferentes asociaciones al ser obligada su introducción dentro del esquema serial, siendo indudable que muchas llevan a caminos que no desembocan en la «clímax climática». Hay que contar por consiguiente con una pluralidad de factores que no sólo afectan sino que deciden los cambios según varias tendencias. Como por otra parte dichos factores interactúan entre ellos en grados muy distintos, Smith (1940) considera como arbitrarios, aunque operacionalmente prácticos, los estados sucesionales, al ser la sucesión un proceso constante.

Este último punto vuelve a ser tocado por Whittaker (1951), quien establece la idea del «continuum», en vez de etapas, a lo largo de la serie. Además, sin negar una tendencia a la convergencia dentro de un área, expone que

no está suficientemente claro, por falta de datos, que dicha tendencia pueda extrapolarse hacia una clímax climática final. Por el contrario, lo que sí resulta evidente es que hay diferencias específicas en los resultados que se alcanzan dentro de una escala de tiempo razonable, y que vienen determinados o inducidos por las condiciones particulares de cada hábitat. También Beckwith (1954) se muestra solidario con estas ideas, y en el apartado seis de sus conclusiones puede leerse: «Con excepción del paso desde hierbas anuales-bienales al de perennes, no parece existir un corte terminante para el inicio o final de cualquier estado sucesional», añadiendo en el siete que «influencias tales como el fuego y las alteraciones del suelo modifican tanto la dirección como el tipo de sucesión». No hay duda de que el ejemplo es limitado y puede ampliarse a otras áreas tales como el ganado y la topografía.

El mismo autor indica que aunque los estados aparecen normalmente en sucesión ordenada, la invasión no es siempre secuencial, y las especies se encuentran en estados muy anteriores por lo menos en la forma de semillas. La sucesión, no obstante, no debe depender de todas las especies, sino de aquellas que predominan durante un período dado de tiempo. Más raical resulta Egler (1954) manifestando que la mayoría de las especies que aparecen en la sucesión de campos abandonados están ya presentes al comienzo. En esta teoría conocida como «composición florística inicial» (initial floristic composition) se resta importancia a las modificaciones ambientales y, al contrario a la del «relevo florístico (relay floristics), las diferentes fases se manifestarán de acuerdo con las características de las especies (germinación, velocidad y requisitos de crecimiento, etc.), que llevarán a unas u otras a ser dominantes.

Ahora bien, la medida en que se resta importancia a las modificaciones ambientales no queda muy bien establecida, ya que éstas dependen de la dominancia, pero no de la presencia en número muy reducido de individuos de una o algunas especies. Es de notar que Egler no ataca por completo a la teoría de Clements, sino que le adiciona la suya como un complemento que permita la interpretación más completa del desarrollo de la vegetación en los campos abandonados. Trabajos posteriores (Curtis, 1959; Whittaker, 1970; etc.), vuelven a incidir sobre las alteraciones ambientales por las plantas.

Tanto Curtis como Whittaker, junto con otros autores, se oponen a la idea de asociaciones discretas y propugnan por una distribución de las especies a lo largo de un continuum de condiciones ambientales. De nuevo se dejan entrever las opiniones de Beckwith, porque considerando el esquema precedente bajo un criterio estricto, la multitud de posibles combinaciones entre los factores del ambiente originaría una mezcla de comunidades, de forma que no habría opción para encontrar semejanzas ni en dos tiempos dados ni en dos lugares diferentes. Sin embargo, y aunque se descarta la igualdad, pueden detectarse

patrones semejantes en la vegetación, que responden al gran potencial de dominancia poseído por un número relativamente bajo de especies (Haug, 1970).

De ello se deduce que las sustituciones no afectan a las comunidades como un todo sino a las poblaciones, criterio compartido también por McDougall (1967) y McCormick (1968). El que las especies dominantes creen unas condiciones modificadas arrastra a otras secundarias, dando un parecido supeditado a aquellas que se presentan con densidades elevadas.

Valgan estos breves comentarios como un resumen global, en el que sin duda se omiten muchas opiniones importantes y varios puntos de interés. La influencia del cultivo precedente (Judd, 1940; Oosting, 1942; Coupland, 1950; Bazzaz, 1968; etc.), el ritmo (Thomson, 1943; Costello, 1944; etc.), la delimitación de los factores alogénicos (Naito, 1967; Lang, 1973; etc.), la dispersión de las semillas (Coile, 1940; Rice et al., 1960; etc.) han preocupado en todo tiempo a los ecólogos. Las derivaciones que plantea el estudio de la sucesión secundaria son interminables y sólo es posible emprenderlo ciñéndose a unos límites muy concretos. La piedra básica radica en las relaciones estructurales, y a ellas principalmente se referirá el contenido del apartado siguiente.

IV. CONCLUSIONES PRACTICAS PARA LOS PASTIZALES SALMANTINOS

Atendiendo al gran número de trabajos realizados hasta el presente, se pueden destacar los siguientes puntos de interés:

1. La aplicación de análisis factoriales suele proporcionar modelos satisfactorios de la sucesión secundaria, tanto en lo que se refiere a la tipificación y ordenación de las distintas comunidades, según una serie progresiva de edades, como al establecimiento de la secuencia de especies acorde con el gradiente temporal. Estas técnicas permiten sintetizar la información de partida de una forma objetiva y sin grandes pérdidas, destacando las principales tendencias de variabilidad.

2. Aunque se constata la gran dependencia de los resultados con el volumen y cualidad de los datos introducidos, el planteamiento a base de análisis parciales por zonas —repetitivos en su objetivo pero no en su estructuración— permite concretar sobre una línea de dispersión principal asimilable a la variable «tiempo» (o a sus variables asociadas) y otras líneas secundarias con claro sentido espacial.

Por otra parte, los análisis parciales impiden que se formen grupos intermedios numerosos, al ser pequeño el número de parcelas que intervienen y

distinta en todos los casos su catalogación por edades; se dificulta así que queden enmascaradas las características de estos grupos en favor de los que gozan de una composición específica extrema, coincidentes con el principio y final de la sucesión.

3. Dada la multiplicidad de comunidades a las que puede conducir la sucesión secundaria bajo régimen de pastoreo, y lo limitado del punto de partida impuesto (cultivos de cereal), las posibilidades para una zona dada tienden a un esquema espacial cónico en cuyo vértice se sitúa el cultivo, ampliándose a medida que se superponen otros factores como causas diferenciales de la evolución intrínseca entre parcelas. Al inferirse, por lo común, la secuencia temporal a través de variaciones en el espacio, se incluyen entre estos factores los inherentes a suelo y topografía, que si bien son propios en cada caso, al menos para una edad determinada, se multiplican a raíz del planteamiento metodológico.

4. Interpretando las dos tendencias consideradas (temporal y espacial) en función de la ordenación de las parcelas y de las distancias que mantienen entre ellas en las representaciones gráficas, se manifiestan dos caracteres del máximo interés en la dinámica de las comunidades:

- a) La unidireccionalidad de los cambios sólo es apreciable hasta aproximadamente los doce años a partir del abandono del cultivo. Superada esta edad, suelo, topografía y utilización diversifican los caminos a seguir, constituyéndose en la influencia primaria por la que de forma paulatina van divergiendo las soluciones finales. Debe entenderse que dentro de cada rama los cambios temporales conservan su validez, pero ya tensados hacia una solución determinada.
- b) Durante el fenómeno de la sucesión se observa la caída progresiva del ritmo de desarrollo, si bien, y dado el gran incremento numérico de las dos especies más típicas de los pastizales salmantinos (*Agrostis castellana* y *Poa bulbosa*) en un período que se centra sobre los quince-veinte años, se constatan aumentos locales hacia estas edades, siempre que la suma pobreza del suelo no los impida.

5. Incidiendo de nuevo en el párrafo anterior, puede aproximarse la cifra mínima de veinte años para el asentamiento de un pastizal característico, aunque su definición precisa no se produce hasta los veinticinco años o más, dependiendo estas apreciaciones de la calidad conjunta del terreno y del grado y forma de intervención al que se ha venido sometiendo.

6. Como era de esperar, las diferencias que se producen entre el empleo de datos de densidad o cobertura son mínimas, y sólo alcanzan un relativo sig-

nificado en cuanto se refieren a la presencia no muy limitada de alguna especie arbustiva o de gran porte. Es posible que si se pretende buscar un equilibrio rentable entre el tiempo empleado en el muestreo y la información obtenida deba descartarse uno de los dos tipos de medidas, salvo en los casos mencionados, en los que su comparación puede aportar nuevas bases de interés.

7. La confrontación de los resultados obtenidos empleando datos numéricos y de presencia-ausencia permite asegurar que las variaciones de la vegetación durante la sucesión secundaria a pastizales se encuadran preferentemente entre las cuantitativas, estando las cualitativas relegadas casi sólo a los primeros años, y en particular a los cinco iniciales. El caso es similar entre las comunidades más o menos estabilizadas, y si bien hay que partir de un cierto grado de pobreza inherente a la mayoría de ellas, no es menos cierto que, salvo situaciones excepcionales, la secuencia específica según los años de abandono ha de plantearse en términos de sus «características de densidad o cobertura», dominando este factor sobre las «características de composición no cuantificadas».

8. Como se deduce de los apartados 2 y 3, en los análisis generales de gran entidad se origina un núcleo central muy amplio, supeditado, por una parte, a la variabilidad entre el extremo inicial de la sucesión y las ramas finales en que se resuelve, y por otra, a la que se produce entre estas distintas soluciones entre sí. Las parcelas de edad avanzada más oligotrofas quedan situadas en el inicio de las ramificaciones, y podrían proporcionar una visión falsa si no fuera por el empleo de análisis parciales. Estos fenómenos de «convergencia» o de «rechazo» por los que situaciones distintas se unen ante el desequilibrio proporcionado por grupos altamente diferenciados, deben examinarse con sumo detalle, ya que una relación casual de este tipo puede interpretarse en la forma de causas y efectos relacionados, cuando sólo depende de las características como conjunto del total de las muestras analizadas.

9. Para los casos mencionados en el punto anterior, en términos de la sucesión se señala que se ha producido un «desfase» en el ritmo, por el que las comunidades oligotrofas quedan más próximas a los estados de menor edad que a los que realmente les corresponde. Es de notar que esta afirmación es altamente subjetiva, porque presupone:

- a) Que la comunidad objeto de desfase ocurre en un estado transitorio.
- b) Que alguna de las parcelas situadas en las ramas finales corresponde a la comunidad estabilizada en la que desembocaría.

Evidentemente, hay ocasiones —edades cercanas a los veinte años unidas a un suelo muy pobre— en que esto tal vez sea suponer en exceso, al menos para comprobarlo en una escala de tiempo razonable. No obstante, son admisi-

bles las referencias a los desfases a título comparativo entre las parcelas incluidas en un ejemplo concreto. Se indica de esta forma que dichas parcelas presentan, respecto a las restantes, retrasos en el desarrollo normal, sin que por ello deje de aceptarse su posible estancamiento en un estado calificable como final de la sucesión a pastizales en determinadas circunstancias.

Queda justificado el empleo del adjetivo «juveniles» para referirse a los caracteres de parcelas en las que especies que en condiciones normales tendrían aumentadas o reducidas sus densidades se ven frenadas en ambos sentidos, bien por la falta de fertilidad, en el primer caso, o por la ausencia de fuertes competidoras en el segundo, estando ambas situaciones estrechamente ligadas.

10. Como resultado de los análisis, la situación de las muestras permite establecer grupos por edades, principalmente en función de sus especies dominantes o como estados transitorios entre dos fases de dominancia consecutivas. De ellos, los intervalos más destacados son (en años) los de cero y uno, dos y tres, cuatro y cinco, seis a nueve, diez a diecisiete, dieciocho a veinticinco, y más de veinticinco, pero las divisiones en todos los casos son arbitrarias, estando la dispersión original más acorde con el criterio de fases supuestas o solapadas que con el de etapas propiamente dichas.

La distribución en el tiempo de las distintas poblaciones corresponde a una estructura similar a la que podría esperarse de un gradiente, con lo que las comunidades del desarrollo sólo pueden definirse como entidades aisladas aceptando estos intervalos discretos a partir de criterios sencillos.

11. De acuerdo con los años a partir del abandono en que asientan su núcleo de mayor densidad cada una de las poblaciones, se establece una secuencia, que reducida a las especies más representativas, y de forma esquemática, resulta de la siguiente manera:

a) 0-1 año:

<i>Polygonum aviculare</i>	<i>Lolium rigidum</i>
<i>Agrostemma githago</i>	<i>Centáurea cyanus</i>
<i>Raphanus raphanistrum</i>	<i>Veronica triphyllos</i>
<i>Herniaria cinerea</i>	<i>Erophila verna</i>

b) 2-3 años:

<i>Chamaemelum mixtum</i>	<i>Anthemis arvensis</i>
<i>Aphanes cornucopioides</i>	<i>Filago pyramidata</i>
<i>Molineriella laevis</i>	<i>Spergularia purpurea</i>

c) 4-5 años:

<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	<i>Scleranthus annuus</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Vulpia myuros</i>
<i>Lotus conimbricensis</i>	<i>Trifolium glomeratum</i>

d) 6-9 años:

<i>Rumex angiocarpus</i>	<i>Ornithopus perpusillus</i>
<i>Lathyrus angulatus</i>	<i>Ornithopus compressus</i>
<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Vulpia bromoides</i>

e) 10-17 años:

<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Trifolium striatum</i>
<i>Evax carpetana</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Logfia minima</i>	<i>Tolpis barbata</i>
<i>Logfia gallica</i>	<i>Leontodon taraxacoides</i>
<i>Crepis capillaris</i>	<i>Hypochaeris glabra</i>
<i>Herniaria scabrida</i>	<i>Eryngium campestre</i>
<i>Vulpia bromoides</i>	

f) 18-25 años:

i. Ramificación hacia la dominancia de *Agrostis castellana*

<i>Agrostis delicatula</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Chamaemelum nobile</i>	<i>Aira caryophyllea</i>
<i>Vulpia ciliata</i>	<i>Hieracium pilosella</i>
<i>Tuberaria guttata</i>	<i>Carlina racemosa</i>
<i>Halimium umbellatum</i>	<i>Euphorbia exigua</i>

ii. Ramificación hacia la dominancia de *Poa bulbosa*

<i>Moenchia erecta</i>	<i>Carlina corymbosa</i>
<i>Trifolium micranthum</i>	<i>Ctenopsis delicatula</i>
<i>Parentucellia latifolia</i>	<i>Anthoxanthum aristatum</i>

g) más de 25 años:

i. Con *Agrostis castellana* como dominante

<i>Agrostis castellana</i>	<i>Phleum pratense</i>
<i>Quercus rotundifolia</i>	<i>Prunella laciniata</i>
<i>Linum gallicum</i>	<i>Trisetum flavescens</i>

ii. Con *Poa bulbosa* como dominante

<i>Poa bulbosa</i>	<i>Festuca rubra</i>
<i>Trifolium subterraneum</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	<i>Agrostis pourretii</i>

12. A pesar de que para un ejemplo concreto la tipificación por especies sea válida, la generalización no puede establecerse con tanta ligereza. Hay casos que son claros para especies siempre (o casi siempre) presentes en un intervalo con las densidades mayores, pero otros requieren márgenes más amplios. Entre estos últimos cabe distinguir:

- a) Especies que como *Convolvulus arvensis* tienen un espectro temporal dilatado, sin que los valores altos predominen de forma manifiesta en ningún intervalo concreto.
- b) Especies que se ajustan a un intervalo temporal pero pierden precisión en el espacio, bien porque las diferencias entre valores, aún existiendo, son pequeñas (su proyección en un sentido u otro se debe más al «peso» de las agrupaciones establecidas por otras especies que a sí mismas), o bien por algún valor anormalmente alto en una o pocas parcelas. Las primeras (*Tuberaria guttata*, *Moenchia erecta*, etc.) deben liberarse de un encuadre radical, y en cuanto a las segundas (*Trifolium ornithopodioides*, etc.) hay que entender que aunque su presencia o densidades elevadas tipifiquen una comunidad, la comunidad, entendida como la convergencia de parcelas de características similares, no puede ser tipificada por ellas.

13. Del análisis de las variables edáficas se obtiene una ordenación más acorde con el tipo de suelo sobre el que se asientan las parcelas que con las variaciones de la vegetación que se siguen durante la sucesión secundaria. Solamente el nitrógeno total y la materia orgánica presentan, en general, una tendencia al aumento con la edad.

Este hecho, avalado por los datos recogidos en la bibliografía científica, hace presumible una intervención mayor de las variables edáficas de tipo físico, sobre todo en lo que respecta a los primeros años después del cultivo.

14. De acuerdo con los puntos anteriores, las causas de la sucesión se interpretan admitiendo una pluralidad de factores como responsables de los cambios, factores que, muy probablemente, adquieren desigual importancia en diferentes segmentos del recorrido total. Al principio es de esperar que predominen las variaciones intrínsecas de tipo físico (rápidas a partir del cultivo), la capacidad de dispersión y accesibilidad de las especies, y su potencial de colonización en determinadas condiciones. Al final, se interrelacio-

nan como causas determinadas de las comunidades resultantes las ya citadas de suelo, topografía y utilización.

Las interrelaciones entre varios factores suponen caminos complejos en red, que no obligan al paso en la dominancia de *Agrostis castellana* a *Poa bulbosa*. Aunque dicho paso pueda darse por la influencia del ganado, lo cierto es que al ser las comunidades finales resultado de «la sucesión detenida y desviada de su posible trayectoria», estos desvíos pueden tener lugar mucho antes de que el término vallicar sea el apropiado para definir un pastizal.

15. Durante la sucesión secundaria a pastizales, la diversidad, medida como H' de Shannon, experimenta variaciones que en general pueden resumirse en los siguientes términos:

- a) A partir de valores de H' muy bajos en el cultivo, el índice se incrementa hasta los dos-tres años.
- b) A continuación, la diversidad decae a los cuatro-cinco años.
- c) Se produce un nuevo aumento, que se mantiene hasta los once-doce años, aproximadamente.
- d) Entre los doce años y la estabilización del pastizal el descenso es constante, siendo este punto el que se opone de forma más patente a las situaciones probables en condiciones naturales (no intervenidas).

16. Todas estas variaciones pueden comprenderse en función de una serie de causas relacionadas directamente con cada una de las subdivisiones anteriores. Dichas causas son:

- a) Decrece la sobredominancia de algunas especies acompañantes del cereal, incorporándose otras en cantidades pequeñas.
- b) La ventaja inicial que supone la capacidad de colonización rápida, posiblemente relacionada con el estado del terreno, favorece de nuevo la sobredominancia por una o pocas especies.
- c) El paso del tiempo tiende a igualar las posibilidades para otras especies, con lo que los índices aumentan.
- d) El efecto selectivo del ganado propende a crear densidades elevadas de especies con adaptaciones peculiares al pastoreo, que van pasando a dominar sobre las demás en proporciones crecientes con la edad.

17. Aunque estas tendencias son aceptables, el grado en que se producen para una antigüedad determinada admite límites amplios según la topografía, el suelo y la utilización. Los valores absolutos de los índices no pueden

generalizarse, al depender la diversidad sólo en parte de un proceso intrínseco, si bien tienen un indudable interés para comparar las distintas situaciones en las que la sucesión se produce.

18. Es muy significativo que el descenso de la diversidad se inicie hacia los doce años, que es el límite a partir del cual comienzan a diferenciarse las distintas líneas sucesionales. La acción del ganado impone distintos aspectos de selección según el suelo y la topografía, pero la diversidad sigue una secuencia descendente, al quedar en parte amortiguadas las diferencias por sus bases estructurales y no de composición específica.

19. Los desfases de H' que se originan entre parcelas en virtud de los factores actuantes, es posible que sean más amplios hacia los veinte años, es decir, cuando se inicia el pastizal pero no está todavía plenamente diferenciado. A medida que transcurre el tiempo, los contrastes, aún existiendo, serán comparativamente menores al igualarse en parte algunas de las líneas consideradas, en las que el crecimiento de la población dominante se produce con distinto ritmo.

20. La componente uniformidad (=equitabilidad) de la diversidad experimenta variaciones paralelas a esta última. Por el contrario, la componente riqueza aumenta rápidamente al principio y con más lentitud después, llegando a estabilizarse a partir de los quince años, si bien son admisibles pequeñas disminuciones hacia el final. Este desequilibrio entre ambas componentes permite asegurar que las variaciones de la diversidad son «reales» y muy poco dependientes del número de especies.

21. En las edades avanzadas, al interrelacionar diversidad y número de especies, se distinguen tres casos generales:

- a) En condiciones de fuerte oligotrofia la diversidad adquiere valores muy altos, siendo el número de especies también elevado.
- b) En condiciones eutróficas o de ligera oligotrofia la diversidad toma valores bajos, estando el número de especies algo disminuido respecto a la subdivisión anterior.
- c) En condiciones altamente eutróficas, sin previo laboreo y de humedad edáfica elevada, la diversidad es muy variable.
- d) En caso de heterogeneidad local creada por la presencia de arbustos u otras causas, pero existiendo claros pastoreados, la diversidad se mantiene con valores medios, aumentando mucho el número de especies.

22. La certidumbre de dominancia, medida como el tanto por ciento de parcelas en las que una especie se encuentra entre las tres de máxima densidad,

es particularmente clara (superior al 70 por 100) en el cultivo y primer año (*Lolium rigidum*), a los cuatro o cinco años (*Taeniatherum caput-medusae* y *Trifolium glomeratum*), a los seis-ocho años (*Trifolium striatum*), a los doce-dieciséis años (*Vulpia bromoides* y *Trifolium striatum*), y a partir de los veinte años (*Agrostis castellana* y *Poa bulbosa*). Queda constituida así una secuencia de dominantes casi obligadas durante la sucesión secundaria, que presenta ligeros relajamientos (se alcanza o supera el 50 por 100 para algunas especies) en los períodos de dos-tres años, nueve-once años y dieciocho-veinte años. Los dos primeros, coincidentes con los picos de mayor diversidad, responden a situaciones de relevo, y el tercero es producto de la arritmia ya citada en el crecimiento de la población dominante cuando se inicia el pastizal estabilizado.

También, a grandes rasgos, es observable el incremento de las especies perennes en detrimento de las anuales. La dominancia de los individuos perennes frente a los anuales resulta obvia hacia el final.

23. Las curvas de dominancia-diversidad, en el transcurso de la sucesión a pastizales, admiten variantes comprendidas entre geométricas y sigmoideas. La configuración de las curvas permite marcar que los dos extremos (inicial y final) de la sucesión responden a condicionantes estructurales rígidos, bien por el cultivo o por la carga ganadera. En el primer caso, el desarrollo se resuelve en curvas geométricas de pendiente acusada, y en el segundo en curvas muy débilmente sigmoideas, también con fuerte inclinación en su mitad superior. En ambos casos la sobredominancia es manifiesta.

24. En las fases intermedias se presentan, en general, condiciones menos rígidas que en los extremos, con curvas geométricas en las que disminuye la inclinación con la edad (predominantes hasta unos diez-doce años, aunque con márgenes muy variables) y paso a sigmoideas o levemente sigmoideas a partir de aquí, con aumento paulatino de su inclinación en la mitad superior a medida que se acercan al final de la sucesión.

No obstante, las curvas admiten variantes atendiendo a características particulares de las parcelas que representan, pudiendo en los casos de fuerte heterogeneidad espacial, en los que el número de especies «raras» es muy elevado, quedar enmascaradas las tendencias sigmoideas.

25. Teniendo en cuenta la evolución de las curvas a medida que se aumenta la muestra, se aprecia que éstas se alargan por debajo, es decir, que en las unidades de muestreo individuales quedan representadas con preferencia las especies que van a aparecer como más abundantes cuando se sumen nuevas unidades. Esto permite establecer comparaciones entre inventarios de extensión semejante, aunque sean muy pequeños, si bien las conclusiones han de ceñirse al tamaño empleado.

Al ir siendo las variaciones proporcionalmente menores a medida que se añaden nuevas unidades de extensión semejante, los márgenes de comparación se amplían, no siendo precisos límites tan estrictos cuando el número de cuadrados inventariados es lo suficientemente elevado.

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 de Salamanca*

BIBLIOGRAFIA

- BAZZAZ, F. A.: *Secondary succession on abandoned fields in Southern Illinois*. Thesis. Univ. Illinois, 1964.
- *Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, Southern Illinois*. Ecology núm. 49, 1968, pp. 924-937.
- BECKWITH, S. L.: *Ecological succession on abandoned farmlands and its relationship to wildlife management*. Ecol. Monogr. núm. 24, 1954, pp. 349-376.
- BILLINGS, W. D.: *The structure and development of old-field shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil*. Ecol. Monogr. núm. 8, 1938, pp. 437-499.
- BUSS, I. O.: *Plant succession on a sand plain, Northwest Wisconsin*. Wisconsin Acad. Sci. Arts. Trans. núm. 45, 1956, pp. 11-20.
- BYRD, M. A.: *Relation of ecological succession to farm game in Cumberland County in the Virginia Piedmont*. J. Wildl. Manage. núm. 20, 1956, pp. 188-195.
- CLEMENTS, F. E.: *Plant succession*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 242, 1916.
- COILE, T. S.: *Soil changes associated with loblolly pine succession on abandoned agricultural land of the Piedmont Plateau*. Duke Univ. Sch. Forest. Bull. 5, 1940.
- COLINVAUX, P. A.: *Introduction to Ecology*. Wiley. New York, 1973.
- CONARD, H. S.: *The plant associations of Central Long Island, a study in descriptive plant Sociology*. Amer. Midl. Natur. núm. 16, 1935, pp. 433-516.
- COSTELLO, D. F.: *Natural revegetation of abandoned plowed land in the mixed prairie association of northeastern Colorado*. Ecology núm. 25, 1944, pp. 312-326.
- COUPLAND, R. T.: *Ecology of mixed prairie in Canada*. Ecol. Monogr. núm. 20, 1950, pp. 271-315.
- COWLES, H. C.: *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*. Bot. Gaz. núm. 27, 1899, pp. 95-117.
- CURTIS, J. T.: *The vegetation of Wisconsin*. Univ. Wisconsin Press. Madison, 1959.
- DANIEL, C. P. and PLATT, R. B.: *Direct and indirect effects of short term ionizing radiation on old field succession*. Ecol. Monogr. núm. 38, 1968, pp. 1-29.
- DAVIDSON, R. L.: *An experimental study of succession in the Transvaal Highveld*. W. Junk. The Hague, 1965, pp. 113-125.
- DRURY, W. H. and NISBEL, I. T. C.: *Succession*. J. Arnold Arboret. núm. 54, 1973, pp. 331-369.
- EGLER, F. E.: *A commentary on American plant ecology based on the textbooks of 1947-1949*. Ecology núm. 32, 1951, pp. 673-695.
- *Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development*. Vegetatio núm. 4, 1954, pp. 412-417.
- HARPER, J. L.: *The role of predation in vegetational diversity*. Brookhaven Symp. Biol. núm. 22, 1969, pp. 178-196.
- HAUG, P. T.: *Succession on old fields. A review*. Thesis. Univ. Colorado, 1970.

- HAYASHI, I. and NUMATA, M.: *Ecology of pioneer species of early stages in secondary succession I. The seed production*. Bot. Mag. Tokyo núm. 80, 1967, pp. 11-22.
- JUDD, B. I.: *Natural succession of vegetation on abandoned farmlands in Teton County, Montana*. J. Amer. Soc. Agron. núm. 32, 1940, pp. 330-336.
- LANG, R.: *Vegetation changes between 1943 and 1965 on the shortgrass plains of Wyoming*. J. Range Mgmt. núm. 26, 1973, pp. 407-410.
- LAUNCHBAUGH, J. L.: *Vegetational changes in the San Antonio Prairie associated with grazing, retirement from grazing, and abandonment from cultivation*. Ecol. Monogr. núm. 25, 1955, pp. 39-57.
- MACCORMICK, J. S.: *Vegetation in fallow vineyards. South Bass Island, Ohio*. Ohio J. Sci. núm. 68, 1968, pp. 1-11.
- MACDOUGALL, W. B.: *Botany of the Museum and Colton Ranch area IV. Vegetation changes in field five*. Planteau núm. 39, 1967, pp. 134-142.
- MARGALEF, R.: *Ecología*. Omega. Barcelona, 1974.
- MILTON, W. E. J. and DAVIES, R. O.: *The yield botanical and chemical composition of natural hill herbage under manuring, controlled grazing and hay conditions. I. Yield and botanical section. II. Chemical section*. Ibid. núm. 35, 1947, pp. 65-95.
- NAITO, T.: *Influence of exposure and inclination upon vegetation*. Ecol. Rev. núm. 17, 1967, pp. 47-56.
- NIELSEN, E. L.: *Revegetation of alkali flood plains adjoining the North Platte River, Garden County, Nebraska*. Amer. Midl. Natur. núm. 49, 1953, pp. 915-919.
- OLSON, J. S.: *Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes*. Bot. Gaz. núm. 119, 1958, pp. 125-170.
- OOSTING, H. J.: *An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina*. Amer. Midl. Natur. núm. 28, 1942, pp. 1-126.
- QUARTERMAN, E.: *Early plant succession on abandoned cropland in the Central Basin of Tennessee*. Ecology núm. 38, 1957, pp. 300-309.
- RICE, E. L.; PENFOUND, W. T. and ROHRBAUGH, L. M.: *Seed dispersal and mineral nutrition in succession in abandoned fields in Central Oklahoma*. Ecology núm. 41, 1960, pp. 224-228.
- SMITH, C. C.: *Biotic and physiographic succession on abandoned eroded farmland*. Ecol. Monogr. núm. 10, 1940, pp. 421-484.
- STIVEN, C.: *A study of edaphic factors in the secondary succession on the transvaal Highveld*. Thesis. Univ. Witwatersrand, 1957.
- TANSLEY, A. G.: *The use and abuse of vegetational terms and concepts*. núm. 16, 1935, pp. 284-307.
- THEOPHRASTUS, ca. 300 B. C.: *An enquiry into plants. Book IV: «Of the trees and plants special to particular districts and positions»*. Sir Arthur Hort. Heinemann. London, edition 1916.
- THOMSON, J. W.: *Plant succession on abandoned fields in the Central Wisconsin sand plain area*. Bull. Torrey Bot. Club núm. 70, 1943, pp. 34-41.
- WHITTAKER, R. H.: *A criticism of the plant association and climax concepts*. Northwest Sci. núm. 25, 1951, pp. 17-31.
- *Dominance and diversity in land plant communities*. Science núm. 147, 1965, pp. 250-260.
- *Communities and ecosystems*. McMillan. London, 1970.
- WILLIAMS, O. B.: *V. Plant density response of species in a Danthonia caespitosa grassland to 16 years of grazing by merino sheep*. Aust. J. Bot. núm. 17, 1969, pp. 255-268