

## FITOMASA SUBTERRÁNEA Y AÉREA EN PASTOS DE DEHESA

A. Puerto Martín

Área de Ecología. Facultad de Biología.  
Universidad de Salamanca.  
37071 Salamanca (Spain)

### RESUMEN

*Se estudian las variaciones espaciales que experimentan la biomasa radical, la fitomasa aérea y la relación entre partes subterráneas y aéreas (R/A) en comunidades de pastos (sistemas de dehesa). Estas variaciones están determinadas por dos gradientes superpuestos: topográfico e influenciado por el arbolado.*

*La mayor biomasa, tanto subterránea como aérea, y el menor cociente R/A, suelen presentarse en los lugares más fértiles (sector de depósito de la ladera), lo que contradice algunas experiencias realizadas en cultivos o en laboratorio. Cuando se trata de agrupaciones naturales o seminaturales de especies herbáceas en medios severos, las respuestas adaptativas de cada especie parecen predominar sobre cualquier tipo de respuesta generalizada.*

**Palabras clave:** Fitomasa; pastos; ladera; influencia del arbolado; Salamanca (España).

### INTRODUCCIÓN

En las formaciones de dehesa, la influencia del arbolado se superpone a los flujos de materiales y energía canalizados por el relieve. De esta forma, el sistema de ladera, que puede ser reconocido en su estado ideal como un elemento de vectorialidad (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, 1981), queda alterado por las estructuras leñosas. Dicha alteración, que incorpora un buen número de agentes causales (MONTROYA, 1982), tiene su reflejo más evidente en la composición y estructura de los estratos inferiores (MARañÓN, 1986; PUERTO *et al.*, 1988).

Pero la explotaciones extensivas, por su propio carácter, incluyen aspectos que podríamos denominar más utilitarios, relacionados con este entramado que se ha simplificado en laderas con influencia del arbolado. En concreto, la fitomasa aérea se ha cuantificado en numerosas ocasiones, demostrándose su dependencia, hasta cierto punto obvia, con la posición topográfica (LUIS, 1976; RICO, 1981); menos abundantes son los trabajos que tienen en cuenta el efecto de los árboles sobre la misma (PUERTO *et al*, 1987), a pesar de que doseles arbóreos de 10-15% son comunes en muchas dehesas, y todavía es más precaria la situación respecto al conocimiento de la fitomasa subterránea (BARRERA, 1984).

La carencia de datos nos hace plantear este estudio, ya presentado como comunicación en las III Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre (PUERTO, 1991). En él, se intenta ofrecer una panorámica, puntual pero precisa, de las relaciones entre fitomasa subterránea y aérea, complementando las hidroseries de los hábitats abiertos con las modificaciones que introduce la presencia de árboles.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo se ha desarrollado en una ladera del C-W español (provincia de Salamanca), en la que se delimitaron los sectores con exportación, transporte y depósito para conseguir el mayor contraste posible. La tipología general de los suelos corresponde a cambisoles dístricos desarrollados sobre granito (GARCÍA RODRÍGUEZ, 1987), y el bioclima se incluye en el supramediterráneo seco (RIVAS MARTÍNEZ, 1987). Suelos y clima condicionan el carácter xérico de la vegetación, apareciendo la encina carrasca (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) como especie leñosa dominante.

Dado que la distinción de sectores por su posición topográfica es muy relativa, siendo muchas veces casi imposible establecer comparaciones con otras laderas, se llevó a cabo la caracterización edáfica de los mismos. No obstante, con el objetivo de proporcionar una base sencilla para el establecimiento de tipificaciones edáficas globales, sólo se analizaron las variables que en ocasiones precedentes (RODRÍGUEZ GONZÁLEZ, 1986; PUERTO *et al*, 1990) habían demostrado ser claramente distintivas para la generalidad de los casos. Dichas variables son la composición granulométrica (método de la pipeta; DAY, 1965), el nitrógeno total (macro-Kjeldahl; BREMNER, MULVANEY, 1982) y la materia orgánica (método de Walkley-Black para el carbono; NELSON, SOMMERS, 1982).

En cada sector, y con referencia a uno de los árboles presentes, se han tomado muestras de fitomasa aérea y subterránea en las localizaciones: bajo la copa (a un metro aproximadamente del tronco), proyección del borde de la copa sobre el suelo, y fuera de la influencia directa de los árboles (más de dos veces su altura), con orientaciones N y S en todos los casos. Conviene señalar que las muestras de suelo, aunque unitarias para cada localización y orientación, se recogieron a partir de cinco encinas por sector (ver PUERTO, RICO, 1989), para conseguir que fueran mínimas las distorsiones debidas al azar.

Para la fitomasa aérea se aplicó el método de la cosecha en cuadrados de 0.25 m de lado, y para la subterránea la extracción de cilindros de suelo (8.5 cm de diámetro y 30 cm de longitud). El seguimiento se ha realizado de enero a julio, y si bien en principio se tomaron dos muestras por mes y tres profundidades por cilindro (cada 10 cm), la heterogeneidad de los datos, ya puesta de manifiesto en otras ocasiones (SINGH *et al*, 1984; BARRERA, GÓMEZ, 1985-86), nos llevó a la consideración global por meses y cilindros unitarios.

A este problema se añade el de la separación de las raíces en el laboratorio (BOEHM, 1979; CALDWELL, VIRGINIA, 1989). El procedimiento seguido, basado en la agitación, disgregación manual y sucesivos filtrados (BARRERA, 1984; AKRIMI *et al*, 1989), depende mucho en su fiabilidad del tiempo invertido, sobre todo por lo que se refiere a la recuperación de las raíces más finas. Otro inconveniente está motivado por la necesidad de eliminar los restos orgánicos, lo que se complica por lo subjetiva que suele resultar la distinción entre raíces vivas y muertas; si bien puede (y debe) mantenerse un criterio constante, los valores absolutos obtenidos no dejan de ser criticables, aunque sean admisibles en términos comparativos. Por último, debemos tener en cuenta que, por mucho que se extreme la limpieza, siempre habrá contaminación edáfica; en este sentido, las pruebas de calcinación de alguna muestra indican errores inferiores al 10%.

## RESULTADOS

En la figura 1 se representan las ordenaciones obtenidas mediante el análisis en componentes principales (ACP) para la fitomasa radical, la aérea y el cociente R/A (peso seco, en todos los casos). Dentro de las dos fuentes de variación consideradas (ladera e influencia del arbolado), estas ordenaciones difieren sensiblemente. Así, para la biomasa radical, sobre el primer eje se separan las localizaciones más pobres (F y BS del sector de exportación; (ver



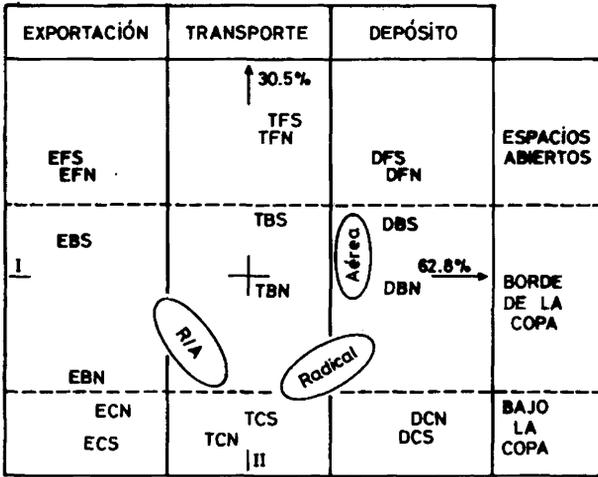


Fig. 2. ACP para el conjunto de variables. Los enclaves se identifican de la misma forma que en la figura 1. Se incluyen las zonas de proyección de la fitomasa radical, aérea y cociente R/A (representación "biplot").

Fig. 2. PCA for the set of variables. For identification of the enclaves the same nomenclature appearing in figure 1 is followed. The figure includes the zones of projection of root and aerial phytomass and the root/shoot ratio ("biplot" representation).

En cuanto al cociente entre fitomasa subterránea y aérea, sobre el primer eje se diferencian principalmente los sectores, y sobre el segundo las localizaciones. En el plano se originan dos gradientes transversales, pero mucho menos equilibrados que para la biomasa radical.

Al aplicar el ACP al conjunto de variables (Fig. 2), se obtiene una ordenación completamente acorde con el planteamiento: seriación de los sectores sobre el eje I y de las localizaciones sobre el II. La representación "biplot" indica que la ordenación sobre el eje I obedece ante todo a la fitomasa aérea y, en segundo lugar, al cociente R/A. Sobre el eje II influye particularmente la biomasa radical y, de forma también bastante importante, la relación mencionada entre partes subterráneas y aéreas.

Las variables edáficas (Tabla 1), por su carácter puntual (toma de muestras en junio), se han correlacionado con los máximos de fitomasa subterránea y aérea, y con los mínimos del cociente R/A, que suelen coincidir hacia este mes. No obstante, dado que no siempre ocurre así (sobre todo para la biomasa radical), las correlaciones también se han realizado con los valores medios de todo el período de muestreo.

Para el conjunto de sectores, las correlaciones de arena, limo, arcilla y nitrógeno son redundantes, por lo que en la Tabla 2 se indican únicamente las del nitrógeno, que presenta los coeficientes absolutos más altos. Materia orgánica y cociente C/N son peculiares, en cuanto que la primera sólo resulta significativa con la fitomasa subterránea, y la segunda con la relación R/A. En la misma Tabla, la separación por sectores proporciona unos resultados muy distintos, que serán discutidos posteriormente.

TABLA 1  
Variables edáficas de los distintos sectores, localizaciones y orientaciones

*Soil variables of the different sectors, locations and orientations*

	Arena	Limo	Arcilla	M. O.	N	C/N
	%	%	%	%	%	%
<b>Exportación</b>						
Tronco N	58.5	20.0	14.5	5.02	0.19	15.1
Tronco S	58.6	19.8	15.6	4.84	0.19	14.6
Borde N	62.5	18.8	13.7	3.40	0.14	13.7
Borde S	65.4	17.1	13.5	2.76	0.12	12.8
Fuera N	68.8	15.5	11.6	2.12	0.11	11.1
Fuera S	66.6	17.2	12.2	2.07	0.10	11.5
<b>Transporte</b>						
Tronco N	55.2	20.2	16.6	6.04	0.25	14.0
Tronco S	55.7	20.7	16.6	5.91	0.24	13.9
Borde N	60.9	16.8	16.3	4.15	0.19	12.6
Borde S	61.7	17.4	15.9	3.13	0.18	10.4
Fuera N	66.3	15.6	14.0	2.96	0.17	10.1
Fuera S	65.5	15.9	14.5	2.82	0.16	9.8
<b>Depósito</b>						
Tronco N	39.4	32.7	19.8	6.32	0.29	12.8
Tronco S	38.9	32.7	20.5	6.07	0.27	13.0
Borde N	46.7	29.5	17.9	4.23	0.22	11.4
Borde S	58.3	20.0	16.7	3.27	0.20	9.4
Fuera N	59.9	18.6	16.5	3.15	0.19	9.7
Fuera S	61.8	18.8	14.4	3.22	0.18	10.2

TABLA 2

**Correlaciones entre las variables edáficas y algunas valoraciones de la fitomasa.  
Se prescinde de arena, limo y arcilla por su redundancia (en términos  
absolutos para la arena) con el nitrógeno**

*Correlations among the soil variables and some evaluations  
of phytomass. Sand, silt and clay are not shown in view of their redundance (in absolute  
terms for the sand) with nitrogen*

	Radical Máxima	Radical Media	Aérea Máxima	Aérea Media	R/A Mínima	R/A Media
<b>Conjunto de sectores</b>						
Nitrógeno	0.947**	0.953**	0.752**	0.760**	-0.459*	-0.480*
Materia orgánica	0.867**	0.928**	0.322 <sup>ns</sup>	0.327 <sup>ns</sup>	0.269 <sup>ns</sup>	0.378 <sup>ns</sup>
C/N	0.331 <sup>ns</sup>	0.455 <sup>ns</sup>	-0.403 <sup>ns</sup>	-0.406 <sup>ns</sup>	0.803**	0.865**
<b>Sectores individuales</b>						
N Exportación	0.925**	0.940**	0.930**	0.968**	0.857*	0.914**
N Transporte	0.989**	0.997**	-0.773*	-0.842*	0.951**	0.985**
N Depósito	0.982**	0.990**	0.774*	0.919**	0.956**	0.977**
M.O. Exportación	0.894**	0.923**	0.912**	0.950**	0.827*	0.875**
M.O. Transporte	0.962**	0.979**	-0.709 <sup>ns</sup>	-0.801*	0.914**	0.965**
M.O. Depósito	0.969**	0.991**	0.767*	0.916**	0.965**	0.950**
C/N Exportación	0.967**	0.950**	0.898**	0.962**	0.912**	0.973**
C/N Transporte	0.973**	0.984**	-0.898**	-0.930**	0.974**	0.979**
C/N Depósito	0.898**	0.945**	0.813*	0.860*	0.936**	0.937**

\*\* P<0.01; \* P<0.05; <sup>ns</sup> No significativo

A esta disparidad entre la fitomasa y las variables edáficas, según se trate del conjunto de sectores o de los sectores aislados, se añade, en lo referente a la fitomasa, que no todas las localizaciones y orientaciones muestran, dentro de cada sector, diferencias estadísticas significativas (P<0.05). Dichas diferencias, que son claras para la totalidad de las localizaciones (Tabla 3), quedan reducidas en las comparaciones a posteriori a las que se recogen en la figura 3. En concreto, las orientaciones N y S de las localizaciones situadas bajo la copa y en los espacios abiertos nunca presentan diferencias significativas. Las de la localiza-

ción del borde pueden presentarlas, no presentarlas, quedar unida la orientación N a la localización bajo copa, la S a los espacios abiertos, o bien ambas a dichos espacios sin árboles. Por sectores, el menor número de diferencias significativas aparece para el de depósito (lo que también suele suceder con datos de composición florística; PUERTO *et al*, 1988), y por variables para la relación R/A.

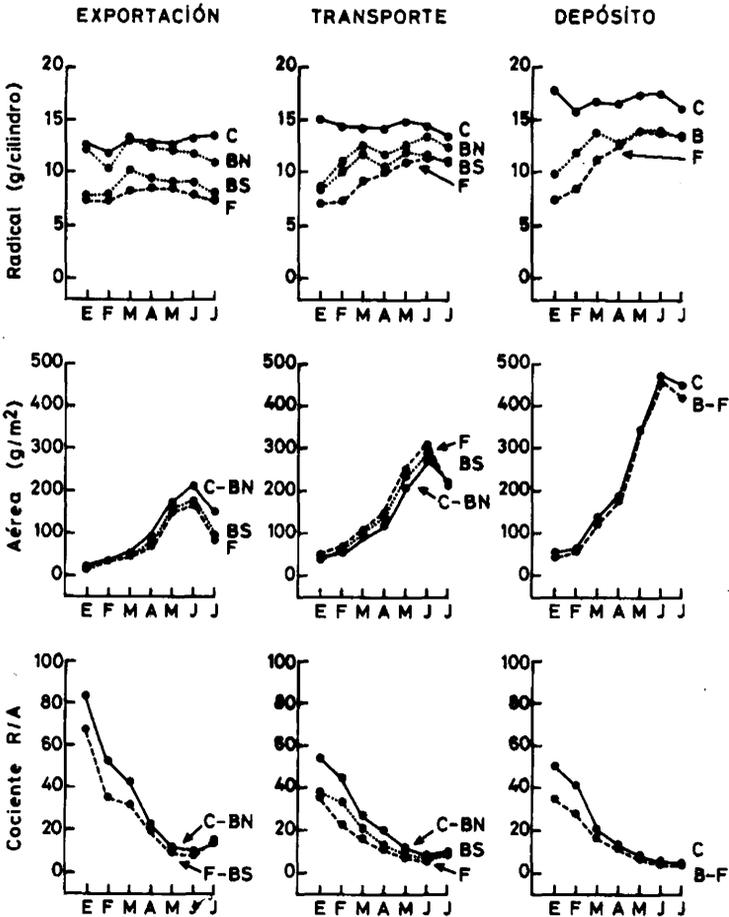


Fig. 3. Evolución de la fitomasa radical, aérea y cociente R/A en los distintos sectores durante el período de muestreo. Para las localizaciones y orientaciones se sigue la misma nomenclatura que en la figura 1. Únicamente se indican las secuencias que presentan diferencias significativas, respecto a las restantes, dentro de un sector dado.

Fig. 3. Development of root and aerial phytomass and the root/shoot ratio in the different sectors during the sampling period. The same nomenclature appearing in figure 1 is used to identify the locations and orientations. Only the sequences displaying significant differences are shown, with respect to the rest, within a given sector.

TABLA 3  
ANOVA (bloques aleatorizados; se omite el valor de F para los bloques)  
entre las distintas localizaciones de cada sector

*ANOVA (randomized blocks; the F value is omitted for the blocks) among  
the different locations of each sector*

	FITOMASA SUBTERRÁNEA	FITOMASA AÉREA	R/A
Exportación	F = 45.593***	F = 5.331**	F = 4.177**
Transporte	F = 27.589***	F = 4.455**	F = 5.913**
Depósito	F = 19.791***	F = 4.088**	F = 2.613*

\*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05

TABLA 4  
ANOVA (bloques aleatorizados; se omite el valor de F para los bloques) entre  
los distintos sectores, teniendo en cuenta cada localización y orientación independientemente

*ANOVA (randomized blocks; the F value is omitted for the blocks) among  
the different sectors, taking into account each location and orientation independently*

	FITOMASA SUBTERRÁNEA	FITOMASA AÉREA	R/A
Tronco N	F = 60.109***	F = 11.766**	F = 7.801**
Tronco S	F = 73.356***	F = 10.451**	F = 13.865***
Borde N	F = 3.911*	F = 9.366**	F = 5.240*
Borde S	F = 41.511***	F = 9.876**	F = 6.136*
Fuera N	F = 17.814***	F = 11.341**	F = 9.288**
Fuera S	F = 13.314***	F = 8.892**	F = 8.543**

\*\*\* P<0.001; \*\* P<0.01; \* P<0.05

Si la comparación se efectúa entre sectores, las distintas localizaciones y orientaciones presentan en todos los casos diferencias significativas (Tabla 4), que suelen mantenerse en los contrastes a posteriori. De hecho, así ocurre siempre para la fitomasa aérea, y sólo aparecen dos excepciones, que afectan a la orientación N del borde (en las transiciones exportación-transporte y transporte-depósito) para la biomasa radical y el cociente R/A. De esta forma, la posición en la ladera parece predominar sobre el efecto del arbolado, lo que coincide con

la ordenación obtenida mediante el ACP (Fig. 2). En cuanto al comportamiento del borde, es de nuevo la localización que se presta a más disparidades, y concuerda con otras conclusiones de tipo florístico y estructural (PUERTO *et al.*, 1987; RICO, PUERTO, 1988-89).

## DISCUSIÓN

Si bien, en general, las fuertes variaciones que experimenta la fitomasa aérea condicionan los resultados (SIMANTON, JORDAN, 1986), la interpretación detallada no es fácil. Esto se debe a que existen grandes diferencias entre especies, que de forma resumida se pueden expresar como monocotiledóneas frente a dicotiledóneas y anuales frente a perennes. Dado que la influencia de los árboles suele conducir al predominio de las monocotiledóneas perennes (Tabla 5), las características taxonómicas se superponen a las ambientales. El contraste con la mayoría de los trabajos sobre el tema tratado, referidos a especies concretas, es evidente.

Dentro de estas limitaciones, cabe admitir que las monocotiledóneas son más constantes en la constitución de sus biomásas radicales, y que las perennes presentan mayor biomasa subterránea, lo que daría lugar a relaciones R/A superiores a las de las anuales (TROUGHTON, 1960; KLEPPER, 1991). Estos aspectos, acordes con los resultados obtenidos, conviene matizarlos en función de los factores del medio.

Así, se cuenta con pruebas parciales de que la iluminación intensa eleva el cociente R/A (BROUWER, DEWIT, 1969; BARRACLOUGH, 1984). En el gradiente de influencia del arbolado sólo existen indicios de que ocurra esto, por la convergencia gradual que experimentan las localizaciones situadas fuera de la influencia de los árboles, con las demás, en los meses de mayor radiación. El condicionante principal, en el sector de exportación, parece ser la menor tasa de aumento de la fitomasa aérea, si bien, para los otros dos sectores, es patente un notable incremento de la fitomasa subterránea, quizá potenciado por las diferencias específicas. El hecho de que este incremento no se produzca en el sector de exportación, posiblemente va ligado al acusado estrés hídrico (PUERTO, RICO, 1989). El desarrollo de las raíces como respuesta a la sequía, suele suponer más una elongación que un aumento en peso (CLARKSON, WARNER, 1979; HUCK *et al.*, 1983), quedando además limitado a los enclaves edáficos que cuenten con cierta reserva de agua (HOOGENBOOM *et al.*, 1987). En otras palabras, un nivel considerable de radiación sólo será efectivo con disponibilidades hídricas adecuadas (LEDIG *et al.*, 1970). En el mismo sentido, las condiciones de fuerte estrés motivadas por la carencia de agua en el mes de julio, darían lugar al aumento de la relación R/A (BANABA, OHKUBO, 1981) en los sectores de exportación y transporte, pero debido sobre todo a la reducción de la fitomasa aérea.

TABLA 5

**Especies dominantes en los distintos sectores. Se indican sólo las de las localizaciones situadas bajo la copa y en los espacios abiertos, ya que en el borde se encuentran representantes de ambos hábitats. El orden responde, aproximadamente, a la abundancia**

*Dominant species in the different sectors. Only those of the locations situated under the crown and in the open spaces are indicated since representatives of both habitats are found at the edge. Grasses are listed in approximate order of abundance*

	BAJO LA COPA	ESPACIOS ABIERTOS
<i>Exportación</i>	<p><i>Agrostis castellana</i>  <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Bromus hordeaceus</i>  <i>Hordeum murinum</i>  <i>Plantago lanceolata</i>  <i>Dactylis glomerata</i>  <i>Cynosurus echinatus</i>  <i>Stellaria media</i>  <i>Trifolium repens</i>  <i>Torilis nodosa</i></p>	<p><i>Tuberaria guttata</i>  <i>Chamaemelum mixtum</i>  <i>Erodium botrys</i>  <i>Ornithopus perpusillus</i>  <i>Tolpis barbata</i>  <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Trifolium arvense</i>  <i>Aira caryophyllea</i>  <i>Trifolium glomeratum</i>  <i>Molineriella laevis</i>  <i>Anthoxanthum aristatum</i>  <i>Jasione montana</i>  <i>Anthyllis lotoides</i></p>
<i>Transporte</i>	<p><i>Festuca rubra</i>  <i>Agrostis castellana</i>  <i>Dactylis glomerata</i>  <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Plantago lanceolata</i>  <i>Trifolium repens</i>  <i>Hordeum murinum</i>  <i>Bromus hordeaceus</i>  <i>Bellis perennis</i>  <i>Cynosurus echinatus</i></p>	<p><i>Agrostis castellana</i>  <i>Anthoxanthum aristatum</i>  <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Trifolium glomeratum</i>  <i>Trifolium striatum</i>  <i>Leontodon taraxacoides</i>  <i>Plantago lanceolata</i>  <i>Ornithopus perpusillus</i>  <i>Hypochoeris glabra</i>  <i>Trifolium campestre</i>  <i>Parentucellia latifolia</i>  <i>Spergula arvensis</i>  <i>Convolvulus arvensis</i></p>
<i>Depósito</i>	<p><i>Festuca rubra</i>  <i>Poa pratensis</i>  <i>Agrostis castellana</i>  <i>Lolium perenne</i>  <i>Plantago lanceolata</i>  <i>Trifolium repens</i>  <i>Vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Bellis perennis</i>  <i>Taraxacum officinale</i>  <i>Geranium molle</i></p>	<p><i>Festuca rubra</i>  <i>Agrostis castellana</i>  <i>vulpia (myuros + bromoides)</i>  <i>Carex divisa</i>  <i>Cynosurus cristatus</i>  <i>Trifolium dubium</i>  <i>Holcus lanatus</i>  <i>Plantago lanceolata</i>  <i>Hypochoeris radicata</i>  <i>Trifolium repens</i>  <i>Convolvulus arvensis</i>  <i>Trifolium pratense</i>  <i>Briza minor</i></p>

Otro aspecto de interés es el papel que desempeñan algunos nutrientes, y más concretamente el nitrógeno, en este sistema de relaciones espaciales. Al tratar de las correlaciones recogidas en la Tabla 2, ya se pusieron de manifiesto las disparidades que surgían cuando se consideraba el conjunto de sectores o los sectores individuales. Dichas disparidades parecen basarse: a) En la contraposición entre los valores de materia orgánica y fitomasa aérea en el sector de transporte; para los de nitrógeno ocurre algo similar, pero no es patente en la apreciación conjunta al ser más pequeñas las fluctuaciones. b) En la relativa compensación de los términos del cociente C/N, que hace que en la correlación general se estén comparando valores similares con fitomasas subterráneas y aéreas muy distintas; sólo se alcanzan niveles significativos cuando estas fitomasas se hacen también relativas, o bien cuando se tienen en cuenta los sectores por separado.

Como se aprecia, atendiendo al gradiente topográfico (Tabla 2; conjunto de sectores), las concentraciones altas de nitrógeno harían descender la relación R/A, lo que parece ser la tendencia más ampliamente aceptada (BROUWER, DEWIT, 1969; GULMON, TURNER, 1978). Pero mientras que dicho gradiente se presta hasta cierto punto a las comparaciones (constancia taxonómica, al menos a nivel de familia, particularmente bajo la copa), no ocurre así cuando dentro de cada sector se confrontan las distintas localizaciones. En este caso, las relaciones R/A menores se presentan con los contenidos, también más bajos, de nitrógeno (Tabla 2; sectores individuales), sin que pueda precisarse el grado en que la tendencia más común queda compensada por las diferencias específicas (HUNT *et al*, 1987). Dentro de un tema tan controvertido, se añade que, si la concentración de nitrógeno es en general baja, pequeñas elevaciones podrían estimular el crecimiento de las raíces (ENNIK, HOFMAN, 1983), lo que produciría un aumento de la biomasa radical (y de R/A) bajo la copa. También cabe señalar que, incluso en algún caso en que se ha empleado fertilización nitrogenada, la relación R/A se incrementa notablemente con ella, sobre todo cuando se trata de gramíneas (HOLECHEK, 1982).

## CONCLUSIONES

El predominio sobre el conjunto de variables de la fitomasa aérea, sometida a fuertes y rápidas variaciones, es evidente. No obstante, un aspecto circunstancial, como es la presencia de espacios abiertos más productivos en el

sector de transporte, pone de manifiesto que las relaciones pueden ser más complejas de lo esperado. En este sentido, el efecto del arbolado sólo es abordable a grandes rasgos, y las variables edáficas presentan aspectos contradictorios según se establezca una consideración conjunta o por sectores.

Se añade que muchas apreciaciones acerca del cociente R/A proceden de experiencias de laboratorio o de cultivos, donde se trabaja con una o pocas especies y un mínimo de factores determinantes. Extrapolar conclusiones obtenidas de esta forma al medio natural, resulta cuando menos arriesgado. Ni la elevada radiación, ni la carencia de nutrientes (nitrógeno), ni el estrés hídrico, parecen condicionar un aumento de la biomasa radical. Al contrario, la mayor cantidad de raíces se presenta bajo los árboles y en el sector de depósito, aunque puedan realizarse algunas matizaciones. Quizá, las severas condiciones climáticas y edáficas, con cambios pronunciados en las primeras, favorezcan las respuestas adaptativas de cada especie por encima de las respuestas generalizadas, aunque sería interesante contar con más estudios de este tipo para ir consolidando aspectos concretos.

## BIBLIOGRAFÍA

- AKRIMI, N.; STEEN, E.; M'CHAREK, A. et JELLALI, A., 1989. Etude des biomasses souterraines et aériennes développées par certaines espèces forestières, fruitières et fourragères cultivées en Tunisie centrale. *Ecol. Medit.*, 15: 1-14.
- BANABA, H. and OHKUBO, T., 1981. Relationship between root distribution of upland crops and their yield: 3. Influence of soil moisture levels on root distribution and root dry matter of upland-cultured paddy rice, crossbred rice of paddy rice and upland rice, and upland rice. *Jpn. J. Crop Sci.*, 50: 1-7.
- BARRACLOUGH, P. B., 1984. The growth and activity of winter wheat roots in the field: root growth of high-yielding crops in relation to shoot growth. *J. Agric. Sci. Camb.*, 103: 439-442.
- BARRERA, I., 1984. *Estudio de la biomasa vegetal subterránea en ecosistemas herbáceos de clima semiárido*. Tesis Doctoral, Univ. Salamanca.
- BARRERA, I. y GÓMEZ, J. M., 1985-86. Evolución entre la relación de la biomasa subterránea y la aérea en pastizales salmantinos. *Salamanca. Rev. Prov. Estud.*, 18-19: 451-468.
- BOEHM, W., 1979. *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, New York.
- BREMNER, J. M. and MULVANEY, C. S., 1982. Nitrogen-total. In: PAGE, A. L. (Ed.), *Methods of soil analysis, part 2*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison.
- BROUWER, R. and DEWIT, C. T., 1969. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In: WHITTINGTON, W. J. (Ed.), *Root growth*, 224-244. Butterworth, London.
- CALDWELL, M. M. and VIRGINIA, R. A., 1989. Root systems. In: PEARCY, R. W. et al (Eds.), *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*, 367-398. Chapman and Hall, London.
- CLARKSON, D. T. and WARNER, A. M., 1979. Relationships between root and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial rye grass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). *Plant Physiol.*, 64: 557-561.
- DAY, P. R., 1965. Particle fractionation and particle-size analysis. In: BLACK, C. A. (Ed.), *Methods of soil analysis, part 1*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison.

- ENNIK, G. C. and HOFMAN, T. B., 1983. Variation in the root mass of ryegrass types and its ecological consequences. *Net. J. Agric. Sci.*, 31: 325-334.
- GARCÍA RODRÍGUEZ, A. (Ed.), 1987. *Mapa de suelos de Castilla y León*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F., 1981. *Ecología y paisaje*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- GULMON, S. L. and TURNER, N. C., 1978. Differences in root and shoot development of tomatoe (*Lycopersicon esculentum* L.) varieties across contrasting soil environments. *Plant Soil*, 49: 127-136.
- HOLECHEK, J. L., 1982. Fertilizer effects on above- and below-ground biomass of four species. *J. Range Manage.*, 35: 39-42.
- HOOGENBOOM, G.; HUCK, M. G. and HILLEL, D., 1987. Modification and testing of a model simulating root and shoot growth as related to soil water dynamics. In: HILLEL, D. (Ed.), *Advances in irrigation*, 331-387. Academic Press, Orlando, Fla.
- HUCK, M. G.; ISHIHARA, K.; PETERSON, C. M. and USHIJIMA, T., 1983. Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiol.*, 73: 422-427.
- HUNT, R.; NICHOLLS, A. O. and FATHY, S. A., 1987. Growth and root-shoot partitioning in eighteen British grasses. *Oikos*, 50: 53-59.
- KLEPPER, B., 1991. Root-shoot relationships. In: WAISEL, Y. *et al* (Eds.), *Plant roots: the hidden half*, 265-286. Marcel Dekker, Inc., New York.
- LEDIG, F. T.; BORMAN, H. and WENGER, K. F., 1970. The distribution of dry matter growth between shoot and roots in loblolly pine. *Bot. Gaz.*, 131: 349-359.
- LUIS, E., 1976. *Ecosistemas de pastizal: estudio de la vegetación mediante técnicas de análisis factorial. Crecimiento primario*. Tesis Doctoral, Univ. Salamanca.
- MARAÑÓN, T., 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of S.W. Spain. *Ecol. Medit.*, 12: 131-141.
- 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.
- NELSON, D. W. and SOMMERS, L. E., 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: PAGE, A. L. (Ed.), *Methods of soil analysis, part 2*. American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Madison.

- PUERTO, A.; RICO, M.; GÓMEZ, J. M.; GARCÍA, J. A. y RODRÍGUEZ, R., 1984. Influencia de la encina sobre la composición química del estrato herbáceo. *Stvd. Oecol.*, 5: 151-168.
- PUERTO, A., 1991. Fitomasa subterránea y aérea en gradientes de ladera de pastos arbolados. *Resúmenes de las III Jornadas de la A.E.E.T.*, 84-85, León.
- PUERTO, A.; GARCÍA, J. A. y GARCÍA, A., 1987. El sistema de ladera como elemento esclarecedor de algunos efectos del arbolado sobre el pasto. *An. C.E.B.A. Salamanca*, 12: 297-312.
- PUERTO, A.; GARCÍA, J. A.; MATÍAS, M. D.; SALDAÑA, J. A. y PÉREZ, C., 1988. Modelos estructurales condicionados por el arbolado en comunidades de diferente trofismo. *An. Edafol. Agrobiol.*, 47: 1217-1225.
- PUERTO, A. and RICO, M., 1989. Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam.) on content in surface soil water in Mediterranean grasslands. *Ecology (C.S.S.R.)*, 8: 225-238.
- PUERTO, A.; RICO, M.; MATÍAS, M. D. and GARCÍA, J. A., 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *J. Veg. Sci.*, 1: 445-452.
- RICO, M., 1981. *Variabilidad, estructura y composición de pastizales salmantinos*. Tesis Doctoral, Univ. Salamanca.
- RICO, M. y PUERTO, A., 1988-89. Estructura básica generada por el arbolado en pastos semiáridos (ecosistemas de dehesa). *Rev. Pastos*, 18-19: 13-28.
- RIVAS MARTÍNEZ, S., 1987. Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En: PEINADO, M. y RIVAS, S. (Eds.), *La vegetación en España*, 17-47. Publicaciones de la Univ. de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.
- RODRÍGUEZ GONZÁLEZ, R., 1986. *Ecología de pastizales del noroeste salmantino: respuesta a la humedad y los factores físico-químicos del suelo*. Tesis Doctoral, Univ. Salamanca.
- SIMANTON, J. R. and JORDAN, G. L., 1986. Early root and shoot elongation of selected warm-season perennial grasses. *J. Range Manage.*, 39: 63-67.
- SINGH, J. S.; LAUENROTH, W. K.; HUNT, H. W. and SWIFT, D. M., 1984. Bias and random errors in estimators of net root production: a simulation approach. *Ecology*, 65: 1760-1764.
- TROUGHTON, A., 1960. Further studies on the relationship between shoot and root systems of grasses. *J. Br. Grassl. Soc.*, pp. 41-47.

## SUMMARY

### UNDERGROUND AND AERIAL PHYTOMASS IN DEHESA GRASSLANDS

A study has been conducted on the spatial variations undergone by root biomass, aerial phytomass and the root/shoot ratio in grassland communities (dehesa systems). These variations are governed by the prevailing gradients: topographic and the effect of the tree canopy.

The greatest biomass, both underground and aerial, and the lowest root/shoot ratio are usually found in the more fertile sites (deposition sector of slope) and shaded areas (under the crowns of the trees), in contrast to the results of some researchs performed in cultures or at the laboratory. In the case of natural or semi-natural groupings of herbaceous species in severe environments, the adaptive responses of each species appear to predominate over any generalized type of response.

*Key words:* Phytomass; grasslands; slope; tree canopy influence; Salamanca (Spain).