

Distintas causas de diversidad y dominancia en etapas avanzadas de la sucesión secundaria bajo régimen de pastoreo

A. PUERTO MARTÍN

Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca, CSIC

RESUMEN

Se estudia la evolución de las curvas de dominancia-diversidad, a medida que aumenta la extensión de la muestra, en etapas bien definidas de la sucesión bajo régimen de pastoreo.

La dificultad de ofrecer patrones fijos para las situaciones finales conduce al planteamiento de una serie de ejemplos en diferentes circunstancias tanto de hábitat como de modalidad de explotación.

El conjunto se complementa con los índices H' de Shannon y Weaver y J' de Pielou, que se hacen máximos cuando la presión soportada es mínima.

En los resultados se pone de manifiesto la necesidad de comparar muestreos de extensión más o menos semejante, así como las diferentes configuraciones de las curvas según los casos examinados.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversidad ha experimentado un gran desarrollo durante los últimos años, y en consecuencia se han propuesto numerosos índices que presentan, a su vez, ventajas e inconvenientes (PEET, 1975). La diversidad así medida se incrementa en líneas generales durante el transcurso de la sucesión, aunque en muchos casos decline al alcanzarse las etapas más avanzadas, cercanas a la climax (LOUCKS, 1970; AUCLAIR and GOFF, 1971; SHAFY and YARRANTON, 1973; NICHOLSON and MONK, 1974; BAZZAZ, 1975). Sin embargo, el esquema se complica cuando intervienen otros factores, como el pastoreo por el ganado, con lo que las comunidades finales van a diferir mucho de la posible climax potencial, y por lo tanto variará también su organización. Aun-

que un pastoreo moderado —equiparable al que se produce en condiciones naturales— puede incrementar la diversidad total, ésta decrece cuando es fuerte (ITOW, 1963; HARPER, 1969).

Por otra parte, la consideración de estos índices da una medida en términos demasiado absolutos de la capacidad de organización de una comunidad; de aquí que, muchas veces, sea conveniente completarla con curvas de dominancia-diversidad, que indican de un modo más patente las relaciones entre especies en las que la diversidad se basa (WHITTAKER, 1972). El ajuste de estas curvas a unos modelos matemáticos definidos (WHITTAKER, 1965) debe considerarse de una manera amplia, ya que la gama que ofrece la naturaleza puede ser ilimitada. Es precisamente esta amplitud de posibilidades la que nos ha movido a realizar el presente trabajo, atendiendo también a las posibles consecuencias que puede tener el método de muestreo empleado y la extensión del mismo a la hora de interpretar unos resultados que nunca pasan de ser sencillas aproximaciones a las comunidades originales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para este estudio se han muestreado un total de once parcelas, situadas en la provincia de Salamanca, dentro de la serie de la sucesión secundaria a partir de tierras de labor de cereal. La elección se ha efectuado intentando que ofrezcan una serie amplia de características diferentes. El inventario de cada una se realizó empleando una unidad de muestreo de 50 cm. de lado, que fue repetida ocho veces en las parcelas denominadas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 y diez veces en A, B, C, D y E; en cada unidad se anotaron las especies presentes con su densidad (por recuento del número de individuos) y posteriormente se hizo una lista de aquellas que no aparecieron en ninguno de los cuadrados, pero que fueron localizados en la parcela. En ambos casos el número de muestras resultó suficientemente significativo, dada la relativa homogeneidad de las comunidades estudiadas.

Para trazar las curvas de dominancia-diversidad se fueron añadiendo una a una las unidades por orden de realización hasta llegar al número total muestreado. Las especies resultantes en cada nueva adición se colocan, a intervalos regulares, en abscisas, mientras que el número de individuos se dispone en ordenadas, comenzando siempre por la especie más representada y siguiendo un orden descendente hasta aquellas que presentan las densidades menores; se ha preferido emplear valores absolutos totales, en vez de tantos por ciento, porque permiten apreciar mejor los desplazamientos de las inflexiones de la curva y las zonas de incorporación de nuevos ejemplares.

Hemos aplicado también los índices de diversidad de SHANNON y WEAVER ($H' = -\sum_{i=1}^S n_i/N \ln n_i/N$) y de uniformidad de PIELOU ($J' = H'/\ln S$), en

los que n_i es el valor de importancia de cada especie, N el total de los valores de importancia y S el número de especies; los valores de importancia se han dado como media de las densidades de las 8 ó 10 unidades de muestreo, y en ellos se han incluido los de las especies encontradas fuera de las mismas con la cantidad arbitraria de 0,03, es decir, un cuarto del valor que corresponde a una especie con sólo un individuo dentro de los cuadrados cuando el número de éstos es ocho, y casi un tercio cuando es diez.

DESARROLLO Y DISCUSIÓN

Las seis primeras parcelas, muestreadas con ocho unidades cada una, se encuentran desarrolladas en las figuras 1, 2 y 3, de forma que, idealmente, podemos detener el muestreo en número determinado de unidades. Las especies de la primera unidad se localizan en las siguientes por los círculos negros, y también se indican los resultados de la diversidad total (H' de SHANNON y WEAVER), riqueza (número de especies) y uniformidad (J' de PIELOU) para la comunidad (suma de las ocho unidades de muestreo y del resto de especies presentes en la parcela).

Estas parcelas han sido extraídas de una serie en la sucesión secundaria de pastizales sometidos a un régimen de pastoreo, procurando centrar la atención sobre todo en las etapas finales, que es donde los efectos del ganado, con mayor o menor incidencia, pueden configurar las curvas dentro de una gama más amplia que conviene matizar.

Mantenemos como válido el supuesto de que los ambientes más rigurosos condicionan curvas geométricas con una seriación más o menos ajustada de las especies según sus características adaptativas dominantes. No obstante, es preciso distinguir si las imposiciones ambientales son del tipo físico-químico 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 condicionantes imposibilitan ya desde un principio el asentamiento de muchas especies y las normas de rigidez en las especies abundantes son por lo general más pronunciadas. El proceso es inverso en el segundo caso, ya que el número de especies de posible asentamiento es muy elevado, pero se produce un ajuste por el pastoreo que podemos considerar como posterior a la colonización, aunque en realidad los dos procesos se desarrollan al mismo tiempo. La controversia se ofrece en las especies que podemos considerar como raras; al principio hay una dependencia mayor del azar en el asentamiento (falta de reticulado en la distribución), mientras que al final resultan de una larga selección, con lo que la distribución espacial deberá responder a un patrón repetitivo (reticulación de las especies).

La revisión de las parcelas permitirá comentar algunas de estas diferencias, siempre entre los límites que imponen las tendencias de máxima probabilidad, y teniendo en cuenta que los esquemas fijos de distribución representan consideraciones demasiado simplistas cuando el número de variables que los condicionan no pueden abarcarse en su totalidad.

La parcela número 1 es el resultado del muestreo de las malas hierbas de un cultivo; su representación (fig. 1) nos da curvas de dominación-diversidad rectas al principio, pero a medida que vamos añadiendo unidades de muestreo se presenta una ligera disminución de la pendiente en las partes inferiores. Las imposiciones del biotopo condicionan este esquema rígidamente seriado en las especies más abundantes, mientras que las especies raras dependen en gran medida del azar y condicionan, por tanto, una cierta heterogeneidad espacial de gran dispersión, que se va haciendo más patente con la adición de nuevas unidades. Se nota, por otra parte, que las especies del primer muestreo ocupan los lugares superiores con la suma de los siguientes, y aunque en este caso los resultados son demasiado estrictos, el patrón tiene una generalidad aceptable, con aparición, en primer lugar, de las especies dominantes,

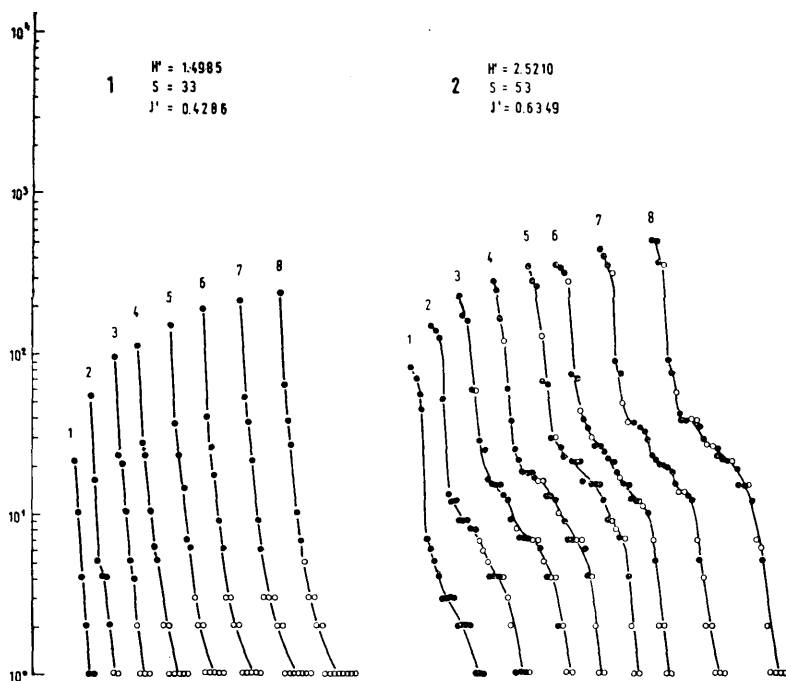


FIG. 1.—Curvas de dominancia-diversidad

que van quedando desplazadas hacia el final al ocupar la parte baja de la curva las nuevas especies —poco abundantes— que se van añadiendo.

Siguiendo a grandes rasgos el transcurso de la sucesión encontramos la parcela número 2 (fig. 1), que tiene, aproximadamente, diez años desde el último cultivo; se localiza en un terreno de buena calidad y viene siendo pastada por ganado vacuno. En el modelo que hemos trazado de la sucesión bajo condiciones de pastoreo esta parcela viene a situarse en una zona media, es decir, alejada tanto de las imposiciones del cultivo de las creadas por una larga acción del ganado, por lo que las curvas presentan configuraciones diferentes a las geométricas o casi geométricas de estos sistemas más rígidos. En efecto, desde la primera unidad de muestreo aparece la tendencia sigmoidea, que se va haciendo más patente a medida que añadimos nuevas unidades. Se aprecia, por otra parte, que el número de especies raras permanece casi constante (falta de heterogeneidad espacial), como corresponde a la ajustada reticulación del pastizal, y van pasando de manera progresiva a niveles superiores, de forma que muestran claramente su independencia del azar. Si nos atenemos al desplazamiento de las especies de la primera unidad, vemos que ya no presentan las características de la parcela 1; su integración en las partes altas de las curvas queda espaciada por la presencia de nuevas especies con valores de abundancia relativamente altos; allí la imposición de unas condiciones muy duras (físico-químicas y de tiempo), condicionan una monotonía casi totalmente independiente de la escala, que hace destacar sólo a las dominantes; aquí, la formación de retículos, da un cierto margen para el juego de las pro-

babilidades y las reglas pueden leerse en el tamaño de la unidad de muestreo.

Puede complementarse todo esto con la aparición de fenómenos de codominancia, lo que de por sí es un índice de que las presiones soportadas no son muy fuertes.

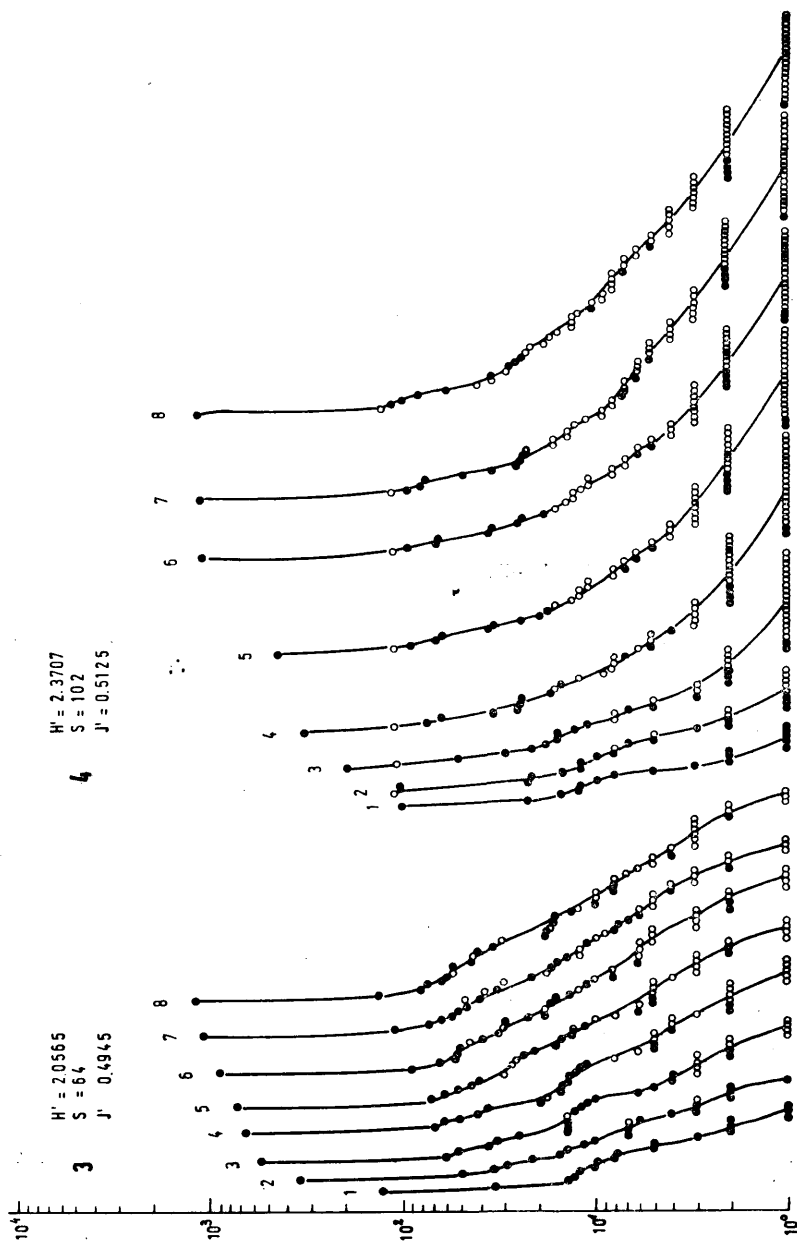


FIG. 2.—Curvas de dominancia-diversidad

En la misma zona que la anterior está situada la parcela número 3 (fig. 2) y sus características vienen a ser similares si exceptuamos su edad (a partir del último cultivo), de diecisiete-veinte años, y una carga de ganado ligeramente incrementada. La presión que se ejerce (en gran parte por el mayor tiempo de acomodación de los nichos) es superior y, en consecuencia, vuelven a aparecer curvas casi rectas aunque ligeramente sigmoideas. La discontinuidad que presentan las primeras unidades se va simplificando, condicionada por la disgregación —acomodación— de las especies de la zona media.

Las especies que aparecen en la primera unidad van quedando espaciadas bastante uniformemente (salvo las dominantes) como en el caso anterior, sin que se acumulen en zonas determinadas, como corresponde a una estructuración regular del pastizal. Las especies *raras* siguen sin ser abundantes, debido a la poca heterogeneidad espacial, dentro de este ejemplo fuertemente influenciado.

Se presenta de nuevo la sobredominancia por una sola especie, como en la parcela 1, pero la distribución menos estricta de las siguientes especies indica por sí misma, y sin tener en cuenta las demás consideraciones, una clara diferencia de planteamiento.

Quedan marcados con estas tres parcelas otros tantos puntos que se sitúan con el máximo esparcimiento de variaciones en la sucesión; las partes intermedias darán una gama de posibilidades entre las curvas descritas y entre el valor de los índices de diversidad; atendiendo a éstos el número de especies se incrementa (33-53-64), pero la diversidad y uniformidad mayores coinciden en la parcela 2 con las condiciones menos rígidas, mientras que el mínimo se sitúa tanto al principio como al final, aunque con preferencia en el primero.

Consideremos ahora tres ejemplos que muestran cómo puede romperse este esquema cuando en etapas avanzadas de la sucesión se une a la presión del pastoreo la circunstancia de heterogeneidad espacial.

Las parcelas 5 y 6 (fig. 3) están comprendidas entre los límites de treinta-cuarenta años después del cultivo y presentan configuraciones finales muy parecidas; el desarrollo de las curvas de dominancia-diversidad y sus causas son algo diferentes y permiten establecer comparaciones. Cinco es un pastizal de ovejas con fuerte carga de ganado y heterogeneidad espacial alta motivada por la presencia de matorral de encina. Dicha heterogeneidad no se manifiesta en los claros muy pastados, y de aquí que las curvas muestren su tendencia a sigmoideas, con irregularidades en la zona media, desde la primera unidad de muestreo hasta el final. Pero a medida que se añaden unidades, y se pone de manifiesto la irregularidad en la distribución, se incrementa el número de especies en la parte inferior de las curvas, con lo que éstas se alargan por abajo y simultáneamente decrece la inclinación.

En la parcela 6 la heterogeneidad espacial corresponde a irregularidades del terreno, estando representado el matorral por muy pocos individuos aislados. Es, como la anterior, un pastizal abierto aunque pastado por vacas y ovejas. La diversificación del terreno hace que no se manifieste la tendencia sigmoidea hasta la quinta unidad de muestreo, en la que comienzan a aparecer irregularidades en la zona media (nótese a este propósito que en la unidad número 8 de las cinco especies con densidades más altas tres no aparecen en la primera mitad), aunque débiles. En este caso la heterogeneidad espacial se ha convertido en el factor principal de conformación de las cur-

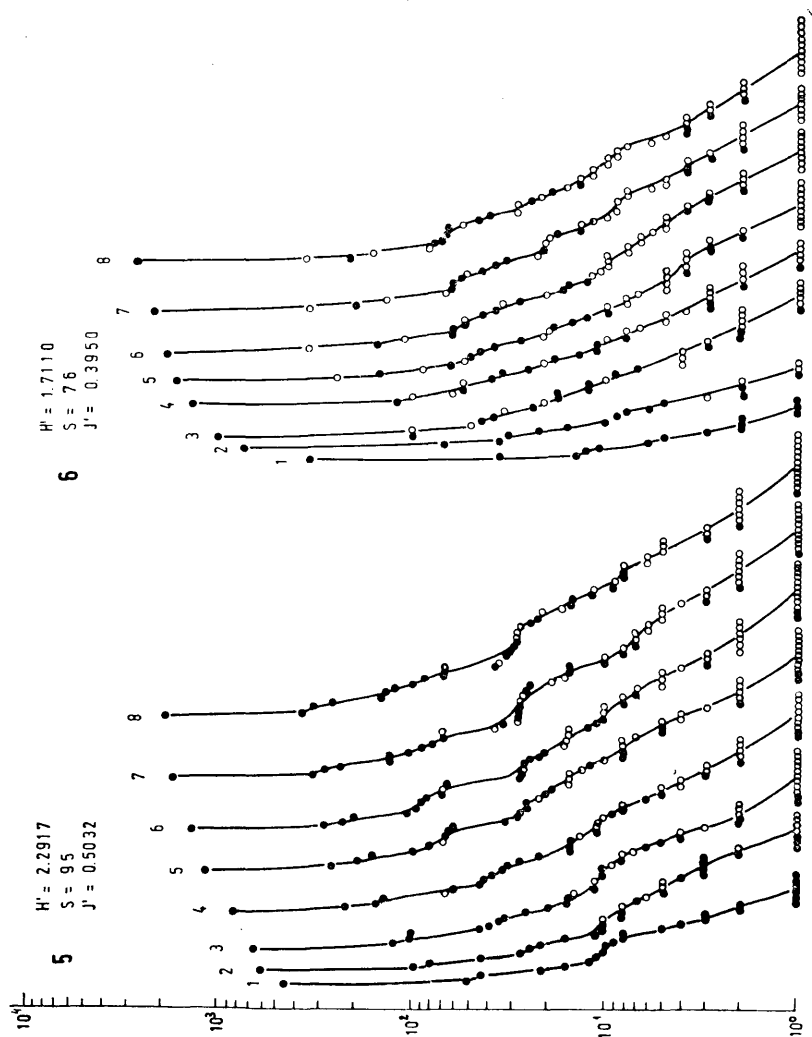


FIG. 3.—Curvas de dominancia-diversidad

vas, al ser de tipo *cerrado*, es decir, al estar las causas que la producen (diferencias topográficas) repartidas más uniformemente y admitir una variabilidad mayor. Podríamos hablar de una heterogeneidad *zonal*, entendiendo con ello que si bien se ha producido una reticulación precisa del pastizal esta no es adecuadamente repetitiva para las distintas zonas, por presentarse en cada una de ellas especies más o menos adaptadas a las condiciones de las mismas.

Un caso más exagerado de heterogeneidad espacial se encuentra en la parcela 4 (fig. 2), de más de cincuenta años, y pastada por ganado vacuno, que presenta numerosos enclaves de matorral; su mayor edad hace que aparezcan mayores diferencias específicas entre claros fuertemente pastados y

zonas protegidas por los arbustos, lo que unido al número superior de estos condiciona una heterogeneidad incrementada. En las primeras unidades aparece una pequeña inflexión (caso similar a 5), pero aquí queda prontamente enmascarada por la incorporación de numerosísimas especies en la parte inferior; el resultado final es una curva de gran concavidad. Se puede observar cómo entre las unidades 5-6 y 7-8 se producen ligeros aumentos proporcionales de la inclinación que pueden interpretarse como la recuperación parcial del número de las especies intermedias frente a las raras, a medida que éstas se van estabilizando con la suma de nuevas unidades de muestreo.

Para estas tres parcelas se nota una tendencia parecida e incluso superior a la de la 3 en la permanencia de algunas especies de la primera unidad de muestreo en las partes bajas; esto indica tanto las fuertes condiciones impuestas como el reparto más proporcionado de las especies raras, con amplia separación espacial, pero circunscritas a enclaves precisos y poco mediatizadas por el azar en el asentamiento. En todas se produce la sobredominancia de una especie, y esto, así como su distribución casi con ausencia de agrupamiento, hace que los índices H' y J' sean bajos aun contando con un número de especies suficientemente elevado (95, 76 y 102 en el orden en que han sido citadas); los valores mayores de H' y J' corresponden a la parcela 4, que es donde debido a la mayor horizontalidad de la curva aparece una serie de densidades medias más altas, y los más pequeños a la 6, posiblemente por su alta sobredominancia, pero siempre son menores que los alcanzados en situaciones medias de la sucesión, como los de la parcela número 2, ya comentada.

El resultado final en estas tres últimas parcelas pudiera muy bien no corresponder a la distribución fidedigna de la comunidad. Aquí cabe pensar a qué nivel estamos situando a las especies que se vienen llamando raras; a este respecto se podría argüir que si se aumenta lo suficiente el número de ocho unidades quedaría superada la heterogeneidad espacial y la curva sería sigmoidea o con esta tendencia en su parte inferior, pues no se puede olvidar que los primeros inventarios, aun presentando diferencias entre todas las parcelas vistas, se guían por el denominador común de favorecer a las especies más abundantes. Pudiera deducirse en consecuencia que los esquemas de este tipo carecen de validez, pero tal consideración es errónea si las valoraciones efectuadas son comparativas entre números similares de unidades de muestreo, ya que en términos generales al detenernos en un cierto número estamos comparando porciones de curva que vienen a corresponderse con las partes superiores de las mismas que aparecerán si se aumenta el número de unidades (no debe olvidarse que las curvas vistas se alargan por la parte inferior, como indica el desplazamiento de sus discontinuidades). Dicho de otra forma, el que una curva en la unidad número ocho no sea sigmoidea no indica que no lo sea en la comunidad real, pero sí que esa discontinuidad, de existir, estaría situada en porciones inferiores no consideradas, lo que ya es de por sí una diferencia.

Se puede concluir, por tanto, que hasta una sola unidad de muestreo servirá para establecer diferencias entre parcelas, siempre que las apreciaciones se limiten a la superficie tratada y no se pretenda llegar a considerar la comunidad total por una muestra tan débil; las conclusiones deberán ceñirse al muestreo efectuado y serán más relativas cuanto más pequeño sea su nivel; aunque sus variaciones sean válidas en consideraciones de microestructura

quedarán posiblemente enmascaradas a medida que se aumenta la muestra, pero denotan ya diferencias reales. Aquí hay que preguntarse en qué medida influye el azar en la elección de la primera unidad; es posible, si es muy pequeña, que tengamos que basarnos en resultados repetitivos que sean similares para obtener la confirmación de los mismos, pero con superficies mayores la influencia puede quedar sólo mediatizada por el patrón de heterogeneidad zonal. En caso de repetición de unidades el problema no existe, porque la misma seriación en la configuración de las curvas nos indica si se trata de una muestra viable.

Para completar el conjunto examinaremos distintas parcelas cercadas que han sido sometidas a diferentes formas de utilización en una finca salmantina; en la figura 4 se muestran la primera y décima unidad de muestreo de cada uno de los cinco cercados (A, B, C, D y E). El primero, A, está sometido a un pastoreo muy intenso por diferentes clases de animales, en especial vacas; B es un pastizal reservado para la siega, C es un cercado de cerdos, D es pastado por ovejas y E ha venido siendo pastado por ganado vacuno aunque con carga muy inferior al A. Todas estas apreciaciones corresponden a un número elevado de años y de aquí el poder considerar las especies presentes y su distribución como determinadas por el régimen seguido en cada uno de ellos.

En conjunto, las primeras unidades de muestreo presentan configuraciones de tipo levemente sigmoideo, como corresponde a los muchos años de pastoreo o repetición de cortes en unas condiciones topográficas uniformes dentro de

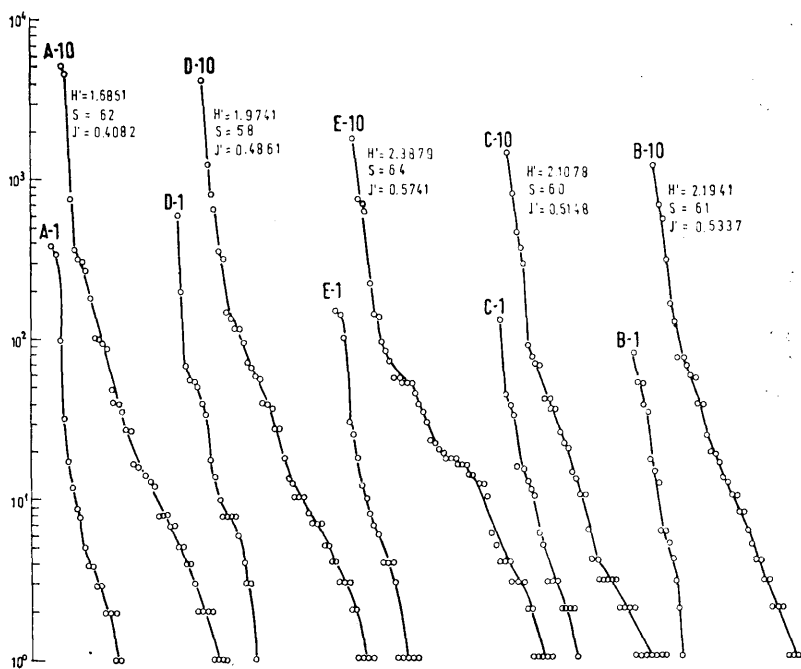


FIG. 4.—Curvas de dominancia-diversidad

cada parcela. En cuanto a las unidades décimas se tiene por una parte la de B, que excepto por las especies más abundantes es casi recta, lo que representa condiciones duras en el desarrollo motivadas posiblemente por cortes anuales tempranos, y con una seriación bastante precisa de las especies; A y D, que son, respectivamente, las de mayor carga ganadera y la sometida a un pastoreo de acción más fina (ovejas), vienen representadas por curvas de dominancia-diversidad levemente sigmoideas y en las que no es preciso un comentario más amplio por tratarse de un caso análogo al de la parcela número 3; la disminución de la carga, el cambio de ganado y posiblemente la situación topográfica algo más elevada de la parcela E da una curva que se puede equiparar a la de la parcela número 2, si bien aquí se presenta una mayor complejidad estructural; por último, C es la única curva donde se aprecia en la unidad décima una cierta heterogeneidad espacial, nada sorprendente considerando que el tipo de ganado (cerdos) crea localizaciones con levantamiento ocasional de la parte superficial del suelo que se constituyen en otros tantos focos de diversificación; por otra parte, esta última curva es casi recta como resultado de una carga muy intensa.

El número de especies encontradas en los cinco cercados presenta variaciones muy pequeñas, mínimo de 58 en D y máximo de 64 en 7, y los índices H' y J' muestran diferentes valores, alcanzándose el máximo en E, que reúne las características de un agrupamiento central con valores relativamente altos y dominancia poco importante; los valores mínimos corresponden a A y D, con sobredominancia ocasionada por especies adaptadas a un pastoreo fuerte, mientras que los valores intermedios quedan para C y B que no presentan dicho carácter en cuanto a las especies de densidades máximas, ya que las circunstancias de explotación hacen resaltar a tres o cuatro de ellas casi hasta los límites de la codominancia, por sus márgenes superiores de variabilidad espacial.

Como resumen se puede decir que estas nuevas curvas confirman los resultados anteriores ofreciendo las posibles gamas de variación en lo que puede ser el resultado final de una sucesión sometida al pastoreo; en realidad las variables edad y ganado vienen superponiéndose durante la sucesión, pero mientras que al principio predomina la primera se van dejando sentir paulatinamente los efectos de la segunda, que viene a constituirse en predominante (permanencia de las especies adaptadas). Los altos índices de diversidad en 2 parecen indicar que es a partir de estas edades cuando el efecto del ganado se hace más evidente.

CONCLUSIONES

De las consideraciones anteriores podemos destacar los siguientes puntos:

1. Las curvas de dominancia-diversidad han de considerarse siempre como comparativas entre inventarios de extensión semejante, pero, no obstante, un número suficientemente elevado permite unos márgenes más amplios de comparación al reducirse la velocidad de las variaciones. Dichas variaciones afectan sobre todo a las dos o tres primeras unidades haciendo preciso el circunscribir las conclusiones al método de muestreo.

2. En las unidades de muestreo quedan representadas con preferencia las especies que van a aparecer como más abundantes cuando se sumen nuevas unidades, aunque en los casos de heterogeneidad espacial bien definida, con enclaves en que la presencia de especies no se debe al azar, pueden aparecer cantidades relativamente altas de especies *raras* que persisten como tales. En consecuencia, las curvas se alargan por su parte inferior y sus inflexiones tienden a elevarse al añadir nuevas unidades.

3. Al principio de la sucesión bajo pastoreo predominan las configuraciones rectas de las curvas de dominancia-diversidad, pasando a sigmoideas en las etapas que podemos llamar intermedias y se llega a débilmente sigmoideas cuando la presión del ganado es suficientemente intensa, por lo que la diferente utilización puede conducir a distintos resultados según su rigidez. El esquema puede complicarse con la aparición de focos que condicionan una acusada heterogeneidad espacial, disminuyendo la inclinación de las curvas en las partes inferiores, hasta extremos en que pueden quedar enmascaradas las tendencias sigmoideas que presentan.

4. Los índices de diversidad (H') y de uniformidad (J') presentan máximos en las que hemos venido llamando etapas intermedias y mínimos hacia los extremos, con preferencia en su comienzo, ya que las condiciones de las etapas finales son más susceptibles a la variación y un pastoreo poco intensivo o circunstancias de distribución de arbustos, etc., pueden hacer que los valores aumenten considerablemente. La ausencia de ganado conduciría según esto a cifras altas de diversidad.

BIBLIOGRAFIA

- (1) AUCLAIR, A.N., y GOFF, F.G., 1971: Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Amer. Nat.*, 105: 499-528.
- (2) BAZZAZ, F.A., 1975: Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.
- (3) HAIRSTON, N.G., 1959: Species abundance and community organization. *Ecology* 40: 404-416.
- (4) HARPER, J.L., 1969: The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 178-196.
- (5) HUTCHINSON, G.E., 1957: Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- (6) ITOW, S., 1963: Grassland vegetation in uplands of western Honshu, Japan. II. Succession and grazing indicators. *Japan. J. Bot.*, 18: 133-167.
- (7) JANZEN, D.H., 1970: Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104: 501-528.
- (8) LOUCKS, O.L., 1970: Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Amer. Zool.*, 10: 17-25.
- (9) NICHOLSON, S.A., y MONK, C.D., 1974: Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology*, 55: 1075-1085.
- (10) PEET, R.K., 1975: Relative diversity indices. *Ecology*, 56: 496-498.
- (11) PIELOU, E.C., 1966: Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.*, 10: 370-383.
- (12) PIELOU, E.C., 1966: The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144.
- (13) SHAFY, M.I., y YARRANTON, G.A., 1973: Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. *Ecology*, 54: 897-903.
- (14) TRAMER, E.J., 1975: The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology*, 56: 905-915.

- (15) WHITTAKER, R.H., 1965: Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147: 250-260.
- (16) WHITTAKER, R.H., 1969: Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 178-198.
- (17) WHITTAKER, R.H., 1967: Gradient analysis of *vegetation*. *Biol. Rev.*, 42: 207-264.
- (18) WHITTAKER, R.H., 1972: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3): 213-251.

SOME DIFFERENT CAUSES OF DIVERSITY AND DOMINANCE IN THE ADVANCED STAGES
OF THE SECONDARY SUCCESSION IN GRAZING CONDITIONS

SUMMARY

The progression of the dominance-diversity, according to the increase in extension of the sample, has been studied in stages which are clearly defined from the secondary succession in grazing conditions. The difficulty in presenting fixed patterns for the final situation has lead to the postulation of a series of examples which vary in the circumstances of both their habitat and their method of exploitation.

The whole is complemented by the H' of Shannon and Weaver and the J' of Pielou which become maximal when the pressure is minimal.

The results emphasize the need for a comparison of samplings of a similar extension, and the different curve configurations according to the particular causes under consideration.