LA DIVERSIDAD II: TENDENCIAS ENCONTRADAS PARA TRES SERIES DE LA SUCESION CULTIVO-PASTIZAL EN LA ZONA DE DEHESAS DE LA PROVINCIA DE SALAMANCA

1. LOCALIZACION Y CARACTERISTICAS DE PARCELAS Y MUESTRAS

Para el trabajo se ha partido de tres series sucesionales situadas en la zona salmantina de dehesas; se centran en Berrocal de Huebra (serie A), Tornadizos (serie C) y Sando de Santa María (serie E). Como se comprueba se omiten dos series de las cinco que en principio habían sido realizadas, la B y la D, debido, respectivamente, al bajo número de parcelas con que cuenta la primera y a la amplia dispersión sobre el terreno de la segunda.

El conocimiento de las edades de las distintas parcelas integrantes se ha conseguido por consulta directa. Dada la circunstancia de que la capacidad para recordar la época del último cultivo parece debilitarse sobrepasados los diez años, son raras las excepciones (serie C) en las que ha podido conocerse la antigüedad exacta hasta un nivel elevado. Las respuestas se concretan en dos opciones:

- a) Marcar un intervalo de edad casi siempre ajustado a los cinco años. Estos intervalos superpuestos representan un inconveniente a la hora de la interpretación, por lo que se ha preferido dar cifras exactas. Debe en consecuencia entenderse que a una parcela a la que se le concede la edad de doce años supone en realidad un período comprendido entre los diez y los quince, así como que veintidos y veintisiete años lo supone de veinte a veinticinco y de veinticinco a treinta respectivamente.
- b) Dar una edad determinada antecedida por el término impreciso de «unos», «alrededor», etc. En estos casos se conserva la cifra original supeditada al margen de error en la apreciación.

Para el muestreo de cada parcela la unidad elemental empleada ha sido un cuadrado de 0,25 m² de superficie útil, anotándose la densidad o número de individuos presentes de cada especie. La densidad se obtuvo contando pies de planta o bien órganos o partes de aquella equivalentes. Dado que con este tamaño de unidad no se absorbe sino una mínima parte de la hete-

rogeneidad espacial, se repitió el muestreo en varios lugares, hasta que se juzgó que la representación obtenida estaba razonablemente ajustada a la comunidad original.

Con todo, el número de especies esporádicas que no aparecían en los cuadrados era en algunos casos elevado, aún siendo su representación de individuos despreciable. El estado de colonización, donde se van produciendo nuevas entradas de supervivencia en principio precaria, parece acentuar este carácter, y obligó a una revisión extensa y detallada de cada parcela para anotar estas especies de abundancia reducida, a las que se les concede un valor de densidad mínimo.

Dos detalles merecen ser tenidos en cuenta. El primero se refiere a la localización de las unidades elementales en las parcelas donde los surcos eran apreciables. Establecidos los puntos al azar, se siguió un orden de forma que cada nuevo cuadrado supusiera 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.

El segundo, es la limitación del muestreo a las especies presentes en la época de máximo desarrollo de la vegetación (desde finales de mayo a principios de julio), y por tanto los datos son comparativos dentro de estos márgenes. El muestreo fue realizado durante dos años consecutivos, apareciendo en la numeración la denominación de prima (por ejemplo, 7') para aquellas parcelas inventariadas el primer año.

La zona A (parcelas 1 a 15) tiene un recorrido máximo de cuarenta años. La utilización por el ganado se lleva a cabo, en general, mediante pastoreo con ovejas. Son excepción las parcelas 15, pastada por vacas, la 7' y 8 (identificadas en el espacio y producto del doble muestreo en diferentes años), que se reservan para la recogida de manzanilla, y, como es lógico, la 1, que corresponde a un cultivo de trigo. En cuanto a la topografía, las pendientes son ligeras, estando algo acentuadas en 5, 12 y 13, y mucho más en 4'. Las parcelas 5 y 10 están localizadas en la parte baja de una ladera cuyo fondo se encharca temporalmente y, dentro del conjunto, 11 y 14 reunen las condiciones de mayor pobreza, aunque se asientan en la parte baja de pequeñas laderas.

La zona C (parcelas 22 a 36) forma un grupo más compacto que la anterior, llegando hasta los veinte años. De las comunidades integrantes, 33' y 34 se identifican sobre el terreno, y lo mismo ocurre con 35' y 36. La utilización por el ganado es variable, aunque predomina el pastoreo por vacas; sin embargo, 23, 24 y 31 son pastadas preferentemente por ovejas y 33', 34, 35' y 36 no han sido utilizadas en ningún sentido. La parcela 22 es un cultivo de trigo. El terreno presenta una inclinación ligera, algo

acusada en algunos casos, destacando las pendientes de 24 y 1. Otro factor a tener en cuenta es que, así como en la mayoría de las ocasiones el abandono del cultivo responde a la baja producción, aquí, menos para 33', 34, 35' y 36 (muy pobres), las causas radican en las dificultades para la explotación de propiedades pequeñas.

La zona E (parcelas 49 a 63), con una serie de cuareta años, se caracteriza por la repetición en años consecutivos de los siguientes pares de muestreos: 51'-52, 53'-54, 55'-56 y 57'-58, y por el alejamiento hacia el este de 63, 62 y 61, que en el orden citado constituyen, de arriba a abajo, las partes de una misma pendiente interrumpida por cercas de alambre. La utilización por el ganado es muy diversa, excluyendo las edades hasta los cuatro años inclusive que corresponden a parcelas no pastoreadas, de las que 49 es un cultivo de trigo. De las restantes, 55', 56, 60 y 62 llevan preferentemente carga de ovejas, y 57', 58, 59 y 63 de vacas, que es pequeña en 57' y 58, y muy pequeña en 59. La parcela 61 está sometida a una intensa acción ganadera por varios tipos de animales. La topografía acusa desniveles ligeros, algo incrementados en 57' y 58. No obstante, en la superficie de 60 se observan irregularidades del terreno que dan lugar a una cierta heterogeneidad especial localizada.

2. CARACTERIZACION DE LA SUCESION EN LA ZONA SALMANTINA DE DEHESAS

Para llevar a cabo la caracterización previa de la sucesión, necesaria antes de pasar a contemplar aspectos relativos a la diversidad, se ha elegido como análisis más sencillo el de clasificación. El procedimiento de clasificación requiere, en primer lugar, el cálculo de la matriz de coeficientes de similitud o afinidad entre pares de observaciones (parcelas). Para ello se han propuesto una serie de índices, tanto cualitativos como cuantitativos, que a partir de Jaccard (1902, 1908), y en particular desde mediados del presente siglo, han proliferado de manera notable con aplicaciones en diferentes ramas de la ciencia. Paralelamente, se incrementan las publicaciones sobre el tema, pudiéndose destacar en un orden práctico las de Dagnelie (1960), Williams y Dale (1965), Williams et al. (1966), Pielou (1969), Sneath y Sokal (1973), y todas aquellas que constituyen una revisión de sus propiedades comparativas o enfocan el problema a partir de sus bases matemáticas.

La elección se ha centrado en uno de los índices cualitativos de empleo más amplio, el de Sorensen (1948), debido a que a su sencillez se une la falta de resolución en cuanto a cual es el más adecuado. Esta última faceta,

por otra parte, presenta una cierta constancia en las relaciones matemáticoecológicas, dificultando la flexibilidad del segundo término de este binomio su encasillamiento en los esquemas más rígidos del primero.

Dicho índice viene dado por la expresión:

$$S = \frac{2C}{A + B}$$

Donde A es el número total de especies en una de las parcelas, B el número total de especies en la otra parcela y C el número de especies comunes para las dos parcelas comparadas.

Sus límites de variación van desde 0 (C=0) a 1 (A=B=C), aunque por lo general los resultados se dan en tantos por ciento.

El segundo paso, una vez obtenida la matriz de coeficientes de similitud, es clasificar las observaciones. La manera de operar es variada, habiéndose elegido el tipo jerárquico siguiendo un procedimiento aglomerativo mediante el cual se van estableciendo uniones sucesivas entre observaciones hasta que todas forman un grupo único.

Entre los método que pueden aplicarse para el agrupamiento jerárquico aglomerativo, presentan mayor facilidad los basados en el cálculo de la medida aritmética, de los cuales, el UPGMA «unweighted pair-group method using arithmetic averages» (Sokal y Michener 1958), ha venido siendo particularmente empleado, y preferido al WPGMA «weighted pair-group...», sobre el que tiene la ventaja de dar menos distorsión cuando se compara la matriz de similitud cofenética con la de similitud original.

A partir de las agrupaciones secuenciales, los resultados pueden expresarse en la forma de gráficas ramificadas o dendrogramas, que indican los distintos grados o niveles de afinidad a los que se producen las uniones entre observaciones o grupos de observaciones.

La clasificación no implica el calificativo de discretas para las observaciones analizadas. Dicha discreción se establece básicamente, en el estudio de gradientes, de una manera artificial y extrínseca, fundamentada en las características ambientales variables (temporales en el caso de la sucesión) que permiten definir unos límites según los cortes que proporciona el patrón de medida empleado. Tales separaciones no se corresponden frecuentemente con la adecuada, si bien a medida que la afinidad entre grupos decrece van disminuyendo de forma paulatina los errores de una posible «disección» metodológica. Siempre bajo este punto de vista, se pueden comparar los diferentes grupos formados, así como la secuencia que se

sigue en la ordenación de las distintas observaciones, que depende de la composición específica de las mismas y presumiblemente del gradiente ambiental.

El índice de Sorensen se ha aplicado a cada una de las zonas consideradas. Esta independencia es obligada, ya que la mayor o menor distancia sobre el terreno entre las agrupaciones de parcelas determina unas características en la composición específica que, aún careciendo de relieve bajo el aspecto cuantitativo, se patentiza en el estudio de presencia-ausencia, pudiendo llegar a enmascarar los resultados.

Para poner de relieve las preferencias por el procedimiento de jerarquización aglomerativa UPGMA frente al WPGMA, se puede proponer como ejemplo la zona A, en la que se obtienen aplicando dichos métodos coeficientes de correlación cofenética de 0,83 y 0,59, en el orden en que han sido citados. Si bien no deja de ser un caso particular, es posible contemplarlo bajo el aspecto de normativa general (Sneath y Sokal, 1973).

Para la zona A (Fig. 1) las diferentes uniones permiten establecer una secuencia que sigue perfectamente la antigüedad de las parcelas. En la parte superior de la gráfica se representan los valores más elevados de la matriz de afinidad original, con objeto de comprobar de una manera sencilla la posible pérdida de información que implica el proceso.

A un nivel cercano al 50% se encuentran separados dos grupos, de los que el menos numeroso está formado por las muestras más jóvenes, lo que implica que existen amplias variaciones entre las edades iniciales y las restantes. Otra faceta de interés radica en que a una afinidad del 55% permanecen aún dos muestras aisladas; por una parte, la 4' queda separada de 1, 2 y 3 al conferirle su acusada pendiente un carácter particular que la lleva a ocupar una posición intermedia; por otra, se aisla la muestra 15, traduciendo las diferencias creadas por la abundancia de arbustos.

A un nivel ligeramente superior al 60%, y haciendo la salvedad de estas dos parcelas, aparecen tres grupos definidos respectivamente por las muestras 1 - 2 - 3, 5 - 6 - 7' - 8 - 10 y 9 - 11 - 12 - 13 - 14, que vienen a coincidir con las fases juvenil, media y final de la sucesión. Sin embargo, en la última no se produce una diferenciación para las distintas situaciones de asentamiento, circunstancia que sí ocurre cuando se tienen en cuenta datos cuantitativos, lo que prueba que esta diferenciación, al menos en este caso, radica más en el número de individuos de las especies dominantes que en la propia composición específica.

El parecido de estas agrupaciones con los coeficientes más elevados de la matriz de similitud original es notable, confirmándose de nuevo, con un número reducido de datos, la fiabilidad del método.

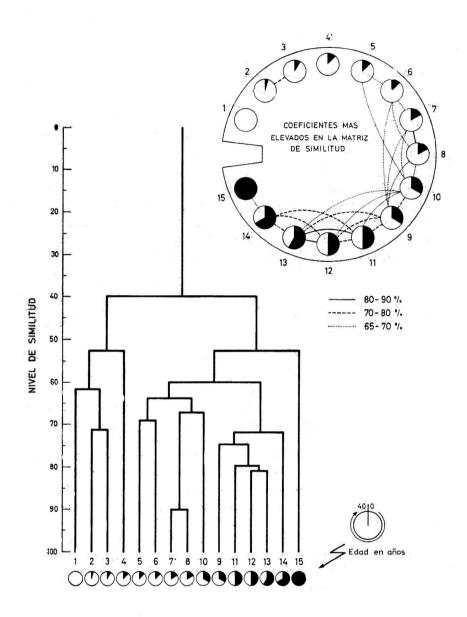


Fig. 1 Similitud entre las parcelas de la zona A.

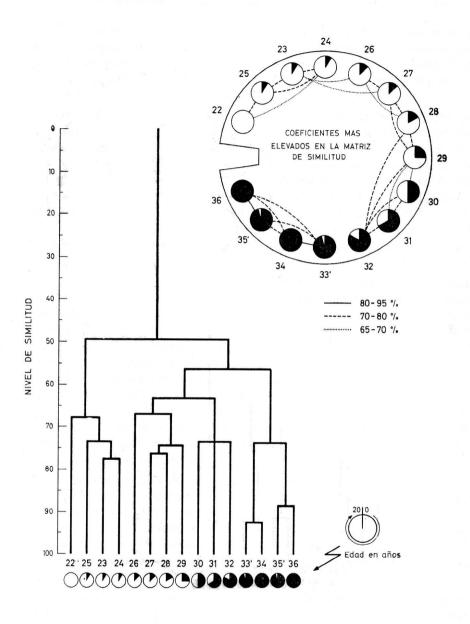


Fig. 2 Similitud entre las parcelas de la zona C.

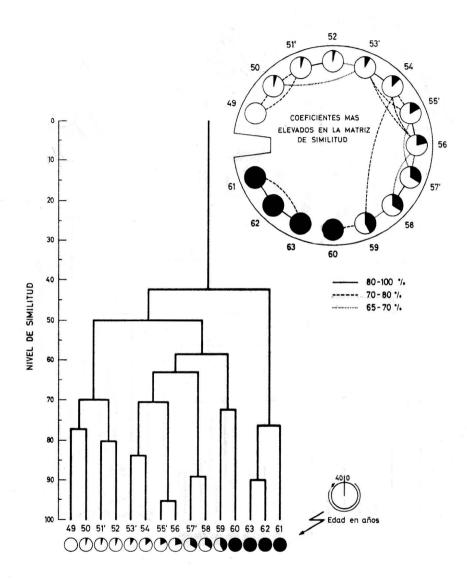


Fig. 3 Similitud entre las parcelas de la zona E.

También en la zona C (Fig. 2) los resultados posibilitan ordenar todas las parcelas por sus años de abandono, excepción hecha de las muestras que integran los pares 33' - 34 y 35' - 36, que proviniendo de un asentamiento idéntico, y contando con su edad avanzada, presentan, como es lógico, los máximos niveles de similitud entre ellas.

Hacia el nivel del 55% se encuentran dos grupos constituidos por las parcelas de cero y un año el primero, y por todas las demás el segundo. Aproximadamente sobre el 65%, este segundo grupo está escindido en otros tres, con límites intermedios en los cinco y diecisiete años. De ellos, el que manifiesta unas características diferenciales sobresalientes es el formado por 33', 34, 35' y 36, que ha sido definido como el de mayor pobreza. La rotura de continuidad entre 32 y 33' es evidente en la matriz de similitud original, si bien la debilidad de las uniones de las cuatro parcelas más jóvenes con las restantes hace que estas últimas no queden incorporadas al dendrograma hasta el final.

En la figura 3 se presenta el dendrograma de la zona E. Al contrario que en los anteriores la unión a un nivel más bajo corresponde a las parcelas más antiguas, pero no a todas, sino a las que están más alejadas sobre el terreno respecto al conjunto total analizado. Por ello, esta diferencia dice poco del carácter verdadero de la sucesión, aunque las profundas transformaciones por el ganado que se reflejan en la muestra 61 puedan condicionar su exclusión, arrastrando a su vez por proximidad geográfica a 62 y 63. Como valor indicativo se pueden extraer de la matriz original las similitudes de 61, 62 y 63 con 60, que son en el orden citado 39,1%, 49,2% y 52,8%, y con 59, que arrojan el resultado de 42,3%, 51,1% y 54,6%. A pesar del aumento de los índices, los valores para 62 y 63 no son excesivamente altos, por lo que probablemente ambas causas participan en cierta medida.

Hacia una afinidad del 55% aparecen, junto con este grupo, otros dos, que comprenden respectivamente las parcelas hasta dos años inclusive y de dos años en adelante, pudiéndose ordenar según sus edades.

Otra faceta a destacar se relaciona con las muestras repetidas, apreciándose en las que no sobrepasan los cinco años desde el abandono (51' - 52 y 53' - 54) un descenso considerable de la afinidad respecto a las más antiguas (55' - 56 y 57' - 58).

En resumen, y siempre bajo el imperativo de las diferencias estructurales de edad entre los conjuntos de parcelas de cada zona, se puede generalizar sobre la facilidad de ordenación que se sigue al contrastar este procedimiento de clasificación con una escala de tiempo y sobre la fidelidad de los resultados ofrecidos por el dendrograma con los coeficientes más elevados en la matriz de afinidad original. También en general, y adoptando la escala de

un año en la apreciación de las variaciones, se observa que las similitudes más altas tienden a presentarse hacia las edades más avanzadas, siendo inferiores en las intermedias y sobre todo al principio de la sucesión, con lo que se indica un relevo atenuado a medida que ésta transcurre. Con todo, las peculiaridades recogidas en algunos muestreos, basadas en una acción ganadera intensa, la pobreza del terreno, o la entrada local de arbustros, pueden proporcionar en las fases finales márgenes considerables de disimilitud.

3. LA DIVERSIDAD DURANTE LA SUCESION

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. Así, a resultados afirmativos sobre el aumento de la diversidad (por lo menos hasta una edad avanzada) a partir de cultivos abandonados (Nicholson y Monk, 1974), se unen aquellos que demuestran disminuciones ocasionales en determinadas épocas (Bazzaz, 1975), pero permaneciendo casi siempre un sentido progresivo de conjunto en los índices empleados, que, por otra parte, sólo parece no encontrar respuesta en situaciones particulares (Shafy y Yarranton, 1973; sucesión post-fuego).

Sin embargo, en medios intervenidos (Fig. 4) se configuran gráficas claramente opuestas a esta tendencia. La diversidad, medida como H' de Shannon-Weaver (por no juzgar sobre el tipo de distribución, por su relativa independencia con el tamaño de la muestra, y por intervenir poco las especies menos abundantes, que son las más suceptibles a los errores en el muestreo), se incrementa hasta los dos-tres años, declina en los cuatro-cinco, y vuelve a aumentar de nuevo hasta los once años aproximadamente, iniciándose a partir de aquí un descenso constante.

Los valores, comparando edades similares para cada serie, no son idénticos. Existe un entrelazamiento de los planos espacial y temporal, dejándose etrever que la estructura de una comunidad depende sólo en parte de un proceso intrínseco. La diversidad, como resultado de la topografía y otras influencias tales como la presión de los herbívoros (Drury y Nisbet, 1973), oscila dentro de una edad determinada, y dichas oscilaciones alcanzarán már-

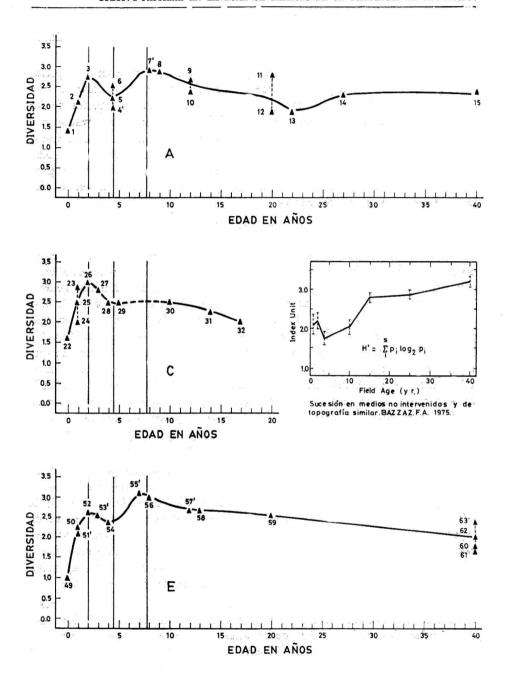


Fig. 4 Evolución de la diversidad en las zonas A, C y E.

genes más dilatados donde las posibilidades de diferenciación se multipliquen.

La disminución de la diversidad a partir de los once-doce años responde a un proceso sucesional y temporalmente aditivo de pastoreo (Itow, 1963), que culmina con la acomodación y diferenciación del nicho espacial de las especies. Esto no se contrapone a los posibles incrementos motivados por el pastoreo moderado (Harper, 1969), ni a la subordinación a una trama de caminos que puedan conducir a distintas comunidades consideradas como más o menos estables a modificaciones, inevitablemente temporales pero no con una trayectoria sucesional directa, producto de los cambios en los factores extrínsecos determinantes.

Otro aspecto de interés lo constituye la caída de los índices hacia los cuatro-cinco años. La representación conjunta en la figura 4 de las tres zonas con los datos aportados por Bazzaz (1975), que corresponden a medios no intervenidos y de topografía similar, resulta adecuada para establecer comparaciones. Se destacan así tanto las diferencias en la tendencia general (incremento en medios no intervenidos) como las indicadas por las oscilaciones, opuestas a lo comentado, que en el trabajo de Bazzaz se hacen más pequeñas superados los diez años (topografía similar, no intervención). No obstante, las preferencias por este autor se deben a la aparente igualdad que supone el descenso de la diversidad iniciado a los tres años y que culmina a los cuatro, ensanchando las bases de complejidad del proceso al atribuirla «...a la fuerte dominancia de Andropogon virginicus, que como es conocido produce sustancias químicas inhibidoras de las especies asociadas».

En la temática del presente trabajo, la situación es diferente. Se descarta el que las especies dominantes en estas edades respondan a propiedades de este tipo, que de ser ciertas, habrían de estar respaldadas por un período más o menos largo de supervivencia (tal como los cuatro-diez años que da Bazzaz). Aquí, la recuperación, en las zonas donde se produce (A y E; la falta de edades clave en C impide concluir nada al respecto, si bien es de esperar, con el relevo de las dominantes, al menos una pequeña subida) es casi inmediata, y no cabe duda de que un estado tan transitorio está ligado a la capacidad de crecimiento de la especie como tal, es decir, a la capacidad para la colonización intensiva dentro de unas determinadas condiciones.

A partir del cultivo la diversidad aumenta hasta los dos años y se mantiene aún relativamente alta a los tres, porque al decrecimiento de las especies ligadas al cereal con densidades altas se une la entrada de otras de excasa importancia cuantitativa. Sin embargo, a los cuatro años, la densidad de *Taeniatherum caput-medusae* (L.) Nevski, muy posiblemente en marcada dualidad con el estado del terreno, llega a destacar sobre las demás, produ-

ciéndose la bajada de los índices. Esta ventaja se ve desbordada con rapidez en los dos o tres años siguientes; al igualarse las posibilidades se producen los máximos de los siete a doce años, a partir de los cuales la selección por el ganado vuelve a facilitar situaciones de dominancia. Las conclusiones de Tramer (1975), aunque limitadas en la práctica a los cuatro primeros años, no difieren en esencia de este comentario sobre las motivaciones de la sucesión interpretada como un continuum.

4. Especies dominantes

Una de las características más sobresalientes en el curso de la sucesión es la presencia de determinadas especies que llegan a dominar sobre las demás en intervalos más o menos estrictos, y son precisamente estas especies las que en gran parte permiten definir una serie de comunidades discretas en unas coordenadas de espacio y tiempo. Sin embargo, cuando las coordenadas se reducen sólo al eje temporal, se producen algunas alteraciones que impiden la coincidencia completa.

Teniendo en cuenta las tres especies más abundantes de cada parcela, el número de presencias de cada una de ellas en el conjunto de muestras comprendidas entre ciertos años se traduce en un tanto por ciento que mide la certidumbre de dominancia. Los resultados que alcanzan o superan el nivel del 20% son los siguientes (denominaciones según «Flora Europaea»):

0 años: 100% Lolium rigidum

67% Molineriella laevis

50% Anthemis arvensis

33% Vulpia myuros

1 año: 100% Lolium rigidum

50% Molineriella laevis - Vulpia myuros

38% Spergularia purpurea 25% Anthemis arvensis

2 - 3 años: 67% Lolium rigidum - Anthemis arvensis

33% Taeniatherum caput-medusae - Trifolium arvense

4 - 5 años: 86% Taeniatherum caput-medusae

71% Trifolium glomeratum

29% Trifolium striatum - Logfia minima

6 - 8 años: 71% Trifolium striatum 57% Trifolium glomeratum - Vulpia bromoides 29% Vulpia myuros - Taeniatherum caput-medusae 67% Trifolium striatum - Vulpia bromoides 9 - 11 años: 33% Vulpia myuros - Trifolium arvense 90% Vulpia bromoides 12 - 17 años: 70% Trifolium striatum 20% Vulpia mvuros - Trifolium glomeratum - Agrostis castellana - Taeniatherum caput-medusae 18 - 20 años: 50% Trifolium striatum 40% Agrostis castellana - Vulpia bromoides - Tuberaria guttata 30% Anthoxanthum aristatum 20% Trifolium glomeratum-Trifolium micranthum Más de 20: 78% Agrostis castellana - Poa bulbosa 44% Trifolium striatum 33% Anthoxanthum aristatum 22% Vulpia bromoides - Tuberaria guttata

Entre las gramíneas destaca Lolium rigidum Gaudin en el cultivo y dos primeros años. La formación de un grupo con las parcelas de dos y tres años lleva a la aparición conjunta de esta especie con Taeniatherum caput-medusae (L.) Nevski, pero la presencia de la última comienza a ser notable sólo hacia los tres años, se hace preponderante a los cuatro o cinco y a partir de aquí decae con rapidez, conservando sin embargo proporciones altas en determinadas situaciones topográficas o de fuerte oligotrofia. Vulpia myuros (L.) C. G. Gmelin se encuentra, a veces con densidades elevadas, hacia los diecisiete años, siendo no obstante sus valores muy variables. Menos variabilidad parece tener Vulpia bromoides (L.) S. F. Gray, que en general tiende a ser dominante respecto a la anterior en intervalos más cercanos al extremo final de la sucesión, alcanzando el máximo entre los once y diecisiete años. Agrostis castellana Boiss. et Reut., Poa bulbosa L. y Anthoxanthum aristatum Boiss. adquieren un gran desequilibrio hacia las situaciones finales.

De las leguminosas cobran singular interés *Trifolium glomeratum* L. y *Trifolium striatum* L., de las que la primera precede en el tiempo a la segunda por su importancia dentro de la secuencia. Sobrepasados los seis años, las situaciones de dominio corresponden a *T. striatum*.

Entre las demás especies, las más relevantes son Anthemis arvensis L.

en el inicio y *Tuberaria guttata* (L.) Fourr. hacia el final, ligada esta última a la pobreza de la mayoría de los pastizales incluidos en el análisis.

Otra faceta a considerar son las agrupaciones que pueden establecerse según la dominancia por especies anuales, bienales o perennes. Contando con el subjetivismo que encierran las clasificaciones de este tipo, se aprecia un decrecimiento del número de anuales a medida que la sucesión progresa. El comentario sólo es posible a grandes rasgos, y de aquí que se refiera a intervalos temporales amplios (0 - 5 años, 6 - 17 años y más de 17 años).

Como es lógico, dada la poca variabilidad de las bienales, las perennes aumentan con la edad, siendo aún más claras las tendencias que se producen teniendo en cuenta el número de individuos.

5. Curvas de dominancia-diversidad

En la primera parte de este trabajo, se han visto al tratar de las regularidades observadas en los colectivos naturales los cuatro casos principales que pueden encontrarse en su estudio. La representación gráfica del logaritmo del número de individuos frente a la secuencia de especies ordenadas de más a menos representadas, va a traducirse en un conjunto de curvas de diferente configuración según se trate de una serie geométrica o logarítmica, o bien los datos sean asimilables a una distribución lognormal o de MacArthur.

Dichas curvas llamadas de dominancia-diversidad, tienen un notable interés, tanto en lo que se refiere al estudio de variaciones espaciales (gradientes) como temporales (sucesión), al reflejar sus diferentes formas cambios en la estructura de la comunidad que pueden referirse a una o pocas variables dominantes. Los ejemplos son numerosos y han sido analizados ampliamente por Whittaker (1965, 1967, 1969, 1970, 1972) y Whittaker y Niering (1975).

No obstante, se debe plantear el problema de una manera amplia, ya que la gama que ofrece la Naturaleza puede ser ilimitada, y pretender el ajuste de las curvas a unos modelos matemáticos definidos es, posiblemente, una consideración demasiado simplista.

El hecho de que las series logarítmicas obtenidas en las muestras correspondan a una realidad de las comunidades naturales ha sido puesto repetidamente en duda. La captura de colectivos por medio de trampas luminosas supone que no han sido tomados de una sola comunidad, con interacción entre las especies, y las posibilidades en los resultados son muy variadas,

dependiendo muchas veces de la extensión de la muestra. En estos casos, y en aquellos en que se estudia una sola comunidad, las curvas de las series logarítmicas parecen ser el resultado de colectivos alterados o incompletos, y se encuentran comprendidas en las distribuciones lognormales, considerando los valores de importancia superiores, a partir de cierto nivel (Whittaker, 1972).

Un modo de interpretación de las curvas de dominancia-diversidad se presenta cuando se compara un buen número de diferentes muestras animales (Whittaker, 1969); resulta entonces que las curvas van de las correspondientes a la distribución de MacArthur a las series geométricas, pasando por distribuciones lognormales, por lo que se puede catalogar a estas últimas como un caso intermedio entre dos situaciones opuestas. La hipótesis de MacArthur aparece así como el caso límite de mínima dominancia o máxima equitabilidad —actuación de procesos reguladores— (Lloyd y Ghelardi, 1964), mientras que las series geométricas son el límite en los casos en que la fuerte competencia ha originado una dominancia acentuada.

Ya se han comentado las circunstancias que rigen la asimilación de un colectivo con un modelo de MacArthur, admitiendo que su presencia no había sido detectada en el estudio de taxocenosis vegetales. Por lo tanto, en las muestras extraidas de las mismas se observarán distribuciones que van entre geométrica y lognormal, aproximándose más a la primera en condiciones desfavorables y a la segunda en las favorables (Margalef, 1974); también es posible encontrar geométricas en ambientes favorables, de alta diversidad, cuando se analiza separadamente cada estrato o forma de vida (Whittaker y Woodwell, 1969; Reiners et al., 1970; Whittaker, 1972).

La interpretación de las curvas de dominancia-diversidad plantea el problema de las distintas hipótesis que pueden sugerirse para una forma dada (Cohen, 1968; Whittaker, 1969, 1972). 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 medida de la diversidad, y las diferencias entre las situaciones vistas, 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».

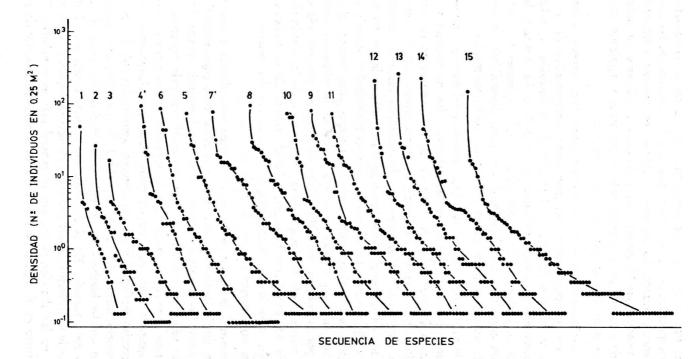


Fig. 5 Curvas de dominancia - diversidad (Zona A)

En las figuras 5, 6 y 7 se representan las curvas de dominacia-diversidad, correspondientes, en el orden citado, a las parcelas de las zonas A, C y E. Para su trazado, las especies se colocan en abscisas a intervalos regulares, mientras que el número de individuos se dispone en ordenadas, comenzando siempre por la especie más representada y siguiendo un orden descendente hasta aquellas de densidades menores.

Cada una de estas zonas reune algunas excepciones respecto a las otras dos, pero en conjunto abarcan un muestrario representativo de los resultados que se ofrecen durante el desarrollo de la sucesión secundaria en medios intervenidos. Conviene destacar que, como se ha indicado, la gran mayoría de las curvas quedan comprendidas entre los límites que van de la distribución geométrica a la lognormal, con claro desequilibrio en favor de la primera, aunque también son numerosos los casos intermedios.

En general, se observa que la sobredominancia del cultivo y primer año de abandono se reduce a los dos años, aumenta a los cuatro-cinco y vuelve a disminuir a los siete-ocho. A partir de aquí el incremento es constante hasta el final de la sucesión y coincide, de forma inversa, con los valores de diversidad obtenidos. Sin embargo, en determinados casos la secuencia se altera, siendo los principales exponentes la parcela 23, en la que las mejores condiciones del terreno al iniciarse la sucesión propician la entrada de numerosas especies con abundancias comparativamente altas durante el primer año, y la 36, dado que a pesar de su edad avanzada la sobredominancia está impedida por la pobreza del suelo y falta de pastoreo, circunstancia que se señala en menor grado también para la 34. En vista de las similitudes respectivas de 33' y 35' con 34 y 36, y habida cuenta de su independencia relativa con la serie más homogénea constituida por las restantes, se ha optado por no representarlas en la figura 6.

En cuanto a la forma de las curvas, queda subordinada a que tratándose de un medio intervenido son de esperar situaciones convergentes donde
el efecto antrópico o antropozoógeno tiene una incidencia mayor. Se mantiene como válido el supuesto de que los ambientes más rigurosos condicionan curvas geométricas en las que la seriación de las especies está más
o menos ajustada según sus características adaptativas dominantes. No obstante, es preciso distinguir si las imposiciones ambientales son de tipo físicoquímico principalmente, (aireación, capacidad de retención, etc.) como ocurre con las «malas hierbas» de un cultivo, o biótico, que sería el caso de
un campo muy pastado. En el primero, sus mismas condiciones imposibilitan ya desde un principio el asentamiento de muchas especies, y las normas
de rigidez en las abundantes son por lo general más pronunciadas. El proceso es inverso en el segundo caso, ya que el número de especies de posible

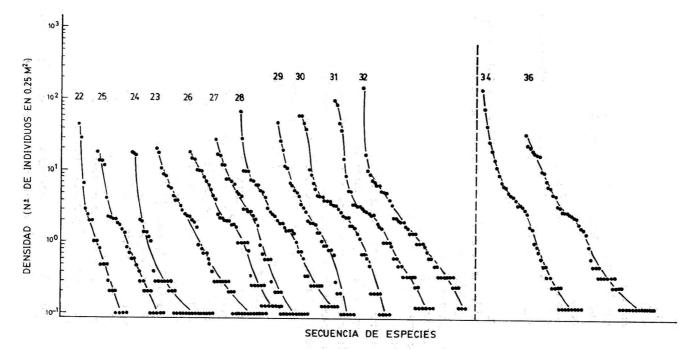


Fig. 6 Curvas de dominancia - diversidad (Zona C)

asentamiento es elevado, pero las densidades altas son ajustadas por el pastoreo, en un sentido abstracto posterior a la colonización, aunque en realidad ambos fenómenos se desarrollan al mismo tiempo.

Ahora bien, aunque la rigidez sea norma durante todo el proceso, es posible distinguir los intervalos en que se atenúa algo. La interpretación se enfrenta por una parte con la dificultad de que los límites de variación son angostos, y por otra, con la que supone el que los dos extremos marcados en el párrafo anterior están reducidos al cultivo y primer año, el inicial, y a las comunidades fuertemente pastoreadas, el final, resultando un número de gamas intermedias comparativamente aumentado.

Partiendo de que las condiciones de relajamiento respecto a ambos extremos deberán adoptar caracteres opuestos a los mismos, dos son los puntos diferenciales de partida: la ausencia de sobredominancia, y la reducción de la verticalidad (pendiente de las curvas). Esta segunda condición, que se conjuga con el comportamiento de H', requiere que se incorporen a la parte media y superior de las curvas proporciones crecientes de especies, o dicho de otra forma, la reducción de la pendiente en la mitad superior de las mismas.

Por lo tanto, la mayor laxitud dentro de los ejemplos propuestos corresponde tanto a las curvas sigmoides de pendiente moderada, que no cumplen la primera condición pero sí la segunda (luego sus representantes más claros aparecerán sobre los diez-doce años, con el inicio de la dominancia), como a las geométricas de pendiente atenuada y ausencia de dominantes destacadas. Si a estas últimas se unen pequeños zigzagueos tendentes a crear acúmulos de alta densidad, la diversidad se hace máxima (parcelas 26, 36, 55' y 56).

Se puede en consecuencia delimitar el campo de las curvas en los siguientes términos: predominio de las curvas geométricas hasta aproximadamente los diez-doce años, y de las sigmoideas o levemente sigmoideas a partir de aquí. En la primera fase, pendiente y dominancia se acentúan en el cultivo, año inicial de la sucesión y sobre los cuatro-cinco años, coincidiendo con la caída de la diversidad, y están atenuadas en las restantes edades. En la segunda fase, a menos antigüedad, la dominancia (y el efecto del pastoreo) es menor, y más claras las inflexiones (pendiente más pequeña de la mitad superior); según se progresa en edad el dominio se incrementa y las curvas no pasan de insinuar un carácter sigmoideo muy ligero. Como es lógico, las reducciones en el pastoreo o su ausencia hacen que se conserven aspectos más juveniles.

Algo más particular resulta el análisis individual de las distintas zonas. Así, la zona A (Fig. 5), por lo común fuertemente intervenida, conserva un

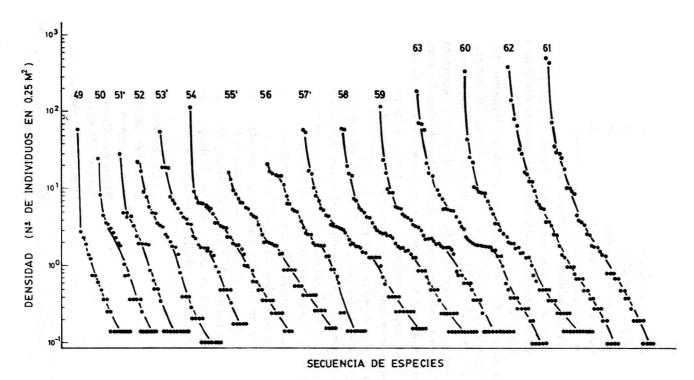


Fig. 7 Curvas de dominancia-diversidad (Zona E)

esquema constante de rigidez en casi todas sus parcelas, pero son apreciables las diferentes formas y su secuencia, excepto en lo que se refiere a las curvas sigmoideas patentes. Las diversidades más altas, entre los siete y doce años, son las de 7', 8 y 11 (no dominancia, especies en el tramo superior), pasándose de aquí a las curvas levemente sigmoideas y de pendiente fuerte de 12 y 13. Las parcelas 14 y 15 responden a la influencia de medios particulares. De ellas, 14 es producto tanto de la acción intensa del ganado (sobredominancia) como de la pobreza del terreno unida a enclaves de arbustos; el último factor supone un relajamiento del primero, por lo que la diversidad es algo superior a lo que podría esperarse y la curva se configura de manera diferente a 12 y 13.

En la zona C (Fig. 6) el pastoreo es menos intensivo. La severidad inicial se resuelve a los dos y tres años con curvas fluctuantes, sin dominancia y de elevada diversidad. Superado este lapsus inicial, y cuando empiezan a destacar algunas especies, las curvas pasan a sigmoideas (parcela 30), más atenuadas al aumentar la edad, constituyéndose la muestra 31 en el paso intermedio a la 32. En esta última, la estructuración de la comunidad mediante la utilización continuada la hace similar a las parcelas 12 y 13 de la zona anterior, y también como en ella, los casos de mayor pobreza (36) conservan muchas especies en el tramo central.

El desarrollo de las curvas en la zona E (Fig. 7) es igualmente claro, y tal vez proporcione como conjunto el ensayo práctico más ajustado a los modelos teóricos. La distribución geométrica es patente al principio, salvo en el exceso de dominancia por parte de algunas especies, y la diversidad aumenta aumenta tanto en 52 (dos años) como en 55' y 56 (siete y ocho años). Hacia los doce años (parcela 57') comienza una tendencia sigmoidea que puede continuar hasta las condiciones más pobres (y de pastoreo por ganado menos selectivo) de los cuarentas años (63), o permanecer, aunque muy atenuada, a pesar de la fuerte utilización, debido a una cierta irregularidad del terreno (60) o, en fin, quedar eliminada casi por completo (61 y 62). Se coincide así con similares aproximaciones en las dos zonas anteriores.

ANGEL PUERTO MARTIN
MERCEDES RICO RODRIGUEZ
JOSE ANTONIO GARCIA RODRIGUEZ
RAIMUNDO RODRIGUEZ GONZALEZ
BALBINO GARCIA CRIADO
Departamento de Ecología de la Universidad de Salamanca y Centro de
Edafología y Biología Aplicada
(CSIC) de Salamanca

BIBLIOGRAFIA

- Auclair, A. N. and Goff, F. G. (1971): 'Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area', Amer. Nat., 105: 499-528.
- Bazzaz, F. A. (1975): 'Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois', Ecology, 56: 485-88.
- Cohen, J. E. (1968): 'Alternate derivations of a species-abundance relation', Amer. Nat., 102: 165-72.
- Dagnelie, P. (1960): 'Contribution a l'etude des communautés végétales par l'analyse factorielle', Bull. Serp. Carte Phytogéogr., ser. B, 5: 7-71 y 93-195.

 Drury, W. H. and Nisbet, I. T. C. (1973): 'Succession', J. Arnold Arboret., 54: 331-69.
- Harper, J. L. (1969): 'The role of predation in vegetational diversity', Brookhaven Symp. Biol., 22: 178-96.
- Itow, S. (1963): 'Grassland vegetation in uplands of western Honshu, Japan. II. Succession and grazing indicators', Japan J. Bot., 18: 133-67.
- Jaccard, P. (1902): 'Lois de distribution florale dans la zone alpine', Bull. Soc. Vaudoise
- Sci. Nat., 38: 69-130. (1908): 'Nouvelles recherches sur la distribution florale', Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat., 44: 223-70.
- Loucks, O. L. (1970): 'Evolution of diversity, efficiency, and community stability', Amer. Zool., 10: 17-25.
- Lloyd, M. and Ghelardi, R. J. (1964): 'A table for calculating the «equitability» component of species diversity', J. Anim. Ecol., 33: 217-25.
- 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', Amer. Nat., 101: 173-87.
- Nicholson, S. A. y Monk, C. D. (1974): 'Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont', Ecology, 55: 1075-85.
- Odum, E. P. (1969): 'The strategy of ecosystem development', Science, 164: 262-70.
- Pielou, E. C. (1969): An introduction to mathematical ecology (J. Wiley, New York).
- Reiners, W. A., Worley, I. A. and Lawrence, D. B. (1970): 'Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska', Ecology, 52: 55-69.
- Shafy, M. I. and Yarranton, G. A. (1973): 'Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession', Ecology, 54: 897-903.
- Sneath, P. H. A. and Sokal, R. R. (1973): Numerical taxonomy (Freeman, San Francisco). Sokal, R. R. and Michener, C. D. (1958): 'A statistical method for evaluating systematic relationships', Univ. Kansas Sci. Bull., 38: 1409-38.
- Sorensen, T. (1948): 'A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons', Biol. Skr., 5: 1-34.

- Tagawa, H. (1964): 'A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan. I. Dynamics of vegetation', Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. E (Biol.), 3: 165-228.
- Tramer, E. J. (1975): 'The regulation of plant species diversity on and early successional old-field', *Ecology*, 56: 905-15.
- Whittaker, R. H. (1965): 'Dominance and diversity in land plant communities', Science, 147: 250-60. -(1967): 'Gradient analysis of vegetation', *Biol. Rev.*, 42: 207-64.
- -(1969): 'Evolution of diversity in plant communities', Brookhaven Symp. Biol., 22: 178-96.
- -(1970): Communities and ecosystems (MacMillan, London).
- (1972): 'Evolution and measurement of species diversity', Taxon, 21 (2/3): 213-51. Whittaker, R. H. and Niering, W. A. (1975): 'Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient',
- Ecology, 56: 771-90. Whittaker, R. H. and Woodwell, G. M. (1969): 'Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York', J. Ecol., 57: 155-74.

 Williams, W. T. and Dale, M. B. (1965): 'Fundamental problems in numerical taxonomy', Advance Bot. Res., 2: 35-68.

 Williams, W. T., Lambert, J. M. and Lance, G. N. (1966): 'Multivariate methods in
- plant ecology. V. Similarity analyses and information-analysis', J. Ecol., 54: 427-45.