

Estructura básica generada por el arbolado en pastos semiáridos (ecosistemas de dehesa)

M. RICO ¹ y A. PUERTO ²

RESUMEN

Se estudia la incidencia del arbolado sobre la distribución espacial de las especies de pastizal semiárido. Los aspectos estructurales básicos que se consideran son: número de especies, especies exclusivas y especies dominantes.

Las comparaciones se establecen entre localizaciones discontinuas: bajo la copa, proyección del borde de la copa sobre el suelo y espacios abiertos; en los tres casos se tienen en cuenta las orientaciones N y S.

El reducido número de especies bajo la copa contrasta con el mucho más elevado del borde. Sin embargo, en este último casi no se presentan especies exclusivas ni dominantes, ya que, por su situación intermedia, las características ecológicas más contrastadas corresponden a la localización de influencia más directa y a los espacios abiertos. Por otra parte, la semejanza entre las localizaciones bajo la copa y la exposición N del borde, y entre los espacios abiertos y la exposición S del borde, da lugar a resultados diferentes según se considere o no la orientación.

Palabras clave: Efecto del arbolado; dehesa; riqueza florística; exclusividad; dominancia.

Autores: ¹ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (C.S.I.C.). Cordel de Merinas. 37008 Salamanca (España); ² Area de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca. 37008 Salamanca (España).

INTRODUCCIÓN

Las formaciones adhesionadas constituyen un escenario ideal para los estudios estructurales. Hay que contar con la enorme riqueza florística de los pastos mediterráneos (NAVEH, WHITTAKER, 1979), pero la razón fundamental quizá sea la distribución peculiar del arbolado, que permite considerar unos enclaves altamente influenciados por su presencia y otros donde sus múltiples efectos (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ *et al.*, 1969) o no existen o se dejan notar de forma débil e indirecta.

La comparación entre ambos tipos de enclaves es a la vez sencilla y atractiva, dado que a la mínima variabilidad ambiental deseable para cada parcela se le puede oponer el contraste entre parcelas distintas, siempre con la seguridad de que las especies que aparecen en un enclave dado son consecuencia de un dilatado ajuste temporal y, por tanto, están reflejando de forma auténtica la influencia de los árboles.

Dentro de los estudios estructurales de las comunidades, se intentará poner de manifiesto el efecto del arbolado en función de tres parámetros sencillos: riqueza florística, especies exclusivas en localizaciones concretas y especies que demuestran tener capacidad para la dominancia, por lo menos bajo unos condicionantes ambientales determinados.

MATERIAL Y MÉTODOS

El muestreo se ha realizado en 24 comunidades de pasto adhesionado, situadas en la provincia de Salamanca; dichas comunidades difieren tanto en su trofismo como respecto al dosel arbóreo, que puede ser de *Quercus rotundifolia*, *Q. pyrenaica* o *Q. lusitanica*. Si bien las condiciones edáficas son variables, cabe distinguir diferencias locales y de carácter general. Las diferencias locales están originadas por el relieve suavemente ondulado, que permite apreciar un gradiente de fertilidad siguiendo los sectores topográficos de erosión (8 parcelas), transporte (10 parcelas) y depósito (6 parcelas). Arrastre de materiales, lavado de nutrientes y disponibilidad de agua son los principales factores a tener en cuenta, unido a que la pendiente más acusada se presenta en el sector de transporte (6-12 %), es algo inferior en el de erosión (5-10 %) y disminuye mucho en las partes bajas (1-4 %). También es de interés la orientación de las laderas. No obstante, la componente Atlántica de la mayoría de las precipitaciones, y el intento

de establecer diferencias entre las exposiciones N y S de los árboles, ha llevado a simplificar el planteamiento, en el que se consideran únicamente laderas orientadas al W (menor interferencia de la geomorfología sobre la caída del agua de lluvia y orientaciones N y S en la misma curva de nivel); con todo, conviene advertir que nunca se ha buscado una interpretación estricta, admitiéndose ligeros sesgos hacia el NW y el SW. En cuanto a las diferencias de ámbito más general, tienen un origen litológico; la mayor oligotrofia tiende a relacionarse con *Q. pyrenaica*, dado su asentamiento preferente en cambisoles dístricos sobre granitos con escaso grado de meteorización, uniéndose a la textura gruesa del suelo deficiencias de materia orgánica y de los nutrientes principales (nitrógeno, fósforo, calcio y potasio).

En cada parcela se han elegido cinco árboles aislados de la misma especie (porte medio; no podados ni olivados), estableciéndose las localizaciones (o enclaves): bajo la coja (bajo), en la proyección del borde de la copa sobre el suelo (borde) y en los espacios abiertos (fuera), teniendo en cuenta en todas ellas la orientación N y S. Cada enclave concreto de una orientación fue muestreado mediante una unidad elemental cuadrada de 0,5 m de lado, anotándose la cobertura de las especies presentes (denominaciones según «Flora Europaea»; TUTIN *et al.*, 1964-80). A efectos prácticos, los conjuntos de cinco árboles constituyen una única entidad.

Dado que los resultados se estructuran en tres subapartados, coincidentes con los parámetros especificados en el objetivo del trabajo, resulta aconsejable efectuar las pequeñas puntualizaciones metodológicas que requiere cada uno de ellos a medida que sea preciso.

RESULTADOS

Riqueza o número de especies

Considerando por separado cada orientación, se aprecia una gran variabilidad de la riqueza, oscilando el número de especies entre 20 y 67, si bien los valores más comunes están comprendidos entre 30 y 60, para una superficie de muestreo de 1,25 m² (cinco unidades elementales de 0,25 m²). Si se prescinde de la orientación y se tienen en cuenta únicamente las localizaciones, el mínimo es de 29 y el máximo de 80, con la mayoría de los valores entre 40 y 70, siendo en este caso la superficie de 2,5 m² (diez unidades elementales). En los totales de cada parcela la menor riqueza es de 62 y la mayor de 111, habiéndose muestreado 7,5 m² (treinta unidades elementales).

Comparando para las distintas parcelas la riqueza de cada localización, se obtiene que la mayoría (71%) presenta el menor número de especies bajo la copa y el mayor en la proyección del borde de la misma sobre el suelo. En el 29 % restante, la riqueza más baja corresponde a los espacios abiertos (nunca al enclave borde), si bien el mayor número de especies puede presentarse bajo la copa (8 % de los casos). Si de las parcelas individuales se pasa a los valores medios, la tendencia de que la mayor riqueza corresponda al borde y la menor a la localización bajo la copa se transforma en seguridad, coincidiendo con MARAÑÓN (1986). No obstante, las cifras aportadas por este autor: 16,5, 31,9 y 27,4 especies en 4 m² a partir del tronco, quedan muy por debajo de las obtenidas por nosotros (48,3, 59,2 y 53,7 especies en 2,5 m²), posiblemente por las disparidades de planteamiento.

En cuanto al nivel de significación de las diferencias, en la Tabla 1 se recoge el análisis de la varianza, junto con la t de Student de las variables tomadas dos a dos. Se observa que, dentro de un conjunto siempre significativo, sobresale el contraste bajo-borde y quedan más atenuadas las diferencias bajo-fuera; estos dos últimos enclaves tienden a presentar una riqueza similar en condiciones de oligotrofia acusada.

Hasta aquí se ha tratado de la riqueza conjunta de cada enclave. En ella se camufla el efecto de la orientación, por lo que también conviene referirse a la riqueza obtenida calculando las medias según orientaciones. El resultado, a partir del tronco y para la totalidad de las parcelas, es de 37,0, 43,0 y 43,6 especies en 1,25 m². La Tabla 2 es la consecuencia obvia de estos valores, no siendo significativa la diferencia borde-fuera. Hay una fuerte incidencia de la orientación, que se pone de manifiesto en la comparación de las Tablas 1 y 2. Las orientaciones por separado no implican contraste entre el borde y los espacios abiertos (Tabla 2), pero sí cuando se consideran conjuntamente (Tabla 1), lo que permite constatar que existen notables diferencias entre las orientaciones N y S del borde.

Especies exclusivas

El número de especies exclusivas en cada localización de las distintas parcelas se indica en la Tabla 3. Además, dado que la localización borde N tiende a aparecer ligada con cierta asiduidad a la situada bajo la copa, y la borde S a la de los espacios abiertos, también se tienen en cuenta estos dos conjuntos por separado.

Tabla 1.—ANOVA Y t DE STUDENT PARA LA RIQUEZA CONJUNTA DE CADA LOCALIZACION

Table 1.—Anova and student's t tests for the joint richness of each location

	SC	gl	MC	F	P
Series	1.430,112	2	715,056	6,078	<0,01
Error	8.117,881	69	117,650		
BAJO-BORDE		t = gl =	5,312 23	P < 0,001	
BAJO-FUERA		t = gl =	2,084 23	P < 0,05	
BORDE-FUERA		t = gl =	2,887 23	P < 0,01	

Tabla 2.—ANOVA Y t DE STUDENT PARA LA RIQUEZA MEDIA DE LAS ORIENTACIONES DE CADA LOCALIZACION

Table 2.—Anova and student's t tests for the mean richness of the orientations of each location

	SC	gl	MC	F	P
Series	632,090	2	316,045	4,984	<0,01
Error	4.375,188	69	63,409		
BAJO-BORDE		t = gl =	4,351 23	P < 0,001	
BAJO-FUERA		t = gl =	2,952 23	P < 0,01	
BORDE-FUERA		t = gl =	0,446 23	P ns	

Aunque las especies exclusivas suponen un porcentaje considerable del total de las inventariadas, cabe preguntarse acerca de la fiabilidad de las diferencias. El análisis de la varianza entre localizaciones (Tabla 4) resulta altamente significativo, pero este hecho está condicionado en general por el bajo número de especies exclusivas del borde. Las localizaciones bajo y fuera no difieren entre sí. Tampoco son significativas las diferencias para los conjuntos bajo-borde

Tabla 3.—NUMERO DE ESPECIES EXCLUSIVAS EN LAS TRES LOCALIZACIONES Y EN LOS CONJUNTOS BAJO-BORDE N Y FUERA-BORDE S DE LAS DISTINTAS PARCELAS. ENTRE PARENTESIS SE INDICA EL NUMERO TOTAL DE ESPECIES

Table 3.—Number of exclusive species in the three locations and in below-N edge and outside-S edge of the different plots. Brackets indicate total number of species

Parcela	Bajo	Borde	Fuera	Bajo-Borde N	Fuera-Borde S
1 (82)	9	5	10	16	17
2 (98)	15	9	10	23	29
3 (111)	10	15	17	20	37
4 (102)	14	10	14	35	29
5 (83)	2	5	12	12	24
6 (101)	15	12	9	24	23
7 (81)	9	12	15	16	26
8 (66)	8	3	6	12	15
9 (93)	8	8	23	19	41
10 (86)	16	11	18	25	25
11 (84)	16	7	16	20	37
12 (74)	11	7	15	18	20
13 (88)	14	13	6	28	20
14 (90)	11	23	14	26	38
15 (94)	14	4	26	24	36
16 (82)	13	8	8	20	17
17 (62)	9	4	7	17	11
18 (84)	12	7	10	28	19
19 (63)	7	5	7	12	17
20 (86)	14	12	9	34	13
21 (73)	14	6	7	21	12
22 (79)	11	4	16	19	22
23 (95)	12	3	20	20	29
24 (109)	20	11	9	31	23
\bar{X} (86,08)	11,83	8,50	12,67	21,67	24,67
s (13,08)	3,76	4,64	5,48	6,41	8,78

Tabla 4.—ANOVA Y t DE STUDENT PARA LAS ESPECIES EXCLUSIVAS DE CADA LOCALIZACION

Table 4.—Anova and student's t tests for the exclusive species of each location

	SC	gl	MC	F	P
Series	233,333	2	116,667	5,322	<0,01
Error	1.512,667	69	21,923		
BAJO-BORDE		t =	3,188		P < 0,01
		gl =	23		
BAJO-FUERA		t =	0,615		P ns
		gl =	23		
BORDE-FUERA		t =	2,817		P < 0,01
		gl =	23		

N y fuera-borde S. La separación del borde en sus dos orientaciones, y la unión de cada una de ellas a enclaves con un número similar de especies exclusivas, es suficiente razón para que así ocurra.

Las especies exclusivas tienen importancia en un estudio de este tipo, pero están influenciadas, sobre todo las poco abundantes, por el azar ligado al muestreo y por las características de las parcelas. Por ello, tiene mayor interés limitarse a aquellas que aparecen reiteradamente en una localización determinada. Se puede considerar que, para cada localización, el número mínimo de presencias exclusivas que debe reunir una especie para entenderla como definidora de la misma es de cuatro (atendiendo a los grupos que podrían formarse de acuerdo con el trofismo de las distintas parcelas; el criterio es subjetivo, pero raramente el grupo minoritario estaría formado por más de cuatro parcelas). En el caso de los conjuntos bajo-borde N y fuera-borde S, el número mínimo de presencias exclusivas se ha fijado en seis (cuatro del enclave completo y dos de la orientación incluida). Este número no está condicionado por las parcelas muestreadas en los distintos sectores topográficos (a pesar de coincidir con el de menor representación, el de depósito); al superponerse factores territoriales de carácter más general, que modifican el grado de trofismo, la división por sectores no pasa de ser orientativa.

En las Tablas 5 y 6 se indican las especies con capacidad para la caracterización obtenidas de esta forma. Dado que, como se ha señalado, el criterio respecto al mínimo puede ser variable, cada especie va seguida por su número de presencias (sobre el máximo de 24). No obstante, algunas especies que repetidamente han demostrado ocupar una posición característica (como *Cynosurus echinatus*, bajo la copa) no aparecen, debido a su escasa presencia, en las parcelas inventariadas.

Por otra parte, la división por familias se establecen así:

	Gramíneas	Leguminosas	Compuestas	Otras
Bajo-Borde N	40,0 %	15,0 %	15,0 %	30,0 %
Fuera-Borde S	21,4 %	17,9 %	17,9 %	42,8 %

Hacia las áreas desarboladas disminuyen las gramíneas, aumentan ligeramente leguminosas y compuestas, y se incrementan de forma apreciable las restantes familias. A pesar del número restringido de especies que se tiene en cuenta (las exclusivas), los resultados son si-

Tabla 5.—ESPECIES QUE CARACTERIZAN LAS DISTINTAS LOCALIZACIONES. EL NUMERO INDICA LAS PRESENCIAS EN EXCLUSIVA SOBRE UN TOTAL DE 24

Table 5.—Species characterizing the different locations. The number indicates the presences in exclusive out of a total of 24

BAJO			
<i>Stellaria media</i>	11	<i>Dactylis glomerata</i>	7
<i>Ranunculus parviflorus</i>	9	<i>Lolium perenne</i>	7
<i>Bromus sterilis</i>	9	<i>Lamium amplexicaule</i>	6
<i>Hordeum murinum</i>	8	<i>Torilis nodosa</i>	5
<i>Vicia lathyroides</i>	8	<i>Trifolium repens</i>	5
<i>Bromus rigidus</i>	7	<i>Geranium molle</i>	4
<i>Taraxacum officinale</i>	7	<i>Poa trivialis</i>	4
BORDE			
<i>Parentucellia latifolia</i>	5	<i>Chamaemelum mixtum</i>	4
<i>Myosotis discolor</i>	5	<i>Saxifraga granulata</i>	4
FUERA			
<i>Juncus capitatus</i>	11	<i>Airopsis tenella</i>	6
<i>Mycopyrum tenellum</i>	8	<i>Jasione montana</i>	5
<i>Evax carpetana</i>	6	<i>Periballia involucrata</i>	5
<i>Trifolium arvense</i>	6	<i>Cytisus scoparius</i>	4
<i>Crassula tillaea</i>	6	<i>Trisetum macrochaetum</i>	4

milares a los de GULMON (1977) para la generalidad de las especies, si bien el descenso de las gramíneas y el aumento de las familias no concretadas es más neto.

Especies dominantes

El problema de evaluar la dominancia implica poner un límite a partir del cual una especie debe ser considerada como dominante. Como para la exclusividad, la apreciación es subjetiva, hecho que se acentúa cuando se siguen criterios de canalización del flujo energético (DAJOZ, 1974; MARGALEF, 1974). No obstante, tampoco faltan enfoques más prácticos que no tienen en cuenta el criterio señalado (LACOSTE, SALANON, 1973) o lo incluyen con cierta displicencia (DAGET, GODRON, 1982).

En el intento de dar cierta objetividad al umbral a proponer, nos basaremos en el método de WHITTAKER (1965), consistente en confrontar los valores de diversidad (se han calculado mediante el cono-

Tabla 6.—ESPECIES QUE CARACTERIZAN LOS CONJUNTOS BAJO-BORDE N Y FUERA-BORDE S. EL NUMERO INDICA LAS PRESENCIAS EN EXCLUSIVA SOBRE UN TOTAL DE 24

Table 6.—Species characterizing the below-N edge and outside-S edge. The number indicates the presences in exclusive out of a total of 24

BAJO-BORDE N

<i>Geranium molle</i>	16	<i>Bromus rigidus</i>	9
<i>Stellaria media</i>	15	<i>Trifolium subterraneum</i>	8
<i>Bellis perennis</i>	15	<i>Hordeum murinum</i>	8
<i>Trifolium repens</i>	14	<i>Festuca ovina</i>	8
<i>Taraxacum officinale</i>	12	<i>Dactylis glomerata</i>	8
<i>Torilis nodosa</i>	12	<i>Myosotis discolor</i>	7
<i>Ranunculus parviflorus</i>	11	<i>Cynosurus cristatus</i>	7
<i>Bromus sterilis</i>	11	<i>Lamium amplexicaule</i>	6
<i>Vicia lathyroides</i>	11	<i>Arrhenatherum elatius</i>	6
<i>Lolium perenne</i>	10	<i>Leontodon tuberosus</i>	6

FUERA-BORDE S

<i>Tolpis barbata</i>	15	<i>Trifolium bocconeii</i>	8
<i>Logfia minima</i>	14	<i>Mycropyrum tenellum</i>	8
<i>Juncus capitatus</i>	14	<i>Sanguisorba minor</i>	7
<i>Molineriella laevis</i>	14	<i>Eryngium tenue</i>	7
<i>Trifolium arvense</i>	13	<i>Ornithopus perpusillus</i>	7
<i>Evax carpetana</i>	11	<i>Ornithopus compressus</i>	7
<i>Vulpia ciliata</i>	11	<i>Herniaria hirsuta</i>	7
<i>Anthyllis lotooides</i>	11	<i>Teesdalia coronopifolia</i>	6
<i>Jasione montana</i>	10	<i>Spergula arvensis</i>	6
<i>Logfia gallica</i>	9	<i>Euphorbia exigua</i>	6
<i>Juncus bufonius</i>	9	<i>Aiopsis tenella</i>	6
<i>Crassula tillaea</i>	9	<i>Periballia involuocrata</i>	6
<i>Campanula lusitanica</i>	8	<i>Trisetum macrochaetum</i>	6
<i>Helianthemum aegyptiacum</i>	8	<i>Chamaemelum mixtum</i>	6

cido índice de Shannon-Weaver) con el tanto por ciento con que contribuyen todas las especies que se entiendan como dominantes a la cobertura total de la comunidad (localización, en este caso). Entre las muchas posibilidades contempladas se ha optado, en función de los coeficientes de correlación, por designar dominantes a aquellas especies que alcancen o superen el 10 % de cobertura en cualquier localización ($r = -0,71$; $P < 0,01$), incluyéndose también las que cumplan esta condición en una de sus dos orientaciones.

Los resultados obtenidos (Tabla 7) proporcionan una cifra total de 51 especies, pero tienen más interés las peculiaridades de las distintas localizaciones. Así, el número general de especies en cada una de ellas es muy similar (28 bajo la copa, 23 en el borde y 27 fuera). Algo muy distinto ocurre cuando se pasa a la exclusividad de cada especie en una localización determinada, ya que entonces bajo la copa

se encuentran 16 especies exclusivas, 4 en el borde y 12 fuera (Tabla 8). Las 19 especies restantes (no exclusivas de una sola localización) pueden ser de presencia generalizada, como ocurre con 8 de ellas; 4 se encuentran en las localizaciones bajo y borde y 7 en los enclaves borde y fuera (Tabla 9). Como era de esperar, no se producen superposiciones entre las localizaciones bajo y fuera.

Tabla 7.—NUMERO DE ESPECIES DOMINANTES EN EL TOTAL DE LAS PARCELAS

Table 7.—Number of dominant species in all the plots

N.º Especies	N.º Especies exclusivas	N.º Especies compartidas	N.º Especies exclusivas (más de una presencia)
Bajo 28	Bajo 16	Bajo-Borde-Fuera 8	Bajo 7
Borde 23	Borde 4	Bajo-Borde 4	Borde 0
Fuera 27	Fuera 12	Borde-Fuera 7	Fuera 2
Total 32		Total 19	
TOTAL DE ESPECIES			51

Tabla 8.—ESPECIES QUE SON A LA VEZ DOMINANTES Y EXCLUSIVAS EN UNA SOLA LOCALIZACION

Table 8.—Species that are both dominant and exclusive in a single location

BAJO

<i>Hordeum murinum</i> *	<i>Carduus tenuiflorus</i>
<i>Dactylis glomerata</i> *	<i>Trisetum flavescens</i>
<i>Bromus rigidus</i> *	<i>Torilis nodosa</i>
<i>Bromus sterilis</i> *	<i>Anthriscus caucalis</i>
<i>Trifolium subterraneum</i> *	<i>Stellaria media</i>
<i>Quercus pyrenaica</i> (matorral) *	<i>Bellis perennis</i>
<i>Carlina corymbosa</i> *	<i>Cynosurus echinatus</i>
<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Poa pratensis</i>

BORDE

<i>Galium verum</i>	<i>Hypochoeris glabra</i>
<i>Filipendula vulgaris</i>	<i>Thymus mastichina</i>

FUERA

<i>Lavandula stoechas</i> *	<i>Cytisus scoparius</i>
<i>Juncus squarrosus</i> *	<i>Trifolium pratense</i>
<i>Agrostis delicatula</i>	<i>Ornithopus perpusillus</i>
<i>Ctenopsis delicatula</i>	<i>Jasione montana</i>
<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Prunella laciniata</i>
<i>Molinieriella laevis</i>	<i>Daucus carota</i>

* Especies que aparecen en más de una parcela como dominantes y exclusivas.

Tabla 9.—ESPECIES DOMINANTES COMPARTIDAS POR DOS O TRES LOCALIZACIONES

Table 9.—Dominant species shared by two or three locations

BAJO-BORDE-FUERA

<i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>	<i>Quercus rotundifolia</i>
<i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Agrostis castellana</i>	<i>Cistus salviaefolius</i>
<i>Poa bulbosa</i>	<i>Trifolium striatum</i>

BAJO-BORDE

<i>Festuca rubra</i>	<i>Trifolium repens</i>
<i>Festuca ovina</i>	<i>Hypochoeris radicata</i>
<i>Bromus hordeaceus</i>	

BORDE-FUERA

<i>Trifolium dubium</i>	<i>Halimium viscosum</i>
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	<i>Tuberaria guttata</i>
<i>Holcus setiglumis</i>	<i>Leontodon taraxacoides</i>
<i>Cytisus multiflorus</i>	

Tabla 10.—MAXIMO (COBERTURA ABSOLUTA MAXIMA ALCANZADA EN LA LOCALIZACION QUE SE INDICA DE UNA PARCELA) DE LAS 51 ESPECIES DOMINANTES

Table 10.—Maximum potential (maximum absolute coverage reached in the indicated location of a plot) of the 51 dominant species

1 <i>Agrostis castellana</i>	44,5 Bajo	27 <i>Leontodon taraxacoides</i>	11,0 Fuera
2 <i>Trifolium repens</i>	38,5 Bajo	28 <i>Prunella laciniata</i>	11,0 Fuera
3 <i>Festuca rubra</i>	37,0 Bajo	29 <i>Trifolium subterraneum</i>	10,5 Bajo
4 <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>	35,0 Bajo	30 <i>Molineriella laevis</i>	10,5 Fuera
5 <i>Cistus salviaefolius</i>	27,5 Bajo	31 <i>Thymus mastichina</i>	10,5 Borde
6 <i>Lavandula stoechas</i>	26,5 Fuera	32 <i>Bellis perennis</i>	10,0 Bajo
7 <i>Cytisus multiflorus</i>	26,5 Fuera	33 <i>Carlina corymbosa</i>	10,0 Bajo
8 <i>Cynosurus cristatus</i>	25,0 Fuera	34 <i>Torilis nodosa</i>	10,0 Bajo
9 <i>Quercus rotundifolia</i>	23,5 Fuera	35 <i>Daucus carota</i>	9,5 Fuera
10 <i>Bromus sterilis</i>	22,0 Bajo	36 <i>Halimium viscosum</i>	9,5 Fuera
11 <i>Tuberaria guttata</i>	21,5 Fuera	37 <i>Hypochoeris radicata</i>	8,5 Bajo
12 <i>Poa bulbosa</i>	21,0 Bajo	38 <i>Alopecurus pratensis</i>	8,5 Fuera
13 <i>Plantago lanceolata</i>	19,0 Borde	39 <i>Ornithopus perpusillus</i>	8,5 Fuera
14 <i>Trifolium dubium</i>	18,5 Fuera	40 <i>Trisetum flavescens</i>	8,0 Bajo
15 <i>Anthriscus caucalis</i>	18,0 Bajo	41 <i>Cynosurus echinatus</i>	8,0 Bajo
16 <i>Bromus hordeaceus</i>	16,5 Bajo	42 <i>Cytisus scoparius</i>	8,0 Fuera
17 <i>Anthoxanthum aristatum</i>	16,0 Fuera	43 <i>Ctenopsis delicatula</i>	8,0 Fuera
18 <i>Bromus rigidus</i>	15,0 Bajo	44 <i>Stellaria media</i>	7,5 Bajo
19 <i>Poa pratensis</i>	15,0 Bajo	45 <i>Jasione montana</i>	7,5 Fuera
20 <i>Quercus pyrenaica</i>	15,0 Bajo	46 <i>Juncus squarrosus</i>	7,5 Fuera
21 <i>Dactylis glomerata</i>	14,5 Bajo	47 <i>Galium verum</i>	6,5 Borde
22 <i>Festuca ovina</i>	13,5 Bajo	48 <i>Trifolium pratense</i>	6,5 Fuera
23 <i>Holcus setiglumis</i>	13,5 Fuera	49 <i>Carduus tenuiflorus</i>	6,0 Bajo
24 <i>Hordeum murinum</i>	12,5 Bajo	50 <i>Filipendula vulgaris</i>	6,0 Borde
25 <i>Agrostis delicatula</i>	12,0 Fuera	51 <i>Hypochoeris glabra</i>	5,5 Borde
26 <i>Trifolium striatum</i>	12,0 Borde		

Por último, conviene señalar que las 51 especies dominantes pueden diferir mucho entre sí en cuanto a su potencial máximo. En la Tabla 10 se disponen secuencialmente según dicho potencial, indicando la localización donde se alcanza.

DISCUSIÓN

El número de especies, notablemente alto en relación con la superficie muestreada, es un aspecto común de los pastos mediterráneos (NAVEH, WHITTAKER, 1979; SHMIDA, 1981), que se manifiesta también en el predominio de las anuales, lo que ha dado lugar a varias hipótesis (RAVEN, 1973; WHITTAKER, 1977; PIGNATTI, 1978). En realidad, la teoría del equilibrio, con la segregación de nichos ecológicos (GRUBB, 1977), y la del no-equilibrio, producto de las frecuentes alteraciones ambientales (HUSTON, 1979), deben concurrir en mayor o menor medida (WALKER, PEET, 1983). ESCARRÉ *et al.* (1983) destacan el papel desempeñado por los factores históricos, bien a largo término (glaciaciones) o más recientes (acción antrópica, clima y suelos), y HARPER (1969) señala el aumento de riqueza de la vegetación motivado por los grandes herbívoros. Por su parte, MARAÑÓN (1986) sintetiza las distintas opiniones en la confluencia de cinco causas: la localización biogeográfica de tránsito, las fluctuaciones climáticas del Cuaternario, la complejidad del relieve, el dilatado período histórico de intervenciones humanas y el pastoreo.

Dentro de este marco general, se han indicado distintos motivos que pueden explicar la baja riqueza bajo los árboles (WHITTAKER, 1977; GRIME, 1979; PARKER, MULLER, 1982). Algunos no dejan de ser particulares, como los referentes a los efectos alelopáticos de la hoiarasca de determinadas especies arbóreas (GLIESSMAN, 1978; LOHDI, 1978). Otros posiblemente tienen un carácter más general. Así, la disminución de la radiación es una variable que parece limitar el número de especies (WHITTAKER, 1977), al tiempo que implica una cierta flexibilidad fenológica (MONTROYA, 1982), más fácil de alcanzar por las perennes. Las especies perennes también se verían favorecidas por la prolongación del período con suficiente agua edáfica (ANTA, 1986), en particular las gramíneas, dado el aumento de nitrógeno edáfico bajo la copa (ALONSO *et al.*, 1979).

No obstante, cuando el medio es moderadamente oligotrofo (sin llegar a grados extremos de pobreza), las áreas abiertas cuentan con un gran número de especies, superando a la localización del borde; posiblemente la oligotrofia generalizada de los suelos de la zona, la

prolongada intervención humana y lo extremado del clima, han llevado a que se acumule un amplio número de especies adaptadas a condiciones severas. El predominio de especies anuales, ya señalado, se basa en postulados afines (STEBBINS, 1981).

A la caracterización del borde por su elevada riqueza, se opone la falta de especies exclusivas. Hay que destacar que de las cuatro especies indicadas para el borde en la Tabla 5, dos desaparecen en la Tabla 6, mientras que sólo ocurre esto para una de la localización bajo y para otra de la fuera. Por el contrario, en la Tabla 6 llama la atención el incremento del número de especies en el conjunto fuera-borde S frente a la localización fuera de la Tabla 5 (280 %); hay que insistir de nuevo en el gran número de especies con capacidad para soportar condiciones de oligotrofia, muchas de las cuales se encuentran en la orientación S del borde (aunque no como exclusivas). Como es lógico, también aumentan las especies del conjunto bajo-borde N respecto al enclave bajo (143 %). El porcentaje es indicativo del efecto de los árboles, pero obviamente queda muy por debajo del obtenido en el caso anterior, reflejando el porqué de la dilución de la influencia del arbolado cuando se consideran separadamente las dos orientaciones.

De nuevo el borde, como zona de contacto, casi carece de especies que sean dominantes a la vez que exclusivas, ya que para ellas sigue siendo válida la tendencia (mencionada para las especies exclusivas) de que se presenten también bajo la copa o en los claros entre árboles. Además, de las 32 especies dominantes y exclusivas para una localización, muchas aparecen una sola vez, de manera que si se prescinde de las de presencia única quedan 7 bajo la copa, 0 en el borde y 2 fuera (Tablas 7 y 8). El efecto del arbolado se deja sentir claramente, propiciando unas condiciones peculiares que dan lugar a fenómenos estructurales de cierta complejidad, a pesar de que intenten evitarse partiendo de planteamientos sencillos.

CONCLUSIONES

Resulta evidente que el arbolado influye sobre un amplio complejo de factores ambientales, cuyo conjunto supone unas condiciones ecológicas de fuerte contraste, situación en la que de ordinario disminuye tanto la riqueza específica como la diversidad (es frecuente la dominancia acusada).

El borde de la copa constituye un área de contacto que condiciona la aparición de muchas especies, pero en realidad son muy pocas las

de presencia exclusiva. Es probable que el número elevado de especies sea consecuencia de la indefinición ambiental (en parte debida a su pequeña extensión) frente a los enclaves bajo y fuera, participando de muchas de las integrantes de estas situaciones, pero sin que pueda hablarse de elementos propios.

Asimismo, conviene destacar la falta de caracterización específica del borde en función de la capacidad de dominancia, que se agrava cuando se tienen en cuenta conjuntamente dominancia y exclusividad. La similitud entre la localización bajo la copa y el borde N, por una parte, y entre las áreas abiertas y el borde S, por otra, tiende a paliar en cierta medida este hecho, pero se trata de un artificio mediante el que se potencia la comparación de dos conjuntos muy diferentes. La ruptura de las tendencias generales cuando se consideran las orientaciones por separado prueba que dichos conjuntos suponen el reforzamiento de un efecto diferencial débil (orientaciones N y S del borde) con otro mucho más fuerte (localizaciones bajo y fuera), si bien la validez de las afinidades mencionadas y la importancia de la síntesis quedan fuera de toda duda.

Aceptado para su publicación, el 7-6-90

BIBLIOGRAFIA

- ALONSO, H.; PUERTO, A.; CUADRADO, S., 1979. Efecto del arbolado sobre el suelo en diversas comunidades de pastizal. *An. C.E.B.A. Salamanca*, 5, 263-277.
- ANTA, M. A., 1986. *Variaciones en el contenido de humedad edáfica motivadas por el efecto del arbolado*. Tesis de Licenciatura, Univ. Salamanca.
- DAGET, Ph., GODRON, M., 1982. *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris.
- DAJOZ, R., 1974. *Tratado de ecología*. Mundiprensa, Madrid.
- ESCARRE, J.; HOUSSARD, C.; DEBUSSCHE, M.; LEPART, J., 1983. Evolution 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, 221-239.
- GLIESSMAN, S. R., 1978. Allelopathy as a potencial mechanism of dominance in the humid tropics. *Tropical Ecology*, 19, 200-208.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F.; MOREY, M.; VELASCO, F., 1969. Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 67, 265-284.
- GRIME, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley and Sons, Chichester.

- GRUBB, P. J., 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52, 107-145.
- GULMON, S. L., 1977. A comparative study of the grassland of California and Chile. *Flora*, 166, 261-278.
- HARPER, J. L., 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 48-62.
- HUSTON, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.*, 113, 81-101.
- LACOSTE, A.; SALANON, R., 1973. *Biogeografía*. Oikos-Tau, Barcelona.
- LOHDI, M. A. K., 1978. Allelopathic effects of decaying litter of dominant trees and their associated soil in a lowland forest community. *Amer. J. Bot.*, 65, 340-344.
- MARAÑÓN, T., 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like «dehesa» of S.W. Spain. *Ecologia Mediterranea*, 12, 131-141.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- MONTOYA, J. M., 1982. Efectos del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan al nivel del sotobosque. *Anales del I.N.I.A. (Ser. Forestal)*, 5, 61-85.
- NAVEH, Z.; WHITTAKER, R. H., 1979. Structural and Floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio*, 41, 171-190.
- PARKER, V. T.; MULLER, R., 1982. Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *Amer. Midl. Nat.*, 107, 69-81.
- PIGNATTI, S., 1978. Evolutionary trends in mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, 37, 175-185.
- RAVEN, P. H., 1973. The evolution of mediterranean floras. In: *Mediterranean type ecosystems: origin and function*. F. di Castri and H. F. Mooney (Eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- SHMIDA, A., 1981. Mediterranean vegetation in California and Israel: similarities and differences. *Israel J. Bot.*, 30, 105-123.
- STEBBINS, G. L., 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 68, 75-86.
- TUTIN, T. et al. (Eds.), 1964-80. *Flora Europaea*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WALKER, J., PEET, R. K., 1983. Composition and species diversity of pine-wiregrass savannas of the green swamp, North Carolina. *Vegetatio*, 55, 163-179.
- WHITTAKER, R. H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260.
- WHITTAKER, R. H., 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.*, 10, 1-67.

SUMMARY

BASIC STRUCTURE GENERATED BY THE TREE CANOPY IN SEMIARID GRASSLANDS (DEHESA SYSTEMS)

A study was made of the effect on spatial distribution of species from semiarid grasslands. The basic structural aspects considered were: number of species, exclusive species, and dominant species.

Comparisons were made among the sites: under crown, canopy edge, and open grassland; in all three cases the N-S orientation was taken into account.

The reduced number of species below the crown contrasts with the much higher number found at the canopy edge. However, in the latter case there were almost no exclusive or dominant species present since, owing to its intermediate position, the most contrasted ecological characteristics correspond to the location receiving the most direct influence of the tree canopy and to the open spaces. Additionally, the similarity between the locations under the crown and the N exposure of the edge, and between the open spaces and S exposure of the edge leads to different results, according to whether orientation is considered or not.

Key words: Canopy effect; floristic richness; exclusivity; dominance.